

Der sexuelle Reizapparat (Schmuck-, Duft- und Berührungsorgane) der Psychodiden nach biologischen und physiologischen Gesichtspunkten untersucht.

Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Physiologie der Sinnesorgane und der Organe des Geschlechts- und Bereitschaftsduftes.

Von

Dr. Heinrich Jacob Feuerborn,

Privatdozent und I. Assistent am Zoologischen Institut der Universität Kiel.

Mit 39 Textfiguren.

Gliederung.

	Seite
Vorwort.	3
Einleitung.	
1. Allgemeines über sekundäre Geschlechtsmerkmale	6
2. Sexuelle Reizorgane	7
a) Merkmale der Körperplastik und Färbung (Schmuckorgane)	8
b) Duftorgane	9
c) Organe der Lautäußerung	11
d) Organe des Berührungsreizes	12
e) Werbebewegungen	13
3. Reizorgane der Dipteren	14
4. Reizorgane der Psychodiden: Thema und Gliederung	16
1. Kapitel.	
Die Befunde Eaton's und Tonnoir's	18
2. Kapitel.	
Die „Askoide“	20
A. Allgemeine Morphologie der Askoide	20
B. Die antennalen Sinnesorgane.	
I. Allgemeine Übersicht	24
II. Die Geruchsorgane und ihre Bedeutung für	25
a) die Nahrungssuche	26
b) das Aufsuchen des Wohngebietes	27
c) das Aufsuchen des anderen Geschlechtes	28
d) die Wahrnehmung des Bereitschafts- und Reizduftes	30
C. Die physiologische Bedeutung der Askoide	31
I. Können die Askoide als Sinnesorgan gedeutet werden?	32
II. Die Askoide als Organ des „Geschlechtsduftes“	37
D. Zusammenfassung und Schluß	40

3. Kapitel.

Das „Epipterygalorgan“	41
A. Allgemeine Lage.	41
B. Äußere Morphologie	43
C. Histologischer Aufbau	45
D. Der Verschlußapparat	49
E. Die physiologische Bedeutung des Epipterygalorganes	51
I. Die sekretorische Funktion des Organes	51
II. Die Bedeutung des Verschlußapparates	54
III. Das Verhalten der Geschlechter	55
IV. Bedeutung und Wirkung der „Bereitschafts- äußerungen“	56
F. Zusammenfassung	57

4. Kapitel.

Der sexuelle Reizapparat der Psychodiden. Allgemeine Über- sicht	58
A. Habitus und Biologie der Psychodiden	58
B. Die Organe des geschlechtlichen Reizapparates	63
I. Schmuckorgane. a) Allgemeine Schmuckfärbung	63
b) Schmuckformen	63
c) Schmuckanhänge	64
II. Duftorgane. a) Dufthaare und Duftschuppen	66
b) Duftfalten	66
c) Starre Duftanhänge	66
d) Dehbare Duftanhänge	67
III. Berührungsorgane. a) Stacheln an den Antennen	67
b) Stacheln an den Flügeln	68
c) Stacheln an den Beinen	68
IV. Werbebewegungen	68

5. Kapitel.

Die Vorgänge bei der Begattung	68
I. Die Begattung von <i>Ulomyia fuliginosa</i> Meig.	69
II. Die Begattung von <i>Pericoma trivialis</i> Eaton	76
III. Die Begattung von <i>Pericoma deminuens</i> n. sp.	78
IV. Die Begattung von <i>Psychoda alternata</i> Say.	80

6. Kapitel.

Äußere Morphologie der Reizorgane	81
Verzeichnis der Arten	82
I. Reizorgane der <i>Ulomyia</i> -Arten	83
II. „ der <i>nubila</i> -Gruppe	87
III. „ der <i>cognata</i> -Gruppe.	91
IV. „ der <i>palustris</i> -Gruppe	95
V. „ der <i>Clytocerus</i> -Arten	99
VI. „ der <i>Thelmatoscopus</i> -Gruppe	102
VII. „ der <i>fusca</i> -Gruppe.	107
VIII. „ der <i>decipiens</i> -Gruppe	109
IX. „ sonstiger Arten	110

7. Kapitel.	
Die Drüsen der Genitalanhänge	111
8. Kapitel.	
Theoretische Erörterungen	115
I. Die sexuellen Äußerungen als „instinktive Bewegungen“	116
II. Die „Reize“	117
a) Innerer Reiz durch Reifung der Geschlechtsprodukte	118
b) Der Geruchsreiz	119
c) Der Gesichtsreiz	120
d) Der Gefühlsreiz	121
III. Die „Reizempfindung“	122
IV. Die „Reaktion“	124
a) Die Bereitschaft	124
b) Die Sprödigkeit	125
c) Die Erregung	126
V. Die „geschlechtliche Zuchtwahl“	126
Zusammenfassung und Schluß	131
Literaturverzeichnis	134

Für alle Figuren gültige Abkürzungen.

Ant = Antenne. **AntSt** = Antennale Stacheln. **Ask** = Askoide. **acc.**
Ask = accessorische Askoide. **Co₁—Co₃** = Coxen der drei Beinpaare. **DO** = Duftorgan. **DP** = Duftpapillen. **EptO** = Epipterygalorgan. **GK** = Geruchskegel. **H** = Haar. **Hyp** = Hypodermis. **K** = Kopf. **Msn** = Mesonotum. **Mtn** = Metanotum. **P** = Taster. **Prn** = Pronotum. **Pt** = Patagium. **SH** = Sinneshaare (Sensilla chaetica). **Teg** = Tegula. **Trach** = Trachee. **VSt** = vorderes, mesothorakales Stigma.

Die Erklärung weiterer Abkürzungen erfolgt bei den betreffenden Figuren oder im Text.

Die Figuren sind fast sämtlich mit Hülfe des Abbe'schen Zeichenapparates entworfen. Die Behaarung der Objekte ist gewöhnlich nur teilweise gezeichnet, im übrigen meist durch Punkte oder kleine Kreise angedeutet. Die Notwendigkeit einer gewissen Schematisierung ergab sich aus praktischen Gründen.

Vorwort.

Die vorliegende Arbeit bildet einen Teil der Untersuchungen an Psychodiden, mit denen bereits in der Vorkriegszeit begonnen wurde. Herr Professor Dr. A. Thienemann übergab mir damals eine Anzahl von Larven dieser Familie mit dem Hinweis, daß sie unbekannt seien und eine Bearbeitung sich lohnen würde.

Eigenes Sammeln förderte nach und nach eine größere Menge von Arten besonders der Gattung *Pericoma* zutage, sodaß ich bereits 1913 darauf hinweisen konnte, daß die Zahl der deutschen Psychodidenarten weitaus größer ist, als bisher von Meigen, Schiner, Grünberg und anderen angegeben wird.

Es lag zunächst nur die Absicht vor, Larven und Puppen dieser Familie näher zu untersuchen. Die gezüchteten Imagines wurden zur Bestimmung der Arten Herrn Prof. Dr. P. Sack-Frankfurt übergeben, dem ich für seine Mühewaltung zu Dank verpflichtet bin.

Die Bearbeitung des allmählich ziemlich umfangreich gewordenen Materials wurde durch die Einberufung zum Heeresdienste im August 1914 zum Stillstand gebracht und konnte erst nach Beendigung des Krieges wieder aufgenommen werden.

Es zeigte sich nun, daß es leider völlig unmöglich war, die bis dahin gezüchteten Larven und Imagines einwandfrei zu identifizieren. Das hatte einmal darin seinen Grund, daß die Bestimmung der meist nur in wenigen oder einzelnen Exemplaren gewonnenen Imagines vielfach zweifelhaft bleiben mußte. Außerdem aber — und dieser Umstand bot die größten Schwierigkeiten — stellte es sich bei genauer Untersuchung des Larvenmaterials heraus, daß fast durchweg mehrere; nur durch geringe und bei gewöhnlicher Betrachtung nicht erkennbare Merkmale unterschiedene Arten sich in derselben Zucht befunden hatten, und in den meisten Fällen kein Anhalt für die Zusammengehörigkeit von Larve und Imago vorlag. Ich mußte mich daher entschließen, neues Material zu sammeln, um die Larven bei der Aufzucht möglichst zu isolieren.

Die völlig schwarze Färbung der meisten Larvenarten, die starke, nur schwer zu entfernende Verschmutzung vieler Formen, sowie die Geringfügigkeit mancher Artkennzeichen erschweren die Untersuchung der Larven derart, daß in der Regel nur gebleichte Balsampräparate die sichere Unterscheidung ermöglichen. Die Verarbeitung des Materials ist daher ziemlich mühsam und langwierig.

Es lag nahe, nunmehr auch die Imagines einer eigenen, eingehenderen Untersuchung zu unterziehen. Das erschien schon deshalb wünschenswert, weil die Kenntnis der äußeren Morphologie und Systematik des Psychodiden bisher durchaus lückenhaft ist. Es liegen, abgesehen von amerikanischen Arbeiten, umfassende Untersuchungen nur von Eaton über die englischen Psychodiden vor, doch ist in ihnen weder die Morphologie genügend berücksichtigt, noch auch die systematische Gliederung in natürliche Gruppen in befriedigender Weise durchgeführt. Die Einzelbearbeitungen von Dell, Zuelzer, Koch u. a. lassen ein näheres Eingehen auf die äußere Morphologie vermissen.

Für den Entschluß, die Untersuchung auf die Imagines auszudehnen, war aber noch ein weiterer Gesichtspunkt maßgebend.

Die Arbeitsteilung und Spezialisierung in der entomologischen Forschung hat es mit sich gebracht, daß wohl wertvolle Arbeiten über die Larven irgend einer Gruppe auf der einen Seite und über die Imagines auf der anderen Seite vorliegen, auch wohl monographische Bearbeitungen einer einzelnen Art, es aber fast völlig fehlt an einer Untersuchung der gesamten Morphologie und Morphogenese einer ganzen Gruppe oder Familie nach einheitlichen Gesichtspunkten durch ein und dieselbe Hand.

Hier besteht eine Lücke, die besonders demjenigen fühlbar wird, der sich mit den Dipteren beschäftigt. Sie ist die Ursache, daß über so manche Fragen noch völlige Unklarheit herrscht. Es sei da nur das Problem der segmentalen Gliederung der höheren Insekten als durchaus bisher nicht gelöst hervorgehoben.

Die Erfahrung lehrt, daß schon die Systematik einer Gruppe erst durch eingehende Berücksichtigung auch der Larven zu einem befriedigenden Ergebnis gelangen kann. Manche biologische, oekologische, morphogenetische und Fragen der Artbildung können nur durch eine sowohl die Larven und Puppen, als auch die Imagines umfassende Bearbeitung einer größeren Gruppe der Lösung näher geführt werden.

Es erwies sich im Laufe der Bearbeitung die Familie der Psychodiden als ein außerordentlich dankbares Objekt für eine derartige Untersuchung.

Die erste wertvolle Frucht war der sichere Nachweis der Notwendigkeit einer neuen Auffassung der Gliederung des Thorax der Larven und Imagines. Er beseitigte ein Hindernis, das während der Untersuchung immer von neuem zutage trat, und das in erster Linie mich der Versuchung widerstehen ließ, Teilergebnisse zu veröffentlichen, bei denen die hier vorliegende Frage offen bleiben mußte. Die Ergebnisse, deren Darstellung an anderer Stelle (1921; 1922, b.) erfolgt, haben nicht nur Bedeutung für die Dipteren, sondern auch für die übrigen Insektenordnungen.

Im Folgenden wird der erste Teil einer Untersuchung der sehr interessanten sexuellen Reizorgane der Psychodiden der Öffentlichkeit übergeben. Es boten sich hier Tatsachen, die bisher sowohl bei den Dipteren völlig unbekannt waren, als auch bei anderen Insektenordnungen nicht in solcher Vollendung und Übersichtlichkeit zutage getreten sind.

In der Vorbereitung befinden sich neben einer umfassenden Darstellung der Biologie, Morphologie und Systematik der Larven, Puppen und Imagines insbesondere Untersuchungen über die phylogenetische Bedeutung der larvalen Kutikularanhänge und die Morphologie und Physiologie der Genitalorgane und Genitalanhänge.

Erst durch die Übertragung der 1. Assistentenstelle an dem Zoologischen Institute der Universität Kiel wurde mir die Möglichkeit gegeben, die Untersuchungen in dem Maße fortzuführen, wie es die gestellte Aufgabe erforderte. Dem Direktor des Institutes, Herrn Geh. Regierungsrat Professor Dr. K. Brandt bin ich für sein liebenswürdiges Entgegenkommen und sein warmes Interesse an meinen Arbeiten zu größtem Danke verpflichtet.

Auch Herrn Professor Dr. J. Reibisch danke ich für manche Unterstützung und wertvolle Anregung.

Um die Verdienste, die Herr Professor Dr. A. Thienemann-Plön an diesen Untersuchungen hat, werten zu können, mag nur hervorgehoben sein, daß ich ihm eine große Fülle von Material und manchen

Rat und Hinweis verdanke, daß er mir nicht nur Lehrer, sondern stets hilfsbereiter Freund war. Ihm sei hier vor allem mein Dank ausgesprochen.

Einleitung.

1. Allgemeines über sekundäre Geschlechtsmerkmale.

Außer den morphologischen Unterschieden, die durch die Gonaden, ihre Ausführungsgänge und Anhänge bedingt sind — den primären Geschlechtsmerkmalen —, sind im Tierreich Unterscheidungsmerkmale der Geschlechter weit verbreitet, die nur in mehr oder weniger lockerem Zusammenhang mit der Fortpflanzung stehen. Es sind das die „sekundären Geschlechtsmerkmale“.

„Die Mannigfaltigkeit, in der die sekundären Geschlechtsmerkmale auftreten, ist geradezu verblüffend; es gibt keinen Teil des Körpers, der nicht hie und da geschlechtliche Unterschiede darbieten würde, und bei verwandten Tieren sind die Geschlechtsunterschiede oft ganz verschiedener Art.“ (Hesse, 1910, p. 473).

Fast in allen Fällen ist eine gewisse Bedeutung der sekundären Geschlechtsmerkmale für die Fortpflanzung deutlich zu erkennen. Wo diese Bedeutung nicht ohne weiteres zutage tritt, wie bei Merkmalen, die durch Unterschiede in der Lebensweise der Geschlechter, der Art des Nahrungserwerbs usw. bedingt sind, ist doch in der Regel ein gewisser engerer Zusammenhang dieser abweichend gearteten Erscheinungen mit der Erhaltung der Art vorhanden.

Weniger auffallend sind im allgemeinen die sekundären Merkmale der Weibchen. Hier sind es gewöhnlich nur besondere Organe oder Vorrichtungen, die mit der Eiablage und Brutpflege in näherer Beziehung stehen. Doch kommen auch weibliche Geschlechtsmerkmale vor, die der Anlockung des Männchens dienen.

Eine größere Bedeutung und oft sehr auffallende Form haben dagegen die Merkmale des männlichen Geschlechtes. Wenn wir dabei absehen von jenen immerhin selteneren Fällen, wo etwa das Männchen in irgend einer Weise für die Brutpflege ausgestattet ist, lassen sich die abweichenden Merkmale der männlichen Tiere im allgemeinen in 4 Gruppen einteilen.

1. In der Regel ist das Männchen darauf angewiesen, das Weibchen zur Begattung aufzusuchen, es muß also dazu besonders befähigt sein. Das prägt sich in schärferen Sinnesorganen und größerer Beweglichkeit aus. Bei den Insekten sind z. B. sehr häufig die Geruchsorgane und Augen des Männchens ungleich höher entwickelt, als beim Weibchen; bei manchen Insekten ist nur das Männchen geflügelt, das Weibchen flügellos.

2. Das Männchen ist sehr oft in besonderer Weise für den Kampf um das Weibchen ausgerüstet, mit Organen versehen, die ihm einen Vorteil gegenüber Geschlechtsgenossen gewähren. Man denke an das Geweih der Hirsche, den Sporn des Haushahnes oder die vergrößerten Oberkiefer des männlichen Hirschkäfers. Derartige Organe werden als „Kampforgane“ bezeichnet.

3. Häufig sind besondere Vorrichtungen vorhanden, die zum Fangen, Überwältigen und Festhalten des Weibchens dienen. Sie sind vor allem bei den niederen Wirbellosen verbreitet. Nicht selten zeigen Krebse und Insekten besondere Organe dieser Art, es sei an die umgebildeten Ruderantennen des Cyclops und die Saugscheiben an den Vorderbeinen der Dytisciden erinnert. Von den Wirbeltieren können die Daumenschwielen der männlichen Frösche als Beispiel solcher „Greif- und Klammerorgane“ dienen.

4. In großer Mannigfaltigkeit treten schließlich Organe auf, deren Zweck darin besteht, die Gunst des Weibchens zu erwerben, es zu erregen und für die Begattung bereit zu machen. Diese als „sexuelle Reizorgane“ zu bezeichnenden Vorrichtungen nehmen ohne Zweifel einen hervorragenden Platz unter den sekundären Geschlechtsmerkmalen ein und sollen im Folgenden etwas näher betrachtet werden.

2. Sexuelle Reizorgane.

Die Bedeutung der Reizorgane für die Fortpflanzung und Erhaltung der Art ist unverkennbar. Schon die Tatsache darf dafür als Beweis gelten, daß bei den höheren Wirbeltieren Merkmale, die der Erregung des ♀ dienen, fast den einzigen sekundären Unterschied zwischen den Geschlechtern ausmachen (Hesse, 1913, p. 479).

Bei vielen Amphibien, Reptilien und den meisten Vögeln sind Merkmale dieser Art in mannigfacher Form vorhanden. Bei manchen Säugetieren sind sogar Organe, die ursprünglich als Kampforgane dienten, infolge einer gewissen Hypertelie unverkennbar ihrem primären Zweck mehr und mehr entfremdet und nebenbei oder völlig in den Dienst einer sexuellen Reizwirkung getreten. Es können dafür die Geweihformen mancher Cerviden oder die Hauer des Hirschebers als Beispiel gelten.

Den Würmern und niederen Krebsen fehlen im allgemeinen besondere Reizorgane. Aber schon bei höheren Krebsen sind manche Bildungen vorhanden, die sich kaum anders deuten lassen. In größter Fülle und Mannigfaltigkeit sind bei den Insekten Mittel und Organe zur geschlechtlichen Erregung ausgebildet.

Hesse (1910), dessen Überblick über die sekundären Geschlechtsmerkmale diesen Ausführungen im allgemeinen zu Grunde gelegt ist, teilt die Merkmale zur Erregung des ♀ nach den Sinnesorganen ein, auf die sie einwirken: „Auf das Auge wirken die Merkmale der Körperplastik und Färbung, auf das Geruchsorgan die Sekrete der männlichen Drüsenapparate, auf das Hörorgan die Lautinstrumente“ (p. 480).

Bei der nachfolgenden Übersicht werde ich mich an diese Einteilung halten, aber einige weitere Reizmittel in die Betrachtung hineinziehen, die Organe des Berührungsreizes und die Werbewebungen der Männchen. Dem Zweck dieser Untersuchung entsprechend, sollen dabei vorzugsweise die Insekten berücksichtigt werden.

Nicht näher eingehen werde ich auf die Leuchtorgane und die Saftorgane.

Was erstere betrifft, so scheint es sich im allgemeinen nur um Anlockungsmittel zu handeln, womit die Ausbildung bei beiden Geschlechtern oder vorwiegend beim Weibchen im Einklang steht. Es sind mir keine Fälle bekannt, in denen die Leuchtorgane ausgesprochen als ein Mittel zur geschlechtlichen Erregung dienen.

„Saftorgane“ müssen wir nach den neueren Untersuchungen von Wille (1920) in die Reihe der sexuellen Reizorgane einstellen. Seine Beobachtungen an *Phyllodromia germanica* L., auf die hier hingewiesen sein mag, haben den Nachweis geliefert, daß die dorsalen Drüsen des 7. und 8. Abdominalsegmentes des Männchens ein Sekret absondern, welches das ♀ vor der Begattung aufleckt. Während das ♂ seine beiden Flügel senkrecht aufrichtet, tritt das ♀ von hinten her über das Hinterende des männlichen Abdomens, betastet zunächst mit den Antennen die Drüsentaschenöffnungen, um schließlich das abgesonderte Sekret aufzusaugen. Nach kurzer Zeit schiebt sich plötzlich das Männchen weiter nach hinten, ergreift von unten her die weiblichen Genitalorgane und nimmt den Begattungsakt vor. Die männlichen Drüsen haben also zweifellos nicht die Bedeutung von Stinkdrüsen, wie bisher (vergl. Schröder, 1913, p. 16) allgemein angenommen wurde, sondern stehen offenbar im Dienste sexueller Erregung als Saftorgane. Bemerkt sei noch, daß vor und während des Begattungsaktes die beiden Geschlechter sich lebhaft mit den Antennen gegenseitig berühren, vor allem gebraucht das ♂ seine Fühler dazu, sowohl durch Betasten das ♀ zu prüfen, als auch durch trillernde Bewegungen es zu reizen. (Wille, p. 78 ff.)

a) Merkmale der Körperplastik und Färbung (Schmuckorgane).

Plate (1913, p. 279 ff.), auf dessen mit zahlreichen Beispielen versehene Darstellung der äußeren sekundären Geschlechtsmerkmale hier neben Hesse (1910) und Doflein (1914) verwiesen sei, teilt die auf den Gesichtssinn wirkenden „Erregungsorgane“ ein in

1. auffallende Farben,
2. auffallende Formen,
3. bewegliche Anhänge,
4. auffallende Bewegungen und Gestaltsveränderungen des ♂.

Die letztgenannte Gruppe von Erregungsmitteln soll besonders behandelt, die übrigen können ganz allgemein als „Schmuck“ oder „Schmuckorgane“ zusammengefaßt werden. Es würde zu weit führen, aus der großen Fülle, die vor allem die höheren Wirbeltiere, Reptilien, Vögel und Säugetiere an Schmuckmerkmalen aufweisen, Beispiele hervorzuheben. Es sei nur darauf hingewiesen, daß manche dieser Merkmale nur zur Brunstzeit auftreten („Hochzeitskleid“) und damit ihre Bedeutung offenbaren. Auch bei den Insekten sind sowohl plastische Merkmale als auch auszeichnende Färbungen des ♂ überaus häufig.

Allerdings muß bemerkt werden, daß bei der Beurteilung dieser Bildungen eine gewisse Vorsicht angebracht ist. Solange nicht völlige Sicherheit darüber herrscht, in welchem Maße z. B. das Insektenauge zur Wahrnehmung von Formen und Farben befähigt ist, bedarf es im Einzelnen genauer Prüfung, ob wirklich jene Merkmale im Dienste sexueller Erregung stehen, oder aber eine andere Deutung gesucht werden muß. Doflein ist der Meinung, daß, wenn wir auch zunächst die verschiedene Färbung der beiden Geschlechter als durch deren Konstitution ohne Beziehung auf einen Zweck veranlaßt annehmen, so doch manche Tatsachen darauf hinweisen, „daß sie sekundär in eine wichtige Beziehung zum Geschlechtsleben getreten ist,“ und daß „die Art und Weise, wie die Prunkfarben vielfach zur Schau getragen werden, darauf hindeuten, daß sie wahrgenommen werden, und daß die Wahrnehmung einen bestimmten Einfluß auf die betreffenden Tiere hat“ (1914, p. 445).

Ganz allgemein muß jedoch gesagt werden, daß wir über die Art und Weise, wie ein Tier, vor allem das Insekt, etwaigen „Schmuck“ des anderen Geschlechtes empfindet, nichts wissen. Hinsichtlich der Duftorgane ist die Möglichkeit gegeben, die Reizreaktion als Folge chemoreflektorischer Vorgänge zu erklären, ohne zur Annahme besonderer „Lustgefühle“, also psychischer Vorgänge, gezwungen zu sein, die man mit einer „Schmuckwirkung“ auf das Auge zu verbinden geneigt ist.

Wohl hauptsächlich darauf ist es zurückzuführen, daß die Bedeutung der Schmuckorgane sehr umstritten ist. Versuche mit Schmetterlingen (vergl. Morgan, 1909, p. 517) haben gezeigt, „daß der Schmuck des ♂ oder des ♀ keinen Faktor bei dem Gewähltwerden durch das andere Geschlecht darstellt.“ Auch Plate (1913, p. 295) sagt von den Schmetterlingen: „eine Wahl der Weibchen ist bis jetzt nicht erwiesen, sondern sehr häufig wird das erste ♂ zugelassen, selbst wenn es sich in sehr defektem oder künstlich gefärbtem Zustande repräsentiert.“

Es muß danach als noch ungeklärt gelten, ob wirklich bei den Insekten der Schmuck als Reizmittel dient.

b) Duftorgane.

Von jeher haben diejenigen, vor allem bei den Insekten auffallenden Reizorgane ein besonderes Interesse gefunden, die auf das Geruchsorgan des ♀ wirken. Wir bezeichnen sie als „Duftorgane“.

Schon Linné hat bei Schmetterlingen den Duft gewisser Arten wahrgenommen; nach ihm haben viele Forscher sich mit den Duftorganen der Schmetterlinge beschäftigt, vor allem Fritz Müller, der an brasilianischen Arten eine Fülle von Beobachtungen anstellen konnte.

Von neueren Arbeiten auf diesem Gebiet seien die eingehenden Untersuchungen von Illig (1902) über die Duftorgane der männlichen Schmetterlinge und von Stobbe (1911) über die Duftorgane der männlichen Sphingiden und Noctuiden, in denen sich weitere Literatur

verzeichnet findet, sowie Arbeiten von Deegener (1902, 1905) über das Duftorgan von *Hepialus hecta* L. und von *Phassus Schamyl* Chr. erwähnt. Eine Zusammenstellung der bisherigen Befunde enthält das „Handbuch der Entomologie (Schröder, 1913). Es mag ergänzend dazu bemerkt werden, daß Vogel (1910) die Untersuchungen Illigs (s. o.) in mancher Hinsicht berichtigt und erweitert, und außerdem Hirt (1910) die Duftorgane der Neotropiden näher beschrieben hat.

Bei den Schmetterlingen sind auch zahlreiche Weibchen mit Duftorganen versehen. Eine Untersuchung von Freiling (1909) hat darüber unterrichtet. Außer ihm hat noch Urbahn (1913) wertvolle Beiträge zur Kenntnis weiblicher Duftorgane geliefert. Als bemerkenswert sei hervorgehoben, daß „alle bisher bekannt gewordenen rein weiblichen Duftorgane abdominal gelegen sind“ (Urbahn, 1913, p. 73).

Von anderen Insekten sind nur wenige entsprechende Einrichtungen bekannt. Die Köcherfliege *Sericostoma personatum* Mc Lachl. (♂) besitzt an der Innenseite der Kiefertaster, die in der Ruhe dem Kopf anliegen, ein Büschel langer Dufthaare. Das Organ ist neuerdings von Cummings (1914) genauer untersucht worden. Auch bei der Küchenschabe (*Periplaneta orientalis* L.) und ihren Verwandten, bei dem Netzflügler *Isoscelipteron flavicorne*, bei dem Speckkäfer (*Dermestes lardarius* L.) und dem Totenkäfer (*Blaps mortisaga* L.) sind gewisse Haare, Borstenbündel oder Schuppen als Duftorgane gedeutet (Hesse, 1910, p. 485).

Über die Entstehung und funktionelle Bedeutung der Duftorgane haben sich manche Autoren ausgesprochen. Es mögen hier die Ausführungen Deegeners (1913, p. 31) über die „Funktion der Duftdrüsen männlicher Lepidopteren“ Platz finden, die unsere allerdings in mancher Hinsicht noch sehr ergänzungsbedürftige Kenntnis auf diesem Gebiete im wesentlichen zusammenfassen.

„Man darf annehmen, daß ursprünglich alle Schmetterlinge kleine epidermale Drüsenzellen besaßen, deren Sekret es zunächst den mit feinen Geruchsorganen ausgestatteten Tieren ermöglichte oder doch erleichterte, einander zum Zwecke der Kopulation zu finden. Die beiden Geschlechtern eigenen Drüsen erfuhren dann eine Weiterbildung in den verschiedensten Körperteilen, vorwiegend bei den ja gewöhnlich in der Aufwärtsentwicklung voraneilenden männlichen Tieren, erhielten für ihre Aufgabe besonders spezialisierte cuticulare Bildungen in Gestalt umgeformter Haare und Schuppen und wurden mit verschiedenen Schutzorganen ausgestattet, welche einen Schluß auf die Wichtigkeit dieser Duftorgane zulassen. Ferner dürfte das Sekret ursprünglich den Duft der Nährpflanze besessen haben; *Pieris napi* L. duftet wie der Saft mancher Cruciferen, *Acherontia atropos* L. wie *Solanum tuberosum* usw. Daß diese Düfte (Blüten-, Obstdüfte) ursprünglich für die Lepidopteren Lustdüfte waren, welche ihnen die Nahrungsquelle anzeigten, macht es verständlich, daß auch die sexuellen Lustdüfte ganz ähnliche Qualitäten im Interesse der Art-

erhaltung zu starker Wirkung steigerten. Sie behalten natürlich ihren Einfluß auf das Tier auch dann, wenn für dieses (wie *Hepialus hecta* L. u. a.) als Imago sekundär Düfte im Interesse der Ernährung nicht mehr in Frage kommen, weil das geschlechtlich aktive Individuum nicht mehr frißt. Bei hoher Ausbildung der Duftorgane kann das Männchen das Aufsuchen des andern Geschlechts fast ganz dem Weibchen überlassen, indem es selbst nur dafür sorgt, daß der zum Lockduft gewordene Reizduft der Umgebung möglichst wirksam mitgeteilt wird (Balzflug von *Hepialus hecta* L., *Phassus Schamyl* Chr.). Im allgemeinen sind die Duftorgane sexuelle Reizorgane.“¹⁾

Das Verhalten von *Hepialus hecta* L. ♂, das nach Deegener durch seine Duftorgane das ♀ anlockt, bildet nach Freiling (l. c.) eine Ausnahme: „Die beim männlichen Geschlecht vorkommenden Duftvorrichtungen können . . . nicht zur Anlockung des andern Geschlechtes dienen. Sie sind vielmehr als durch sexuelle Züchtung hervorgegangen zu denken und dienen als ein geschlechtliches Reizmittel vor und während der Begattung“ (p. 211).

Die Duftorgane der weiblichen Schmetterlinge haben dagegen wohl durchweg nur die Bedeutung eines Lockmittels. Ein solches hat vor allem hohen Wert für die in der Nacht fliegenden Arten. Schmetterlingssammler bedienen sich unbefruchteter Weibchen, um die Männchen der betreffenden Art zu ködern. So fing Weismann innerhalb 8 Tagen mit Hilfe eines Weibchens von *Smerinthus ocellatus* L. 42 Männchen dieser Art (Freiling, 1909, p. 210).

Den Duftorganen der übrigen Insekten darf im allgemeinen dieselbe Bedeutung zugesprochen werden. In der Regel wird vor allem ein besonderer Duft des Männchens der geschlechtlichen Erregung des Weibchens dienen.

Leider liegen genaue Einzelbeobachtungen über die Funktion der Duftorgane und ihre Wirkung bei den betreffenden Arten nur in wenigen Fällen vor.

c) Organe der Lautäußerung.

Unter den Lautäußerungen der Tiere gibt es zweifellos sehr viele, die in enger Beziehung zum Geschlechtsleben stehen; man denke nur an den Gesang, besonders den Balzgesang vieler Vögel, an das Konzert der mit besonderen Schallblasen versehenen Froschmännchen, oder auch an das „Röhren“ des Brunsthirsches.

Doflein glaubt, „daß der Gesang offenbar nicht nur seine Bedeutung beim Zusammenführen der Pärchen, sondern auch eine wesentliche Rolle bei der geschlechtlichen Erregung vor der eigentlichen Paarung spielt“ (1914, p. 443). Seiner Meinung nach wird diese Auffassung vor allem durch eine Untersuchung des amerikanischen Forschers Yerkes gestützt, der aus Beobachtungen an *Rana clamitans* schließt, „daß die Männchen durch gewisse Schallreize zur Aktivität

¹⁾ Autorangaben sind in dem Zitat fortgelassen.

angeregt werden, während diese bei den Weibchen durch ähnliche Schallreize herabgesetzt wird“ (p. 512).

Vielfach werden Lautäußerungen aber nur als Ausdruck einer gesteigerten Lebenskraft ohne Beziehung zu einem besonderen Zweck gedeutet.

Prochnow (1913) erklärt auch die Lautäußerungen der ♂ Insekten in vielen Fällen aus einer starken Erregung, einer größeren Lebensfreude, und bezeichnet das Zirpen der Grillen geradezu als „eine primitive Kunst der Tierchen“ (p. 73). „Zweck- und sinnlos wäre es, jeden Ton oder jedes Geräusch mit dem Maße der Zweckmäßigkeit messen zu wollen“ (p. 72).

Es kommt hinzu, daß über die Wahrnehmung von Tönen seitens der Insekten noch manche Unklarheit herrscht.

Immerhin sind die mannigfachen „Lautinstrumente“ männlicher Insekten eine auffallende Erscheinung. Es bedarf weiterer und eingehenderer Beobachtungen, um ihre Bedeutung voll würdigen zu können. Da für unsere Untersuchung eine Reizwirkung durch Lautäußerung nicht in Betracht kommt, mögen diese Hinweise genügen.

d) Organe des Berührungsreizes.

Außer den bisher genannten gibt es noch eine weitere Gruppe von sexuellen Reizmitteln, das sind jene Reize, die durch den „Gefühls- oder Tastsinn“ vermittelt werden. Hesse (1910) geht auf sie nicht näher ein, während Doflein (1914) ihnen eine große Rolle beimißt. Es braucht nur auf den „Liebespfeil“ der Schnecken hingewiesen werden, um die Bedeutung derartiger Reize für die geschlechtliche Erregung zu kennzeichnen. Auch die Stöße und Püffe, die sich manche Tiere, vor allem Fische, vor der Begattung versetzen, sind in diesem Sinne zu werten.

Von den Insekten sind Äußerungen oder Organe, deren Zweck eine Reizung des Tastsinnes zur geschlechtlichen Erregung sein könnte, bisher nur in geringem Umfange bekannt. Doflein nimmt aber an, „daß bei fliegenden Insekten die Bewegungen der sich gegenseitig umflatternden Tiere oder ihre gemeinsame rhythmische Flugbewegung auf Hautsinnesorgane in spezifisch erregender Weise einwirkt. Ich erinnere da nur an die spielenden Fluchtänze der Tagfalter, an den Begattungsflug der Libellen usw. Auch ist bei manchen Insekten, z. B. beim Gelbrand (*Dytiscus marginalis* L.) beobachtet worden, daß die Männchen die Weibchen bei der Begattung aufs eifrigste mit den Fühlern bearbeiten“ (1914, p. 435). Man vergleiche dazu auch die bereits oben (S. 8) erwähnten Beobachtungen Wille's an *Phyllodromia*. Es ist auch bekannt, daß z. B. Ameisen sich durch Betasten oder Beklopfen Zeichen geben („Antennensprache“, Forel, 1910, p. 294).

e) Werbebewegungen des ♂.

Zu den sexuellen Reizorganen — wenn wir diese Bezeichnung in einem weiteren Sinne auffassen — zählen schließlich auch „auffallende Bewegungen und Gestaltsveränderungen des Männchens“ (Plate, 1913, p. 280), die einer Steigerung der geschlechtlichen Erregung des Weibchens vor der Begattung dienen. Hesse spricht ganz allgemein von „Temperamentsäußerungen“ (l. c., p. 488, 497); richtiger ist wohl, mit Doflein (1914, p. 449) die Äußerungen des Männchens als „Werbebewegungen“ zu bezeichnen.

Ich erinnere zur Kennzeichnung dieser Reizmittel an den Balzflug oder die Balzspiele mancher Vögel und an die Werbespiele der Reptilien und Fische.

Interessant sind vor allem die Tanzstellungen männlicher Spinnen (Attiden). G. und E. Peckham haben durch eingehende Beobachtungen festgestellt, daß bei manchen Attiden in der Tat eine Beeinflussung des ♀ stattfindet, während Montgomery der Ansicht ist, daß die eigentümlichen Bewegungen des ♂ „nicht nur sexuelle Erregung, sondern auch Furcht ausdrücken“ (vergl. Plate, 1913, p. 298; dazu auch Doflein, 1914, p. 504 ff.).

Auch bei manchen Insekten sind besondere Bewegungen oder Balzflüge bei der Annäherung an das ♀ beobachtet worden, denen man eine gewisse Reizwirkung zuschreiben könnte.

Vielfach dienen die Gestaltsveränderungen oder Tänze dem Zwecke, Schmuckfarben oder Schmuckanhänge zu besserer Anschauung zu bringen, oder können sie geradezu als „Schmuckstellungen“ bezeichnet werden (Attiden, männlicher Pfau).

Bei manchen Insekten scheinen Balzflüge (*Hepialus hecta* L., s. o. S. 11) nur den Zweck zu haben, den Lock- oder Reizduft zur wirksamen Ausbreitung zu bringen.

In den meisten Fällen liegt aber durchaus die Annahme nahe, daß die „Werbebewegungen“ im Dienste sexueller Erregung stehen, d. h. eine Wirkung auf die Lichtsinnesorgane des ♀ ausüben. Doch bedarf es im einzelnen — wie bei den „Schmuckorganen“ — auch hier einer vorsichtigen und eingehenden Beobachtung, um zu einem sicheren Urteil zu gelangen.

Auf Grund von Erwägungen, die er an seine Schilderung der Begattungsvorgänge und Werbebewegungen anschließt, sieht sich Doflein veranlaßt, „nicht an eine Wahl des ♂ durch das ♀ zu glauben.“ Er kommt zu dem Schluß, „daß die Künste, Kämpfe und sonstigen Prozeduren der Männchen nur einen Ersatz für die Gewaltanwendung bei der Werbung um die Weibchen darstellen. Sie sind andere Mittel, um die Selbsterhaltungsinстинkte des Weibchens zu überwinden. — Ehe wir tiefer in das Verständnis dieser Vorgänge eindringen, müssen unsere Kenntnisse von den Temperamentäußerungen der Tiere und überhaupt über die verschiedenen Gebiete der Tierpsychologie bedeutend vertieft worden sein. Daß Gewaltanwendungen und Künste bei den Paarungsgewohnheiten der Tiere nicht in einem ernsthaften Widerstreit gestanden haben können, beweist schon die Tatsache,

daß auch bei den höchststehenden Tieren beide Gruppen von Paarungshandlungen in gleicher Verbreitung vorkommen“ (1914, S. 512). Ich werde später noch auf diese Ansicht Dofleins zurückkommen.

3. Reizorgane der Dipteren.

Bei einer Übersicht über die sexuellen Reizorgane, deren große Mannigfaltigkeit aus dem Vorstehenden erhellt, geht auffallenderweise eine Ordnung der höheren Insekten fast völlig leer aus: die Dipteren.

Sekundäre Geschlechtsmerkmale sind bei den Dipteren überhaupt nur in sehr geringem Maße entwickelt. „Verschiedene Färbung der Geschlechter kommt nur ganz vereinzelt vor“ (Grünberg, 1910, p. 8).

Nur hinsichtlich der Antennen treten vielfach größere Unterschiede zutage. Die höhere Ausbildung derselben bei den ♂♂ mancher Familien wird allgemein zu einer reicheren Ausstattung mit Sinnesorganen in Beziehung gebracht (Hesse, 1910, p. 478).

Immerhin bleibt es dahingestellt, ob den zum Teil sehr auffallend geformten Antennen etwa der Chironomiden- und Culiciden-Männchen nicht zugleich auch die Bedeutung eines „Schmuckorganes“ zukommt. Es würde sich verlohnen, einmal von diesem Gesichtspunkt aus die Antennen der Dipteren zu untersuchen. Wandolleck, der eine kleine Arbeit „Über die Fühlerformen der Dipteren“ (1895) geschrieben hat, geht auf Geschlechtsunterschiede nicht näher ein.

Für die Deutung der büschelförmigen Antennen der männlichen Chironomiden und Culiciden als Schmuckorgan spricht der Umstand, daß z. B. bei den Culiciden auch die Taster der ♂♂ lang behaart sind, und die Färbung des ♂ anscheinend gerade bei solchen Dipteren vor der Färbung des ♀ sich auszeichnet, bei denen irgend welche morphologischen Sonderbildungen sich vorfinden.

Es würde zu weit führen, aus der dipterologischen Literatur auszeichnende Merkmale der Männchen zusammenzutragen. Daß sie nicht gar so selten sind, wie aus der oben zitierten Angabe Grünbergs entnommen werden könnte, unterliegt keinem Zweifel, nur handelt es sich meist um wenig auffallende Merkmale und Bildungen, wie das die meist geringe Größe der Dipteren mit sich bringt.

Vielfach tragen die Beine des ♂ besondere Anhänge. Bei Arten der Gattung *Campsicnemus* sind z. B. die Tarsen mit langen riemenförmigen Gebilden versehen, bei *Scellus notatus* (F.) und *spinimanus* (Zett.) die Vorder- und Mittelschienen mit auffallenden Dornen ausgestattet. Derartige Dornen lassen vermuten, daß es sich um Organe des „Berührungsreizes“ handelt. Leider fehlen durchweg eingehende biologische Angaben über die Vorgänge bei der Begattung, aus denen sich Rückschlüsse auf die Bedeutung der Gebilde ergeben könnten.

Als „Schmuck“ sind nach meiner Ansicht die weißen Gespinnstkügelchen zu werten, die die ♂♂ von Arten der Gattung *Hilara* Meig. im Fluge mit sich tragen. Es sei den Angaben Grünbergs (1910,

p. 154) darüber hier Raum gegeben, da sie ein größeres Interesse beanspruchen dürfen.

„Eine sehr merkwürdige und bei den Dipteren im entwickelten Zustande einzig dastehende Erscheinung ist die Fähigkeit mancher Arten, zu spinnen. Sie ist umso merkwürdiger, als sie wahrscheinlich nur dem ♂ zukommt. Die ♂♂ einiger Arten, z. B. der unten beschriebenen *H. maura* (F.), spinnen aus dem Munde Fäden, mit denen sie die erbeuteten Insekten umschlingen und wehrlos machen, um sie dann bei ihren Lufttänzen auszusaugen. Die Fäden bilden ein grauweißes, regelloses, lockeres Geflecht. Anders verhält sich *H. sartor* Becker, welche in den Alpen in der Waldregion unter Bäumen im Sonnenschein schwärmt. Hier spinnen sicher nur die ♂♂, und zwar kleine, milchweiße, opalisierende „Schleierchen“ welche beim Flug mit den Hinter- und Mittelbeinen gehalten werden und sich als äußerst zarte, dichtgewebte Plättchen von etwa 2 mm Längsdurchmesser darstellen. Beim Flug erscheinen sie wie in der Sonne treibende Schneeflocken. Herkunft und Bedeutung dieser Schleierchen ist noch unklar. Die meiste Wahrscheinlichkeit hat die Auffassung von Mik für sich, wonach sie als „aeronautische Apparate“, vielleicht auch als Anlockungsmittel für die ♀ dienen.“ Ich selbst hatte Gelegenheit, im Mai 1919 an einem Gewässer bei Gütersloh i. Westf. Schwärme von *H. lugubris* Zett. zu beobachten. Auch hier waren es nur die ♂♂, welche im Fluge kleine weiße Gespinnstkügelchen zwischen den Beinen trugen. Nach meiner Ansicht handelt es sich lediglich um Anlockungsmittel, besser gesagt, um einen Schmuck, um die Gunst des ♀ zu erlangen. Wenn die Beobachtung über *H. maura* richtig ist, läge hier der beachtenswerte Fall vor, daß ein ursprünglich dem Nahrungserwerb dienendes Verhalten die Aufgabe eines geschlechtlichen Reizmittels übernommen hat.

Die Schwärmflüge mancher Dipteren, wie wir sie auch bei *Hilara* beobachten, stehen überhaupt zweifellos im Dienste geschlechtlicher Funktion. Sehr oft sind es aber nur die ♀♀, die sich, bisweilen in ungeheuren Schwärmen, tanzend oder in reißend schnellem Fluge zusammenscharen. In erster Linie dienen solche Versammlungen und die im Fluge erzeugten Töne der Anlockung des andern Geschlechtes. Die Wahrnehmung des Flugtones vermittelt nach Child (1894) das Johnston'sche Organ des 2. Antennengliedes, das daher bei den Männchen der Culiciden und Chironomiden gegenüber dem der ♀♀ eine auffallende Vervollkommnung zeigt. Ob diese Schwärmflüge auch noch weitere Bedeutung haben, etwa einer Steigerung der geschlechtlichen Erregung dienen, ist ungeklärt, darf aber wohl als wahrscheinlich gelten.

Duftorgane irgend welcher Art sind von den Dipteren bisher nicht beschrieben worden, nur einige Angaben über „riechende Arten“ liegen vor.

Schiner (1862) bemerkt von *Coenomyia ferruginea* Fabr., daß sie sich „durch einen eigenartigen penetranten Geruch, der dem grünen Schweizer- oder sogenannten Ziegenkäse nicht unähnlich ist“, besonders auszeichnet (p. XXXVIII Anm.). „Die Art variiert in der Färbung

Entwicklungsstadium der Augen, das mit großer Sicherheit das Alter anzeigte, konnte man beinahe den Tag des Schlüpfens vorhersagen. Auch das Verfärben der Extremitäten gab dafür sichere Anhaltspunkte. Schon am fünften bzw. sechsten Tage beginnen sich die Spitzen der Mandibeln und der Grund der Fühler chitingelb zu bräunen, dann folgten Beinpaare und Halsschild.

Am 14. Tage werden meist schon die Beinpaare frei beweglich. Die Puppenhaut platzt in der hinteren Thoracalgegend auf (s. Abb. 8), und die auf dem Rücken liegende Imago arbeitet sich mit den freigewordenen Beinpaaren aus der Exuvie heraus. Sie stellt sich alsdann sogleich auf die Beine, und die zarten, noch weißen Elytren beginnen sich zu strecken. Der frisch geschlüpfte Jungkäfer ist von großer Zartheit. Halsschild wie Abdomen sind äußerst weich, nur die Beinpaare scheinen schon genügend gekräftigt und sind auch in der Färbung bedeutend dunkler, fast rostbraun. Nach etwa 10—14 Tagen ist er im allgemeinen ausgefärbt, wenn auch die ganz dunkle Farbe, die ihm den Namen gab, erst bei vier Wochen alten beobachtet wurde. Die von mir zur Beobachtung bei Tageslicht oder in ganz flacher Erde gehaltenen Imagines waren bereits nach 14 Tagen völlig ausgefärbt; ihr Sprungvermögen erprobten sie schon am dritten Tage, allerdings noch ohne Erfolg, aber acht Tage alte vermochten schon 5 cm sich emporzuschleppen, ein Zeichen, daß ihr Chitinkleid schon genügend gehärtet war. Immerhin streben sie beständig wieder der dunklen Erde zu, was mich zu der Annahme zwingt, daß sie normalerweise länger in der Puppenwiege liegen.

Das Puppenstadium von *Corymbites aeneus* L. fällt mit dem von *Agriotus obscurus* zusammen. Auch *aeneus*-Puppen fand ich Mitte Juli, wenn auch nicht sehr zahlreich. Die Größe und der schwach bläuliche Schimmer auf der milchigen Grundfärbung lassen sie von *obscurus*-Puppen leicht unterscheiden. Ihr Puppenstadium währt fast drei Wochen. Die geschlüpfen Jungkäfer verfärben sich bedeutend schneller, bereits am zweiten Tage waren Thorax und Elytren ziemlich dunkel, und einen Tag später trat schon der schöne bläuliche bzw. grünliche Glanz auf Elytren und Halsschild auf.

Die Larven von *Lacon murinus* verpuppten sich Anfang Juli und brauchten eine Ruhezeit von reichlich drei Wochen, manche lagen vier Wochen. Gerade bei diesen Puppen war die beobachtete Abnutzung der Stützborsten an der Leibesspitze besonders stark; überhaupt waren die Puppen die unruhigsten, bei manchen waren schon nach Tagen die Stützborsten gänzlich mit Erde verklebt und zur Unkenntlichkeit verstümmelt. Die frischgeschlüpfen Imagines waren von gelblicher, fast rostbrauner Färbung und begannen erst nach sechs Tagen die charakteristische, mausgraue Dorsalzeichnung anzunehmen.

Die Imagines der soeben gekennzeichneten drei Arten fand ich, wie ich eingangs ausführte, im Freien von Ende März bis Anfang Oktober vor. Sie waren besonders in den Monaten April bis Juni auf Wegen, Gewächsen, Wiesen und Feldern häufig. Im Nachsommer

waren sie bedeutend spärlicher und mit den kälteren Oktobertagen ganz verschwunden. Da aber nach allgemeinen übereinstimmenden Berichten auch im Winter in mancherlei Verstecken Käfer im Winterschlaf angetroffen wurden, steht wohl außer Zweifel, daß sie das ganze Jahr hindurch da sind. Jablonowski hat dafür mit einigen anderen Autoren die Erklärung in der zeitlichen Verschiedenheit der Puppenruhe gesucht. Er schreibt: „Ihr langes Leben (der Larven nämlich) und die bald in kleineren, bald in größeren Mengen sich darbietende Nahrung bringen es mit sich, daß die Larve des Schnellkäfers sich zu jeder Jahreszeit verpuppen kann und daher der Käfer immer zu finden ist.“ Dieser Begründung muß ich widersprechen. Die von mir beobachteten Arten haben ihre bestimmte abgeschlossene Verpuppungszeit, die jährlich einmal wiederkehrt. Es sei zugegeben, daß in manchen Gegenden und bei gewissen klimatischen Verhältnissen der Zeitpunkt und die Dauer der Puppenruhe Schwankungen unterliegen. Aber der Grund für das Dasein der Imagines zu jeder Jahreszeit muß anderweitig zu suchen sein. Ich bin geneigt, denjenigen Autoren zuzustimmen, die die Ansicht vertreten, daß im Frühjahr und Vorsommer die alte Generation, im Nachsommer dagegen die junge auftritt. Sollte das zutreffen, so müßten die Jungkäfer also nach dem Ausfärben ihre Puppenwiege verlassen und ans Tageslicht gehen. Diese Tatsache halte ich nach meinen Beobachtungen für erwiesen.

Umfangreiche Nachgrabungen auf dem Köperntitzer Acker Ende August und im September hatten das Ergebnis, daß *Agr. obscurus* und *Cor. aeneus* ihre Wiegen verlassen hatten. Beling vertritt allerdings die Ansicht, daß die Jungkäfer bis zum nächsten Frühjahr an ihrer Geburtsstätte verbleiben. Auch Sorauer schreibt: „Er (der Schnellkäfer) bleibt bis nächstes Frühjahr in seiner Zelle liegen, wird diese zerstört und der Käfer den Atmosphärien ausgesetzt, so geht er in den meisten Fällen zu Grunde.“ Sollte er diese Behauptung auf *Agriotes obscurus* bzw. *C. aeneus* beziehen, so muß ich das bestreiten. Anfang August wurden mehrere hundert Morgen „abgestoppelt“ und damit wären gewißlich — gesetzt der Fall, sie wären noch ganz — sehr viele Erdzellen zerstört. Das wäre allerdings ein schöner Erfolg in der Frage der Bekämpfung. Aber leider ist der Übeltäter schon vorher ausgeflogen. Dieser negativen Beweisführung will ich als positives Ergebnis meiner Nachforschung hinzufügen, daß ich beispielsweise *Agriotes obscurus* an warmen Herbsttagen in der Köperntitzer Feldmark fliegend angetroffen habe. Ihre anatomische Untersuchung charakterisierte sie als junge Exemplare mit unentwickeltem Genitalapparat und starken Fettmassen, wohl ausgerüstet für den langen Winterschlaf. Über Winter fand ich vereinzelt Exemplare unter Steinhäufen am Getreidefelde, im dichten abgestorbenen Rasen und unter vergilbtem Laub. Dr. v. Lengerken teilt mir mit, daß auch er in früheren Jahren Gelegenheit hatte, *Agr. obscurus* in der Danziger Gegend unter Steinen überwintert anzutreffen.

In den ersten Frühlingstagen sind die in Frage stehenden Elateriden mit die ersten unter den erscheinenden Coleopteren. Allgemein wird

In einem weiteren Kapitel erörtere ich im Zusammenhang die wichtigsten theoretischen Gesichtspunkte, die sich aus den Untersuchungen und Beobachtungen ergaben.

Eine kurze Zusammenfassung der wichtigeren Resultate wird die Arbeit abschließen.

1. Kapitel.

Die Befunde Eaton's und Tonnoir's.

Daß bereits Eaton (1893—1898), dem wir in erster Linie die bisherige Kenntnis der Psychodiden verdanken, einige der in Frage kommenden Anhänge gesehen hat, habe ich schon in meiner früheren Mitteilung (1920) unter Angabe der betreffenden Äußerungen Eatons ausgeführt. Ich kann mich daher darauf beschränken, auf diese Mitteilung hinzuweisen, und werde im übrigen auf Einzelheiten im Laufe dieser Untersuchungen zurückkommen.

Eaton hat die fraglichen thorakalen Anhänge als Überbleibsel der „pupal spiracular nipples“ gedeutet. Ich bezeichnete diese Auffassung als irrig. Eaton hat bei seinen Untersuchungen wohl vorwiegend Trockenmaterial in Händen gehabt, es ist daher nicht verwunderlich, daß ihm die zarteren Organe größtenteils entgangen sind, und seine Deutung nicht den Tatsachen entspricht.

Dagegen hat Tonnoir (1919/20) die meisten Organe beobachtet, nur Einzelheiten, wie z. B. die eigentlichen Duftorgane von *P. cognata* Eaton, sind auch von ihm übersehen worden.

Leider gibt Tonnoir keinerlei Abbildungen und beschränkt sich auf eine kurze, etwa 1½ Seiten umfassende Zusammenstellung der „particularités morphologiques et anatomiques très remarquables des mâles des genres *Ulomyia* et *Pericoma*“ (1919, p. 16, 17). Da diese Zusammenstellung zugleich eine Einsicht in die Mannigfaltigkeit der fraglichen Organe gewährt, sei sie — nur wenig gekürzt — hier wiedergegeben.

Tonnoir unterscheidet folgende Kategorien:

1. „Appendices cephaliques“.

A. Starre, keulenförmige, ziemlich kräftig chitinisierte und schuppenbedeckte Anhänge an jeder Seite des Kopfes hinter den Augen bei *Pericoma notabilis* Eaton, *albifacies* Tonn. und *soleata* Walk. Eaton hat sie bei *P. notabilis* bemerkt, aber dem Thorax zugerechnet. Die Anhänge stehen in keiner Beziehung zum Respirationssystem. Bei *albifacies* trägt die Spitze der Anhänge Schuppen von besonderer Form, in denen Sinnesorgane vermutet werden. Ähnliche Anhänge wurden auch bei *P. Goetghebueri* Tonn. (l. c. p. 139) gefunden.

B. Große, dehnbare Blasen jederseits unten an der Basis des Kopfes von *P. ocellaris* und *P. Dalii*. Sie können, aufgebläht, wenigstens die halbe Länge der Palpen erreichen. Ihre dünne und unbehaarte Kutikula ist bei *P. ocellaris* mit regelmäßig verteilten „minuscules sphères“ bedeckt; bei *P. Dalii* tragen die

Anhänge an der Spitze eine kleine mit „granulations ou papilles“ bedeckte Platte.

2. „Appendices thoraciques“.

A. Zwei keulenförmige, unbehaarte, mehr oder weniger chitinisierte, nicht dehnbare, aber erektile Anhänge an der Gelenkhaut zwischen Kopf und Thorax bei *P. auriculata* Hal. und *P. fusca* Macq.

B. Zwei große dehnbare Blasen an der Gelenkhaut zwischen Kopf und Thorax unterhalb der Schultern bei *P. cognata* Eaton und *annulata* Tonn. Bei *cognata* sind die Blasen von einem Büschel sehr langer Haare bedeckt.

C. Je ein blasenförmiger Anhang im oberen Teile des mesothorakalen Episternums zwischen Schulter und Flügelbasis bei *P. nubila* Meig., *fusca* Macq. und *auriculata* Hal. Die Anhänge sind dicht mit Haaren und Schuppen bedeckt, bilden im Ruhezustand eine Art „épaulette“, erreichen aufgebläht bisweilen mehr als Antennenlänge. Sie stehen in keiner Beziehung zum Respirationssystem, aber in Verbindung mit der Körperhöhle, und können durch Zusammendrücken des Thorax der lebenden Mücke oder plötzliches Töten zum Ausstrecken gebracht werden.

D. *P. undulata* Tonn. und *Ulomyia fuliginosa* Meig. haben dieselben Anhänge, die aber hier doppelt, d. h. zweiteilig sind.

E. Bei *P. trivialis* Eaton und *P. nubila* Meig. befindet sich etwas hinter und unter den vorderen Stigmen je eine kleine, unbehaarte, zylindrische Blase, deren keulenförmig verdickte Spitze eine mit „granulations ou papilles“ bedeckte „plaque fusiforme“ trägt. Dieselben Blasen sind bei *Ulomyia fuliginosa* und *P. undulata* vorhanden, liegen aber hier zwischen den beiden großen lateralen „vesicules tubulaires“.

F. *P. palustris* Meig. trägt am mesothorakalen Episternum zwischen Schulter und Flügelbasis je eine im ausgedehnten Zustande stark entwickelte Blase, die sich von den unter C. genannten Anhängen dadurch unterscheidet, daß sie völlig unbehaart, und ihre dünne und glatte Cuticula an der Spitze mit kleinen Papillen bedeckt ist.

3. „Organes antennaires“.

Die Antennen von Männchen der *P. cornuta* Tonn., *palposa* Tonn. und *acuminata* Strobl zeigen an einigen Geißelgliedern ein Sinnesorgan „en forme de hublot fermé par une membrane“. Bei *cornuta* und *palposa* finden sich diese Organe am 4. – 7., bei *acuminata* am 4. und 5. Antennenglied.

Aus dieser Darstellung ergibt sich, daß auch Tonnoir eine Beziehung der thorakalen Anhänge zu dem Respirationssystem nicht annimmt. Eine Herleitung von den Thorakalhörnern der Puppe ist in der Tat von vornherein abzulehnen. Wie vor allem die Untersuchungen von de Meijere (1902) ergeben haben, schließt die Bildungsweise des imaginalen Stigmas ein Persistieren des pupalen Stigmahorns aus.

Ob aber überhaupt diese Anhänge, soweit sie am Hinterkopf und Thorax liegen, auf Anlagen zurückgeführt werden können, die ursprünglich mit dem Respirationssystem zusammenhängen, ist eine andere Frage. Ihre Beantwortung soll später versucht werden.

2. Kapitel.

Die „Askoide“.

Über die Bedeutung der „organes antennaires“, die Tonnoir (s. o. unter 3.) von *P. cornuta*, *palposa* und *acuminata* erwähnt, kann ich kein sicheres Urteil abgeben, da die genannten Arten von mir bisher nicht untersucht wurden. Ob es sich wirklich, wie Tonnoir meint, um Sinnesorgane handelt, erscheint fraglich. Eigenartige antennale Anhänge kommen mehrfach, wie wir noch sehen werden, bei den Psychodiden vor; ich verweise auf die bandartigen Borstengruppen der *Clytocerus*-Arten (Fig. 34) und die Stachelbildungen vieler anderer Arten. Diese Anhänge haben sicher nicht die Bedeutung von Sinnesorganen.

Vielleicht stehen die von Tonnoir erwähnten Organe in Beziehung zu den antennalen Gebilden, auf die schon Eaton aufmerksam macht: „Many Psychodidae possess appendages to the antennae homologous with the chitinous bristles of joints in the flagellum noted in the Synopsis under *Pericoma soleata*, ante; 2nd. ser., vol. IV, p. 126. Their nature is undetermined. In some species there is danger of ill-focussed hairs being mistaken for them; but they are not always hair-like nor setiform. In *Pericoma incerta* they have the appearance of longitudinally striate squamulae; and in species of the 5th section of that genus their form is digitate“ (1895, p. 209). Eaton erwähnt nur bei einer Anzahl von Arten diese Anhänge, gibt sie für andere, z. B. *Ulomyia*, sogar als scheinbar fehlend an. Diese Ansicht Eatons beruht auf einem Irrtum: Alle Psychodiden, soweit ich bisher feststellen konnte, haben in beiden Geschlechtern diese Gliederanhänge. Allerdings ist es bisweilen schwer, sie zwischen den Wirtelhaaren zu erkennen, da sie außerordentlich durchsichtig sind.

Da diese Antennalorgane, die ich wegen ihrer Schlauchform „Askoide“ nenne, so konstant vorkommen, bisweilen von auffällender Größe und bei einigen Arten scheinbar in den Dienst der geschlechtlichen Erregung getreten sind, sei ihnen eine nähere Untersuchung gewidmet.

A. Allgemeine Morphologie der Askoide.

Die Askoide sind sehr zarthäutige, starre, hohle Schläuche, von denen jeder Antennenknoten vom 3. Glied an ein Paar besitzt. Sie inserieren im distalen Teil der Knoten dicht über den Wirtelhaaren. Scapus und Pedicellus sind stets ohne diese Organe, die übrigen Glieder nur dann, wenn etwa andere Anhänge vorhanden

oder die Knoten (z. B. an der Spitze der Antenne) zurückgebildet sind. Die Form der Wirtel, die Dicke der Knoten und die Länge der Zwischenstücke zwischen den Knoten stehen mit der Ausbildung der Askoide im Einklang. Wo die Askoide eine größere Ausdehnung zeigen, wie bei Arten der III. und IV. Sektion (nach Eaton) von *Pericoma* und den *Psychoda*-arten, sind die Zwischenstücke verlängert und die Wirtel mehr oder weniger zur Becherform geschlossen. Die Schläuche liegen dann innerhalb dieser Becher, wobei sie das Bestreben zeigen, den Raum möglichst auszunutzen.

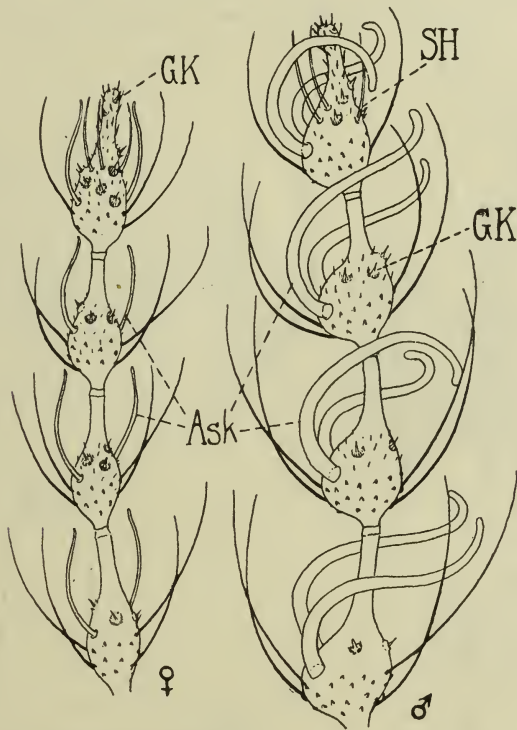


Fig. 1. Die 4 letzten Glieder der Antenne von *Pericoma fagicavatica* n. sp. ♀ und ♂. Vergr. 260 ×.

In der Regel stehen die beiden Askoide einander gegenüber, zu beiden Seiten des Mittelstückes; bisweilen drehen sie sich in ihrem Verlauf, meist im entgegengesetzten Sinne, bogig oder spiralig um das Zwischenstück (Fig. 1). Bei manchen Arten sind die beiden Organe mit ihrer Basis einander genähert; es ist damit in der Regel eine exzentrische Stellung des Zwischenstückes bzw. stärkere Ausbildung des Knotens an der betreffenden, in der Regel nach vorn median gelegenen Seite verbunden (Fig. 1 und 6). Die Paarigkeit der Organe ist stets gewahrt, auch wenn, wie bei *P. ustulata* und *decipiens*

(Fig. 3), die Zahl der Einzelschläuche so stark vermehrt ist, daß fast der ganze Umfang des Knotens damit besetzt ist.

Im allgemeinen lassen sich 3 Haupttypen der Askoide unterscheiden:

- a) Einfache, distalwärts gerichtete, gerade oder mehr oder weniger gekrümmte Askoide (*Ulomyia*, die meisten *Pericoma*-Arten; Fig. 1; 20; 36).
- b) Mehrästige Askoide, die Äste distalwärts gerichtet (Arten der IV. und V. Sektion von *Pericoma*; Fig. 2; 8).
- c) Dreiästige Askoide, der mittlere Ast basalwärts gerichtet (die Arten der bisherigen Gattung *Psychoda*; Fig. 4).

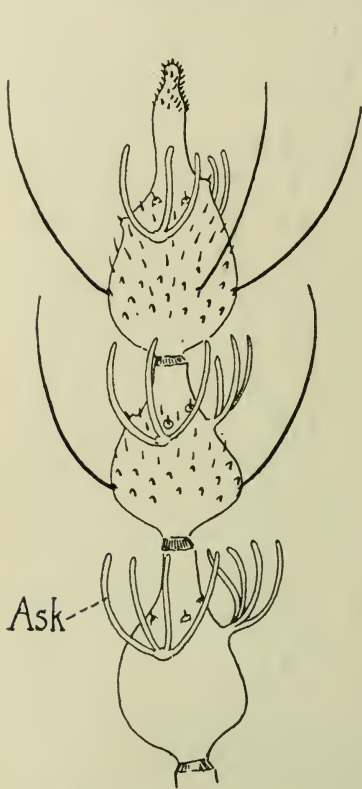


Fig. 2. Die 3 letzten Glieder der Antenne von *Pericoma decipiens* Eaton, ♀. Vergr. 600 ×.

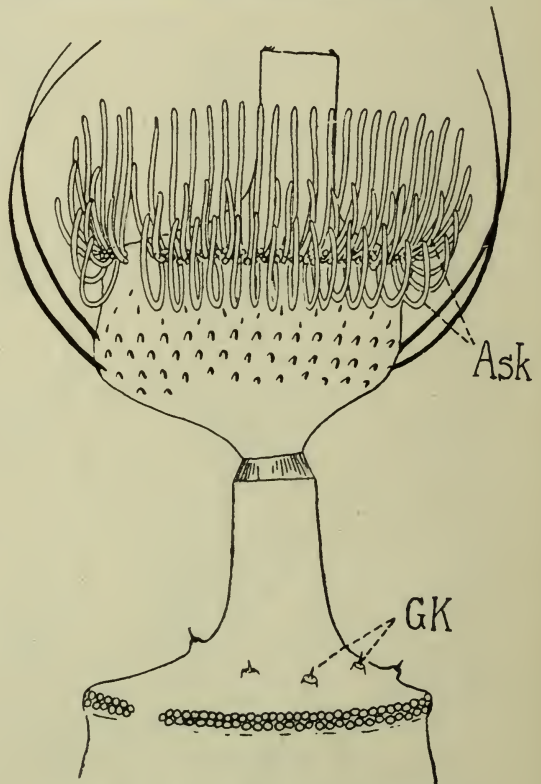


Fig. 3. Mittlere Glieder der Antenne von *Pericoma decipiens* Eaton, ♂. Vergr. 600 ×.

Einen gewissen Übergang zwischen a) und c) stellen die Anhänge von *Ps. lucifuga* dar, die einen starken nach oben und einen schwächeren, nach unten gerichteten Ast aufweisen (Fig. 5).

Im allgemeinen sind die Askoide bei beiden Geschlechtern gleichartig ausgebildet. Wo ein sexueller Dimorphismus

vorliegt, ist es stets das Männchen, das die höhere Ausbildung aufweist. Am auffallendsten zeigen dies *P. decipiens* Eaton und *ustulata* Walk. Bei diesen Arten besitzen die Weibchen 3–6teilig gegabelte Askoide

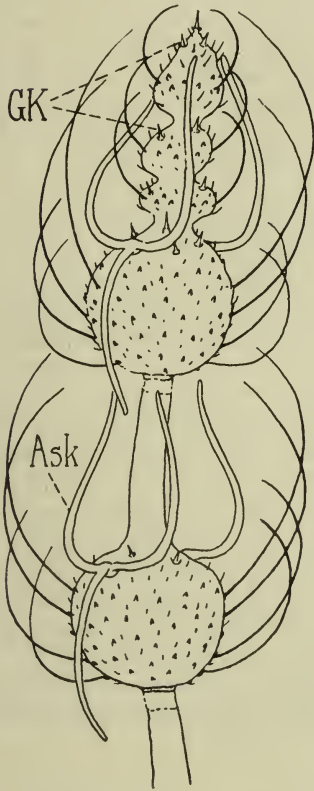


Fig. 4. Letzte Glieder der Antenne von *Psychoda albipennis* (?). Vergr. 600 \times .

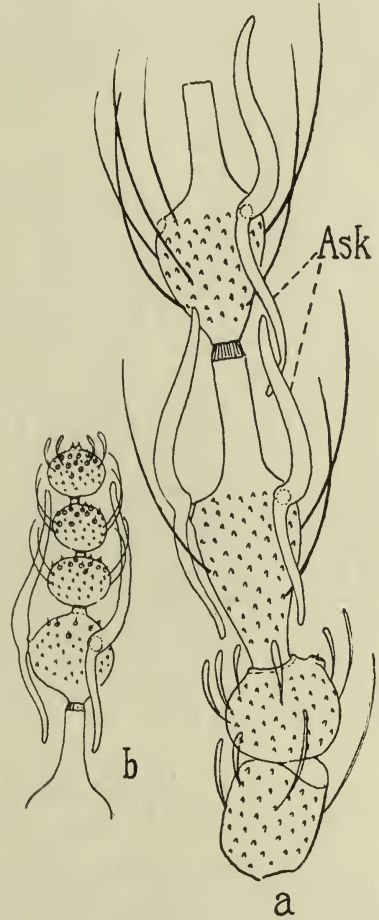


Fig. 5. Basale (a) und distale (b) Glieder der Antenne von *Psychoda lucifuga*. Vergr. 235 \times .

(Fig. 2). Bei den Männchen sind die Schläuche sehr stark vermehrt, entspringen nicht aus gemeinsamer Basis, sondern bilden einen mehrreihigen Kranz von Einzelschläuchen um den oberen etwas wulstartig verdickten Rand des Knotens, sodaß die paarige Anlage kaum noch erkennbar ist (Fig. 3). Im Zusammenhang mit dieser starken Vermehrung der Schläuche ist die Antenne des Männchens bedeutend kräftiger ausgebildet und übertrifft die des Weibchens sowohl an Länge als an

Dicke um etwa die Hälfte. In geringerem Maße zeigen eine solche Differenzierung zugunsten des männlichen Geschlechtes auch andere Arten. Das Männchen von *P. deminuens* weist außer den beiden dickeren zahlreiche dünnere Schläuche auf (Fig. 7), die dem ♀ fehlen. Ähnlich sind bei *P. fusca*, deren beide Geschlechter mehrästige Askoide besitzen, an der Antenne des ♂, vor allem an dem verdickten 3. Glied, zahlreiche accessorische dünnere Einzelschläuche vorhanden (Fig. 8). Bei anderen Arten, z. B. *facicavatica*, sind keine accessorischen Schläuche ausgebildet, aber die Askoide des Männchens und entsprechend die ganze Antenne viel kräftiger als beim ♀ (Fig. 1).

An der Antenne von *Ulomyia fuliginosa* ♂ finden sich etwa vom 9. Glied an, besonders zahlreich auf den letzten 3 Knoten, außerordentlich zarthäutige etwas zugespitzte längliche Bläschen, deren basaler Teil Ähnlichkeit mit der Basis der Wirtelhaare hat (Fig. 9). Die Askoide sind an den 3 letzten Knoten stark reduziert, im übrigen etwas nach der nach vorn median gewandten Seite der Knoten einander genähert, während die Bläschen vorwiegend auf der entgegen-gesetzten Seite der Antenne stehen. Da an dieser Seite dort, wo sich die Bläschen finden, die Wirtelhaare weniger zahlreich als anderswo sind, und die Ähnlichkeit der Insertion beider unverkennbar ist, liegt die Ableitung dieser Bläschen von Wirtelhaaren nahe. Hinsichtlich ihres morphologischen Wertes sind sie also wohl nicht ganz den erwähnten accessorischen Askoidalschläuchen von *deminuens* gleichzusetzen; aber ihre funktionelle Bedeutung ist vermutlich dieselbe, wie die der Askoide. Dies vorausgesetzt, liegt bei *Ulomyia fuliginosa* ♂ ein Fall vor, bei dem eine reichere Ausstattung mit Askoidalorganen auf dem Wege einer sekundären Modifikation erreicht ist.

Es ist aus den angeführten Beispielen zur Genüge ersichtlich, daß diesen antennalen Anhängen eine große Bedeutung zukommt; in gesteigertem Maße für die männlichen Imagines.

B. Die antennalen Sinnesorgane.

I. Allgemeine Übersicht.

Bevor wir versuchen, über die funktionelle Bedeutung der Askoide uns Klarheit zu verschaffen, erscheint es zweckmäßig, in Kürze die antennalen Sinnesorgane der Psychodiden zu überblicken.

Während das Basalglied (Scapus) nur Haare oder Schuppen und keine besonderen Sinnesorgane aufweist, enthält das zweite, gewöhnlich annähernd kugelige Antennenglied, der Pedicellus, in ziemlich gleicher Ausbildung bei beiden Geschlechtern das „Johnston'sche Organ“ (Fig. 6). Nach Child (1894) ist die Funktion dieses Organes im allgemeinen „ursprünglich die Empfindung von Tastreizen; es kann aber auch bei weiterer Entwicklung zur Empfindung von Schall-schwingungen dienen. Die dadurch verursachte „Gehörempfung“ ist als eine modifizierte Tastempfindung zu betrachten“ (p. 52). Eine Gehörempfung ist als solche für die Psychodiden nicht wahrscheinlich.

Da die Antennen nicht zum Tasten verwandt werden, kommt eine Tastempfindung nur insofern in Frage, als es sich um zufälligen oder bei der gegenseitigen Berührung der Geschlechter (s. später) erfolgenden Berührungsreiz handelt. In der Hauptsache wird das Johnston'sche Organ der Psychodiden der Empfindung von Luftschwingungen dienen, wobei weniger an die grobe Wirkung gleichmäßig bewegter Luft, als an feine plötzliche oder rythmische Erschütterungen zu denken ist. Das entspricht natürlich letzten Endes der obigen Auffassung Child's, dessen Untersuchung uns über den feineren Bau dieses Organes unterrichtet hat.

Als weitere Sinnesorgane sind stets jene kleinen, meist zugespitzten Zäpfchen vorhanden, die allgemein an den Antennen der Insekten verbreitet sind. Derartige Organe sind vielfach beschrieben worden, neuerdings von Schenk (1902) und Röhler (1905). Es wird angenommen daß diese Zapfen oder Kegel, in die ein nervöser Terminalstrang eintritt, als Geruchsorgan dienen; man bezeichnet sie kurz als „Geruchskegel“.

Sie stehen an den Antennen der Psychodiden im oberen Teile der Knoten über der Insertion der Askoide; gewöhnlich schon, wenigstens einzeln, auf dem Pedicellus; in zunehmender Anzahl auf den folgenden, besonders den letzten Gliedern (Fig. 1; 2; 3; 4; 5; 8; 9).

Es lassen sich hinsichtlich Größe und Anordnung verschiedene Formen unterscheiden: flächenständige, auf etwas erhöhter Kuppe stehende oder tief in eine Grube versenkte Kegel, die Schenk als *Sensilla basiconica*, *styloconica* und *coenoconica* bezeichnet hat (1902, p. 2). An dem Endglied sind sehr häufig die endständigen Borsten oder Haare deutlich als Sinnesorgane zu erkennen (*Sensilla chaetica* oder *trichodea*, Schenk) (Fig. 1; 9). Diese „Sinnesborsten“ vermitteln wahrscheinlich Berührungsreize.

II. Die Geruchsorgane.

Zweifellos sind die Geruchskegel die wichtigsten antennalen Sinnesorgane. Es sei daher etwas näher auf ihre Bedeutung eingegangen.

Wir werden uns bei diesen Untersuchungen mit dem feineren Bau dieser Organe nicht näher beschäftigen, sondern vorwiegend der empirisch-biologischen Methode bedienen, da wir nur auf diesem Wege zu den Resultaten gelangen können, deren wir weiterhin bedürfen.

Zunächst muß festgestellt werden, daß Unterschiede in der Zahl dieser Organe nach dem Geschlecht der Imago nicht hervortreten, wenigstens bei keiner Art in dem Maße, daß der Unterschied von Bedeutung ist.

Dagegen verhalten sich — wenn auch nicht auffallend — die Arten different. Und zwar ist im allgemeinen zu bemerken, daß diejenigen Arten, deren Larven ausgesprochene Saprobien sind, zahlreichere Geruchskegel aufweisen. Es sind das vor allem die Arten der Gattung *Psychoda*. Diejenigen Arten, deren Larven hygropetrisch,

in berieseltem Moos, auf moderndem Laub oder ähnlichem Substrat leben, sind im allgemeinen mit weniger zahlreichen Geruchskegeln ausgestattet. Mit diesen Unterschieden in der Zahl der Geruchskegel steht es im Einklang, daß die erstgenannten Arten viel wandern und sich überall einfinden, wo sich Gelegenheit zur Eiblage bietet. Daß sie dabei von dem Geruchssinn geleitet werden, geht schon daraus hervor, daß in den Blütenständen von *Arum maculatum* L., die einen an Harn oder Fäulnis erinnernden Geruch ausströmen, sich massenhaft Imagines von *Psychoda* ansammeln. Riedel (Entom. Zeitschr.) fing in einem Blütenstande 350 Exemplare von *Ps. phalaenoides* L.. Und zwar scheinen es durchweg nur ♀♀ zu sein, die durch den Geruch der Blüte angelockt werden, wie von Thienemann und mir am Kellerssee i. Hollst. aus *Arum* erbeutete Fänge erkennen ließen. Die Arten der Gattung *Pericoma* und *Ulomyia* bleiben offenbar im allgemeinen viel enger an ihr Wohngebiet gebunden. Manche „geschmückte“ Arten lassen augenscheinlich eine Beeinträchtigung des Flugvermögens durch die Ausstattung mit Körperanhängen oder längerer und dichter, wolliger Behaarung erkennen. Man fängt daher die Imagines dieser Arten in der Regel nur in nächster Nähe des Wohngebietes der Larven.

Ein Zusammenhang zwischen Wohngebiet, Lebensweise der Larven und Wandertrieb der Imagines prägt sich in der Weise aus, daß das Wohngebiet der letztgenannten Arten konstant, das der meisten *Psychoda*-arten periodisch ist, daß ferner das Larvenleben bei *Ulomyia*- und *Pericoma*-arten bis zu 1 Jahr, bei manchen *Psychoda*-arten nur 8—14 Tage währt, also für die *Psychoda*-arten eine größere Ungebundenheit und vollkommenerer Ausbildung des Geruchssinnes sich zwanglos ergibt.

Um der biologischen Bedeutung der Geruchsorgane für das einzelne Individuum näher zu kommen, müssen wir die Objekte prüfen, die für die Geruchswahrnehmung der Imago in Betracht zu ziehen sind.

a) Die Nahrungssuche.

Zunächst einiges über die Nahrungsaufnahme der Imago. Schon Dell (1905) hat auf den „reduced alimentary canal“ von *Psychoda* hingewiesen. Koch (1913) hat keine Nahrungsaufnahme bei *Ps. albipennis* Zett. beobachtet. Im Gegensatz dazu habe ich wiederholt gesehen, daß Imagines von *Ulomyia* an feuchtem Substrat saugten, wobei sie prüfend mit den Maxillarpalpen den Boden betasteten. Die Palpen sind mit zahlreichen Sinneshaaren versehen, die also wohl ohne Zweifel eine besondere Bedeutung für die Nahrungsaufnahme haben.

Forel (1910, p. 80) bezeichnet die Fähigkeit der Insekten, „beim direkten Kontakt die chemische Eigenschaft eines Körpers zu erkennen“, als „Kontaktgeruch“.

Zwischen diesem und einer „Geschmacksempfindung“¹⁾ läßt sich keine sichere Grenze ziehen, da es sich in beiden Fällen um chemoreflektorische Sinneswahrnehmungen handelt. „Denn da auch bei dem Geruchssinn jedenfalls eine Lösung der in Spuren das Sinnesorgan treffenden Substanz in dem Feuchtigkeitsüberzug derselben stattfindet, so ist eine qualitative Gleichheit der beiden auf Fern- und auf Kontaktwirkungen reagierenden Organe nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen“ (Demoll, 1917, p. 27).

Kommen nun die Sinnesborsten der Palpen (Taster) für eine Geruchs- oder Geschmacksempfindung in Betracht?

Die Frage ist umstritten. Forel (1910, p. 117 ff.) hält die palpalen Sinnesborsten für Tastorgane und spricht nur den am Rüssel, an der Zunge, an den Kiefern oder am Gaumen der Insekten gelegenen Nervenendigungen eigentliche Geschmacksempfindung zu.

Ich möchte es für wahrscheinlich halten, daß den Sinnesborsten der Taster wenigstens eine gewisse Kontaktgeruchsempfindung zukommt. Es war häufig zu beobachten, daß gefangene Psychodiden, sobald sie mit den Tastern ein feuchtes Substrat berührten, gierig zu saugen begannen. Daraus kann geschlossen werden, daß die Taster mehr als eine bloße Tastempfindung vermitteln.

Die Beobachtungen lehren zugleich, daß die Nahrung scheinbar nur durch mehr oder weniger zufällige Berührung gefunden wird. Ich sah nie, daß offenbar durstige Individuen, etwa durch Ferngeruch geleitet, die Nahrungsquelle aufsuchten. Nur in einigen Fällen konnte beobachtet werden, wie eine Imago, indem sie sich dabei etwas nach vorn herüberneigte, die Unterlage nach einer feuchten Stelle absuchte, wobei die Palpen, deren letztes, normalerweise nach oben eingeschlagenes Glied (Fig. 15) nach hinten gestreckt war, dicht an der Unterlage streiften. Aus diesen Beobachtungen darf gefolgert werden, daß jedenfalls den Geruchsorganen der Antenne eine wesentliche Bedeutung speziell für die Nahrungsaufnahme nicht zukommt. Bei der geringen Bedeutung der Nahrungsaufnahme für die Imagines und der Wahrscheinlichkeit, daß sie bei ihrer Lebensweise in reichlichem Maße „zufällig“ mit Feuchtigkeit in Berührung kommen, erscheint diese Folgerung durchaus berechtigt.

b) Das Aufsuchen des Wohngebietes.

Das Aufsuchen des Wohngebietes, d. h. im wesentlichen der Gelegenheit zur Eiablage, ist ohne Zweifel von größter Bedeutung für die Erhaltung der Art. Es kommt hier nur der Geruchssinn

¹⁾ Es sei ausdrücklich betont, daß ich in diesen Untersuchungen — falls nicht etwas anderes vermerkt ist — die Ausdrücke „Empfindung“ („empfinden“) und „Wahrnehmung“ („wahrnehmen“) in rein physiologischem Sinne gebrauche, also damit **nicht** eine Modifikation des **Bewußtseins**, sondern nur die physiologische **Reizwirkung**, d. h. die durch einen Reiz bewirkte **Nervenerregung** bezeichne. „Geruch“, „Geschmack“ usw. kennzeichnen die **Qualität** der Nervenerregung.

in Frage. Und es ist wohl — da eine Mitwirkung der palpalen Organe vorläufig nicht erwiesen, auch nicht wahrscheinlich ist — die Annahme berechtigt, daß auf die Wahrnehmung der hier in Betracht kommenden Fernreize die Geruchszapfen der Antenne eingestellt sind.

Und zwar scheint es vorwiegend oder ausschließlich das Weibchen zu sein, daß auf diese Reize reagiert, während das ♂ vorwiegend oder ausschließlich auf das Aufsuchen des Weibchens angewiesen ist.

Diese Auffassung ist biologisch durchaus begründet. Sie deckt sich mit den oben erwähnten Befunden an *Arum*-Fängen.

Bei der Eiablage selbst, der Wahl des geeigneten Platzes besonders bei einzeln abzulegenden Eiern, ist zweifellos die reiche Ausstattung des Ovipositors mit zarten Sinnesborsten von Bedeutung (Kontaktgeruch?).

c) Das Aufsuchen des andern Geschlechtes.

In der Hauptsache ist dies, wie schon angedeutet, die Aufgabe des Männchens. Auch hierbei ist zunächst nur an die Geruchswahrnehmung zu denken, wobei als Reiz ein spezifisch differenzierter „Geschlechtsduft“ angenommen wird.

Es muß dementsprechend gefordert werden, daß die Geruchsorgane der männlichen und weiblichen Antenne sich qualitativ unterscheiden.

Müller hat für die Sinnesorgane das Gesetz von der „spezifischen Energie“ aufgestellt: „Die Sinnesempfindung ist nicht die Leitung einer Qualität oder eines Zustandes der äußeren Körper zum Bewußtsein, sondern die Leitung einer Qualität, eines Zustandes eines Sinnesnerven zum Bewußtsein, veranlaßt durch äußere Ursachen, und diese Qualitäten sind in den verschiedenen Sinnesorganen verschieden, die Sinnesenergieen.“ (Demoll, 1917, p. 13). Gegenüber Nagel, der die primitiven Sinnesorgane als „Wechselsinnesorgane“, die sich nicht einer einzigen Reizart angepaßt haben, auffaßt, ist Demoll (1917, p. 14) in Annäherung an Müller der Meinung, daß eine Modifikation nach bestimmter Richtung, eine Qualitätsbestimmung der Erregung auch für die niederen Sinnesorgane anzunehmen ist.

Selbst bei Ablehnung einer allgemeinen Gültigkeit des Müller'schen Gesetzes ist es wohl als zu weitgehend zu betrachten, wenn Bugnion (1913, p. 468) die physiologische Funktion der niederen Sinnesorgane generell als „Hautsinn“ zusammenfaßt und als feststehend ansieht, daß verschiedenartige Außenweltreize bei den einfach gebauten Sinnesorganen als einerlei Wesens oder mindestens als ähnlich empfunden werden, und derselbe Reiz bei verschiedenen Sinnesorganen diverse Perception auslösen kann.

Leider ist es bisher nicht möglich gewesen und wird es auch in Zukunft unmöglich sein, auf dem Wege des Experimentes der physiologischen Bedeutung etwa der verschiedenen Arten von Geruchskegeln eines Individuums näher zu kommen. Es liegt aber kein Bedenken vor und bietet meines Erachtens die einzige

Möglichkeit, die durchaus spezifizierte Reaktion vieler Insekten auf bestimmte Reize zu verstehen, wenn wir ein bestimmtes qualitatives Abgestimmtsein der niederen Sinnesorgane auf bestimmte Reize annehmen.

Nach den Untersuchungen von Mayer, Hurst und Child (1894, p. 44 ff.) darf es als wahrscheinlich gelten, daß das Johnston'sche Organ der Männchen von Culiciden und Chironomiden auf eine bestimmte Reizqualität — den Ton des Weibchens — eingestellt ist. Was für die Tastorgane — als solches ist ja das J. O. aufzufassen — Geltung hat, ist in höherem Maße von den chemoreceptorischen Sinnesorganen anzunehmen.

Insbesondere gilt dies hinsichtlich eines unterschiedlichen Verhaltens der Geschlechter.

Geyer (1913) ist auf Grund von Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung der Insektenhaemolymphe zu der Folgerung gelangt, daß „das gesamte Soma bei Männchen und Weibchen geschlechtlich differenziert ist“ (p. 487). Daraus darf weiter gefolgert werden, daß auch für die chemoreceptorischen Organe, die Sinneszellen und ihre Terminalfibrillen, eine geschlechtliche Differenzierung anzunehmen ist, somit die morphologisch gleichwertigen Geruchsorgane der beiden Geschlechter sich physiologisch — in ihrer qualitativen Reaktion — verschieden verhalten. Es ist also nicht nötig, bei dem ♂ nach besonderen Organen zu suchen, die ihm zum Auffinden des ♀ behilflich sein könnten. Es hat zu diesem Zweck — und im wesentlichen nur zu diesem Zweck — seine antennalen Geruchskegel.

Nun ist aber auch das Weibchen nicht nur befähigt, mit Hilfe des Geruchssinnes — wie oben besprochen — das für die Eiablage geeignete Substrat aufzufinden, sondern auch imstande, die Nähe eines Männchens wahrzunehmen, wenigstens solange es noch nicht befruchtet ist.

Es könnte daraus zunächst gefolgert werden, daß bestimmte Geruchsorgane auf den „Geschlechtsduft“ des ♂ eingestellt sind. In der Tat zeigen ja die Geruchskegel der Imago morphologische Unterschiede.

Aber auch die Annahme liegt im Bereich der Möglichkeit, daß die Geruchsorgane des ♀ vorwiegend zunächst auf den „Geschlechtsduft“ des ♂ reagieren und erst nach erfolgter Begattung — nach der bis zur Eiablage eine gewisse Zeit verstreicht — sich chemisch-physiologisch umstellen. Jedenfalls hat offenbar nach der Begattung der Reiz des Geschlechtsduftes des ♂ keine Bedeutung mehr für das ♀, die entsprechende Empfindungsqualität kann also ausgeschaltet werden. Ich bin der Ansicht, daß diese Annahme die beste Erklärung für das Verhalten der ♀-Imago bietet.

Eine dritte Möglichkeit, daß Geschlechtsduft und „Duft“ des Nährsubstrates qualitativ gleichartige Substanzen sind und nur die Reaktion auf den Reiz bei dem ♀ nach der Eiablage sich ändert, darf wohl als sehr wenig wahrscheinlich betrachtet werden.

d) Die Wahrnehmung des „Bereitschafts“- und „Reizduftes“.

Nun gibt es aber noch einige weitere Reizarten, die für die Geruchsempfindung in Frage kommen. Wie wir noch sehen werden, ist es sehr wahrscheinlich, daß außer dem Geschlechtsduft noch ein besonders differenzierter „Bereitschaftsduft“ beiden Geschlechtern eigen ist. Außerdem haben die Männchen vieler Arten eine so vollendete Ausstattung mit „Duftorganen“ im eigentlichen Sinne, deren Sekret als „Reizduft“ unterschieden werden möge, daß für die Geruchsorgane der Weibchen dieser Arten eine besondere Eignung zur Wahrnehmung dieses „Reizduftes“ angenommen werden muß.

Es sei betont, daß es natürlich unmöglich ist, die Eigenart der verschiedenen Duftreize näher zu untersuchen. Wir sind darauf angewiesen, Art und Bedeutung dieser Reize aus den Beobachtungen des Verhaltens der Tiere zu folgern. Nur in diesem Sinne können wir versuchen, den sich hier ergebenden Fragen näher zu treten.

Was zunächst den „Bereitschaftsduft“ betrifft, so ist es natürlich nicht unbedingt sicher, daß es sich wirklich um einen von dem „Geschlechtsduft“ qualitativ wesentlich verschiedenen Stoff handelt. Die Annahme liegt allerdings, wie wir später noch sehen werden, sehr nahe. Es äußert sich die Bereitschaft zur Begattung — am auffallendsten bei den höher differenzierten Arten — auf eine eigenartige Weise: bei dem ♀ in einem 1—2maligen Flügelschlagen; bei dem ♂ in ähnlicher Weise oder in einem öfter wiederholten lebhaften Rütteln des ganzen Körpers. Die Wirkung dieser Äußerungen scheint auf gewisse Entfernung momentan zu sein.

Es könnte zunächst daran gedacht werden, einen mechanischen Reiz durch Luftschwingungen anzunehmen, in welchem Falle wahrscheinlich das Johnston'sche Organ der reizvermittelnde Teil sein würde. Die verschiedenartige Äußerung bei ♂ und ♀ stände mit dieser Auffassung im Einklang. Immerhin ist zu bedenken, daß solche doch sehr geringen Luftschwingungen vielleicht im Zuchtglase noch einige Bedeutung haben können, draußen im Freien aber schon auf geringe Entfernung ohne Wirkung sein müssen, und fernerhin auch wohl nicht fein genug differenziert sind, um die momentane Wirkung erklärlich zu machen.

In der Tat ist es wahrscheinlich, daß es sich um einen Duftstoff handelt. Alle Psychodiden besitzen dorsal von der hinteren Flügelbasis ein eigenartiges Organ, das „Epipterygalorgan“, das ich als „Bereitschaftsdrüse“ deute. Wir werden später noch näher auf dies Organ und seine Funktion zurückkommen.

Nun noch etwas über den eigentlichen „Reizduft“. Sehr oft dienen besondere Duftorgane der Tiere zum Heranlocken des andern Geschlechtes, das dann gewöhnlich mit zahlreicheren Geruchsorganen ausgestattet ist.

Die Duftorgane der männlichen Psychodiden haben vorwiegend nur die Bedeutung eines Erregungsmittels vor der Begattung, sind also auf Wirkung aus nächster Nähe berechnet. Daher ist es

nicht auffallend, daß die Weibchen keine Vermehrung der Geruchskegel aufweisen.

Die in manchen Fällen enorme Ausbildung der Duftorgane läßt den Schluß zu, daß ihre Reizwirkung mehr quantitativer als qualitativer Natur ist. Wahrscheinlich tritt erst bei einer gewissen Intensität des Reizes der Erfolg ein, die Gefügigkeit zur Kopulation.

Es ist also auch hier nicht durchaus nötig, anzunehmen, daß der Reizduft des ♂ von seinem Geschlechtsduft (oder auch seinem Bereitschaftsduft) qualitativ wesentlich verschieden ist. Die Tatsache der besonderen Ausbildung von Duftorganen läßt jedoch mit ziemlicher Sicherheit darauf schließen, daß es sich um differente Stoffe handelt, daß also Reizduft, Bereitschaftsduft und Geschlechtsduft qualitativ sich unterscheiden. Es muß dann natürlich gefordert werden, daß bei beiden Geschlechtern eine besondere Anpassung an die Wahrnehmung von Geschlechts- und Bereitschaftsduft, bei dem ♀ auch noch eine solche an die Wahrnehmung des Reizduftes vorliegt. Es läßt sich dies wohl am einfachsten so verstehen, daß nicht einzelne Geruchsorgane spezifisch differenziert sind (obgleich das auch möglich ist), sondern daß die verschiedenen Reizarten sich ergänzende, additive oder übergeordnete Wirkungen auslösen. Für das Weibchen scheint nach der Begattung — wie ich schon erwähnte — nur noch eine Wahrnehmungseinstellung auf den von einem geeigneten Eiablagesubstrat ausgehenden Reiz vorhanden zu sein.

Die Frage, wie die Richtung des Fernreizes wahrgenommen wird, soll uns hier nicht weiter beschäftigen. Im allgemeinen wird angenommen, daß das Zusammenwirken der beiden Antennen, bezw. ihrer Organe, bei der Ermittlung der Richtung, aus welcher der Reiz kommt, von wesentlicher Bedeutung ist. Wahrscheinlich dient aber auch die Verstärkung der Reizwirkung bei Annäherung an die Reizquelle als Wegweiser.

C. Die physiologische Bedeutung der Askoide.

Aus den vorangegangenen Ausführungen über die antennalen Sinnesorgane ergibt sich, daß im allgemeinen die bisher betrachteten Organe genügen, um die Wahrnehmung der lebenswichtigen Reizarten morphologisch und physiologisch zu erklären.

Was insbesondere die Geruchsorgane betrifft, so ist es nicht nötig, für das ♂ noch besondere Organe zu fordern, da die vorhandenen offenbar ausreichen, um den Zweck — das Auffinden des ♀ und Erkennen seiner Bereitschaft — zu erfüllen.

Bei dem ♀ liegt eine größere Inanspruchnahme des Geruchssinnes vor, die Reizarten zeigen erhebliche Differenz. Trotzdem hat das ♀ keine größere Zahl von Geruchsorganen. Die Schwierigkeit, die sich aus dieser Tatsache ergeben könnte, wird durch die bereits ausgesprochene Annahme beseitigt, daß entweder die einzelnen Geruchsorgane qualitativ stark spezifiziert sind, oder aber — was

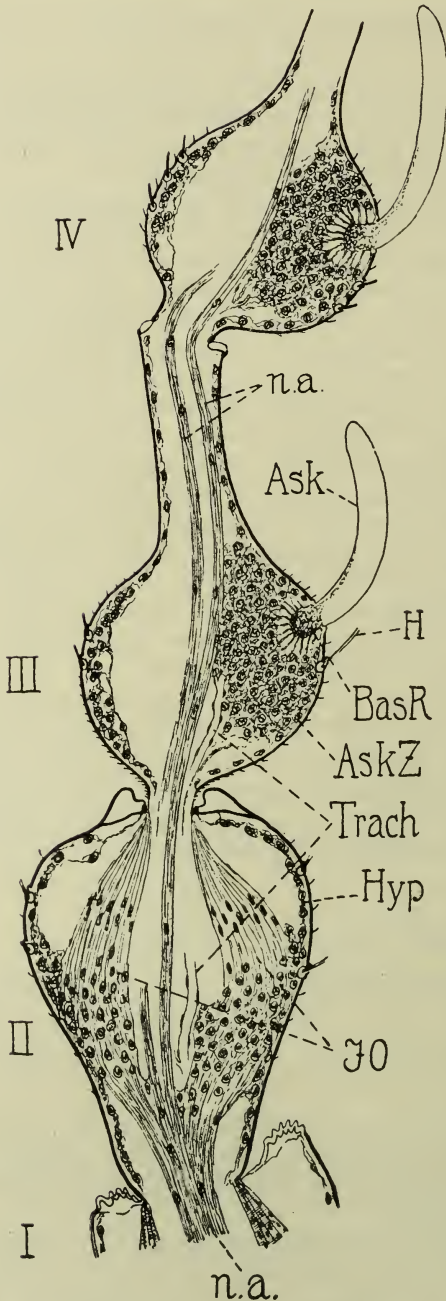


Fig. 6. Längsschnitt durch die basale Glieder (I—IV) der Antenne von *Pericoma* (*Thelmatoscopus*) *clavigera* n. sp., ♂. Vergr. 300 \times . Ask = Askoidalzellen, BasR = Basalraum, JO = Johnston'sches Organ, n. a. = nervus antennalis.

wahrscheinlicher ist — bestimmte Reizarten sich ergänzen, und nach erfolgter Begattung eine völlige Modifikation der Reizempfindung der Geruchsorgane des ♀ eintritt.

Welche Bedeutung haben aber nun die „Askoid“?

Nach ihrer ganzen Ausbildung muß ihnen ohne Zweifel ein hoher biologischer Wert beigemessen werden.

Prüfen wir zunächst die Frage:

I. Können die Askoid als Sinnesorgane gedeutet werden?

Wir können dieser Frage nicht näher treten, ohne den histologischen Aufbau der Organe zu berücksichtigen.

Es muß dazu vorausgeschickt werden, daß es überaus schwer ist, an nicht besonders für solche Zwecke vorbereitetem Material — und um solches hat es sich bisher im allgemeinen gehandelt — über die feineren histologischen Verhältnisse Klarheit zu gewinnen. Die Länge der Antennen und ihre engen Verbindungsstücke verzögern den Eintritt von Fixierungsflüssigkeiten, sodaß sich in der Regel keine klaren Bilder ergeben. Die Anwendung

der Methylenblau-Methode, nach den Angaben von Vogel (1911), führte bisher zu keinem befriedigenden Resultat. Ohne Anwendung der Schnittmethode sind Einzelheiten des inneren Baues der Knoten nicht zu untersuchen, geeignete Quer- und Längsschnitte aber infolge der Sprödigkeit des Materiales bisher nur selten gewonnen worden. Spätere Untersuchungen an besser geeigneten Objekten werden hoffentlich diese Lücken ausfüllen.

Die Figur 6 gibt einen Längsschnitt durch das 2.—4. Glied der Antenne von *P. clavigera* wieder. Der vom Deuteroerebrum entspringende nervus antennalis oder olfactorius gibt kurz nach seinem Eintritt in den Pedicellus peripher starke Fasergruppen ab, die zu den Sinneszellen des Johnston'schen Organes führen. Die zentralen Fasern verlaufen in zwei gesonderten Strängen weiter und durchziehen, allmählich dünner werdend, die ganze 14—16gliedrige Antenne. Diese Zweiteilung des (sensiblen!) antennalen Nervs scheint bei den Insekten allgemein verbreitet zu sein.

Die beiden Nervenstränge verlaufen, soweit bisher festgestellt werden konnte, an denjenigen Seiten der Antenne, welche die Askoide tragen, dicht an die Zellgruppen angelehnt, die sich an diesen Seiten zu mehr oder weniger dichten Massen häufen (Fig. 6).

Der Askoidalschlauch ist eine direkte Ausstülpung der Chitinkutikula und sitzt als solche der Kutikula auf, ohne Bildung einer Einsenkung oder eines basalen Versteifungsringes, wie er bei den Wirtelhaaren vorhanden ist. Poren in der zarten Kutikula des Schlauches konnten nicht festgestellt werden.

Im Innern des Knotens befindet sich an der Basis des Schlauches in der gleichen Breite wie dieser ein bläschenförmiger „Basalraum“, dessen Inhalt, gefärbt, mehr oder weniger netzartig oder auch körnig strukturiert erscheint. Ein zarter Strang dieser Masse zieht sich oft an der dem Knoten zugewandten Seite des Schlauches an der Kutikula desselben eine Strecke herauf.

Der tiefliegende Abschnitt des Basalraumes zeigt gewöhnlich eine dunklere Färbung, ein Kern ist nicht wahrzunehmen. Die Wandung des Raumes ist nicht chitinöser Natur und geht an ihrer Außengrenze in die Hypodermis des Knotens über.

Radiär angeordnet ziehen von der Wandung des Basalraumes dünne Stränge zu den Zellmassen, die sich mit einem gewissen Abstand um den Basalraum dicht gelagert vorfinden. Diese askoidalen Zellmassen (Askz), bei denen Zellgrenzen nur undeutlich erkennbar waren, sind je nach der Ausbildung des Organes größer oder kleiner, sie füllen z. B. bei *clavigera*, an deren Antenne die beiden Askoide nach der einen Seite des Knotens etwas zusammengerückt sind — sodaß im Längsschnitt nur ein Schlauch getroffen wurde, — diese Seite des Knotens fast völlig aus.

Zu diesen Zellen führende Nervenäste konnten nicht festgestellt werden; die zarten Stränge, die sich vor allem im basalen Abschnitt des Knotens vorfinden, scheinen Tracheenästchen zu sein.

Nun zur Deutung der Gebilde im einzelnen. Welchen morphologischen Wert hat zunächst der „Basalraum“?

Es kann sich einmal um die Bildungszelle des Schlauches handeln, deren Kern dann als zurückgebildet oder zerfallen angenommen werden müßte.

Es liegt aber auch nahe, den Inhalt des Basalraumes als Sekret zu deuten und vielleicht die Askoidalzellen als an der Bildung des Schlauches beteiligt anzusehen.

Sind nun diese Askoidalzellen Sinneszellen oder nicht? Diese Frage läßt sich nur dadurch entscheiden, daß zu den Zellen führende Nervenfasern festgestellt werden. Dies war, wie gesagt, nicht möglich. Aber es könnte immerhin der Mangel an histologisch deutlichen Bildern und aufeinanderfolgenden Schnitten daran schuld sein.

Zunächst führt die Tatsache, daß sowohl Antennennerv als auch das Askoidalorgan eine paarige Anlage darstellen, zu der Vermutung, daß die Askoiden zu den Nerven in Beziehung stehen.

Untersuchen wir die larvale Antenne, um ihre Gebilde zu einem Vergleich heranzuziehen, so finden wir auf dem jederseitigen in der Regel etwas erhöhten Antennalfelde des Larvenkopfes im allgemeinen 9—10 Einzelorgane. Und zwar: Zwei dickere, mäßig lange Schläuche, einen dünneren, etwas längeren Schlauch, eine längere Borste, im übrigen kleine, kolbige oder spitze Zäpfchen. Die beiden dickeren, röhrenförmigen Schläuche haben eine gewisse Ähnlichkeit mit den Askoiden in einfacher Ausbildung. Man könnte sie allenfalls auch als paarige Anlage deuten, wengleich in der Regel die beiden Organe sich an Dicke und Länge etwas verschieden verhalten. Da die larvalen Organe noch nicht näher untersucht wurden, kann über ihren inneren Aufbau nichts ausgesagt werden. Ähnliche Schläuche, wie die beiden dicken Röhren des Antennalfeldes, stehen bei der Larve auch an den Mundwerkzeugen, besonders auf der Oberlippe. Man geht wohl nicht fehl in der Annahme, daß diese Organe Geruchs- oder Geschmacksorgane sind. Welche physiologische Bedeutung den verschieden gestalteten einzelnen Organen des Antennalfeldes zukommt, entzieht sich unserer Beurteilung. Ein weiterer Rückschluß von larvalen Sinnesorganen auf die imaginären Gebilde kann wohl nicht gemacht werden, da die niederen Sinnesorgane durchweg speziellen Funktionen angepaßt sind, wie sie schon durch den Aufenthalt der Larven im Wasser oder feuchten Substrat sich ergeben.

Falls wir aber zunächst der Vermutung Raum geben, daß die Askoiden Sinnesorgane, die Askoidalzellen also Sinneszellen sind, so würde weiter zu folgern sein, daß von dem Antennennerv ein immerhin schon bemerkbares Faserbündel zu den Askoidalzellen abgegeben werden müßte. Wenn wir die bei dem Johnston'schen Organ (Fig. 6) zutage tretenden Verhältnisse vergleichen, erscheint es zum mindesten auffällig, daß die beiden Nerven in den folgenden Knoten nur unwesentlich an Dicke abnehmen. Man hat durchaus den Eindruck, daß ihre Faserelemente gerade zur Versorgung der Geruchskegel und Tastborsten der langen Antenne ausreichen. Es ist also

zum mindesten unwahrscheinlich, daß die Askoidalzellen Sinneszellen sind.

Verfolgen wir jedoch zunächst die Annahme weiter, daß das Organ als ganzes ein Sinnesorgan ist.

Es könnte nach seinem ganzen Aufbau wohl nur als chemoreceptorisches Organ gedeutet werden. Die stärkere Ausbildung bei den fäulnisliebenden Arten würde diese Deutung rechtfertigen. Die zu dem Basalraum ziehenden radiären Stränge könnten als Terminalstränge und der Inhalt des Basalraumes als neurofibrilläres Element aufgefaßt werden.

Nun tritt aber bei allen bisher bekannten chemoreceptorischen, überhaupt niederen Sinnesorganen der Insekten deutlich das Bestreben hervor, die receptorischen Elemente, also den Terminalfaden oder seine fibrillären Ausläufer, möglichst nahe an den Wirkungsbereich des Reizes heranzuführen. Man hat sogar vielfach angenommen, daß die Zäpfchen der Geruchsorgane an der Spitze durchbohrt seien, um den Reiz direkt an die nervösen Elemente herantreten zu lassen. Ist auch diese Annahme durchweg unrichtig (vergl. Forel, 1910, p. 119), so ist doch stets bei dem Geruchszapfen der Terminalfaden bis in den Zapfen hinein zu verfolgen und nur durch eine dünne Schicht von der Außenwelt getrennt. Das liegt schon darin begründet, daß bei den niederen Sinnesorganen für die rein reflektorisch sich abspielenden Reizempfindungen und Empfindungsreaktionen nicht so sehr die Quantität als die Schnelligkeit der Reizempfindung von Bedeutung ist.

Betrachten wir nun die Askoide als chemoreceptorisches Sinnesorgan, so würde hier zwar die recipierende Oberfläche ungemein vergrößert, die Quantität einer Reizwirkung also durchaus gesteigert sein; für die Intensität der Reizwirkung würde das aber wohl keinen Vorteil bedeuten, da die Reizempfindung sicher verzögert wäre, zumal die allenfalls als nervöses Element zu deutenden Stränge an der abgewandten Seite liegen.

Man könnte, außer an eine Chemoreception, etwa an eine hygrometrische Funktion der Askoide denken, sie als ein Organ deuten, das über Schwankungen des Feuchtigkeitsgehaltes der Luft Auskunft gibt. Aber abgesehen davon, daß die biologische Bedeutung einer solchen Funktion nicht recht erkennbar ist, sind für die Empfindungsintensität eines solchen Organes ebenfalls die bereits erörterten Momente in Betracht zu ziehen, die eine derartige Funktion höchst unwahrscheinlich machen.

Es ist aber noch ein weiteres zu erwägen.

Nach dem oben über die Sinnesorgane Gesagten besitzen chemoreceptorische Organe eine größere Bedeutung für das weibliche Geschlecht. Es wäre also zu folgern, daß die Askoide, falls ihnen eine derartige Funktion zukäme, eine vollkommener Ausbildung bei den Weibchen aufweisen müßten. Das ist aber bei keiner Art der Fall; im Gegenteil, gerade viele Männchen besitzen auffallend vergrößerte oder vermehrte Askoidalschläuche.

Allerdings sagt Darwin: „Wenn bei Insekten . . . die Sinnesorgane . . . in dem einen Geschlecht vorhanden sind, in dem andern dagegen fehlen, oder wenn sie, wie es häufig der Fall ist, in dem einen Geschlecht höher entwickelt sind, als in dem andern, so ist es beinahe unabänderlich, soweit ich es nachweisen kann, das Männchen, welches derartige Organe behalten oder dieselben am meisten entwickelt hat, und dies zeigt, daß das Männchen während der Bewerbung der beiden Geschlechter der tätiger Teil ist“ (cit. n. Schenk, 1911, p. 3). Dieser Satz hat jedoch durchaus keine allgemeine Gültigkeit. Für die Ausstattung mit Sinnesorganen ist das Bedürfnis maßgebend, nicht die größere oder geringere Aktivität des Geschlechtes; so hat z. B. das Männchen von *Ichneumon luctatorius* Grav. viel weniger Geruchsorgane als das Weibchen, welches zur Unterbringung der Eier in dem geeigneten Wirt ihrer im erhöhten Maße bedarf (Schröder, 1913, p. 143).

Stellen wir noch einen Vergleich der Askoide mit den von andern Insekten bekannten chemoreceptorischen Sinnesorganen an, so muß gesagt werden, daß keine Organe bekannt sind, deren kutikularer Teil eine solche Ausdehnung zeigt, wie er bei den Askoiden vorliegt. Wo ein stärkerer Geruchssinn vorhanden ist, prägt er sich in einer Vermehrung der Geruchskegel aus, nicht in einer Vergrößerung derselben. Gewisse Geruchszapfen (vergl. Forel, 1910, Tafel II) haben eine äußere Ähnlichkeit mit den Askoiden, sind aber stets bedeutend kleiner. Am ehesten könnten noch die Aesthetasken (Leydig'sche Organe, Spürschläuche, Sinneszylinder usw.) der Crustaceen zum Vergleich herangezogen werden. „Diese Riech-, Spür- und Schmeckorgane recipieren chemische Änderungen des Salz- und Gasgehaltes im Wasser oder Beimengungen, die von Nahrungstoffen herrühren; da sie bei den ♂ gewöhnlich zahlreicher und größer sind als bei den ♀, so nimmt man an, daß sie dem ♂ auch zur Reception der chemischen Reize des ♀ dienen. — Die Reizstoffe diffundieren durch die durchlässige Kutikula der Schläuche“ (Giesebrecht, 1913, p. 120). Die Aesthetasken haben bisweilen eine ziemliche Größe. Nach Marcus (1911) geht bei *Asellus cavaticus* „mit der höheren Ausbildung des Geruchsorgans eine Vergrößerung der percipierenden Oberfläche Hand in Hand.“

Aber hier handelt es sich um Tiere, die im Wasser leben (das gilt in etwa auch für die Larven der Psychodiden), sodaß die äußere Ähnlichkeit der recipierenden Organe keinen Rückschluß auf etwaige physiologische Gleichwertigkeit gestattet.

Diese Ausführungen mögen genügen.

Sie ergeben mit ziemlicher Sicherheit, daß die Askoide nicht als Sinnesorgan aufgefaßt werden können.

Allerdings liegt offenbar — wie schon gesagt — zunächst diese Deutung nahe und könnte aus der stets paarigen Anlage der Organe geschlossen werden, daß es sich tatsächlich primär um Sinnesorgane gehandelt hat, deren Funktion sich infolge besonderer Differenzierung der Sinnes- oder Matrixzellen des Organes geändert hat.

Wenn die Askoide keine Sinnesorgane sind, so gilt dasselbe auch für die erwähnten accessorischen Schläuche bei *P. fusca* und *deminuens*, wohl auch für die kleinen Bläschen der Antenne von *Ulomyia fuliginosa*, denen vielleicht noch am ehesten eine Sinnesfunktion zuerkannt werden könnte. Aber auch in diese Bläschen tritt, soweit festgestellt wurde, kein Terminalstrang ein.

II. Die Askoide als Organ des „Geschlechtsduftes“.

Ergaben die vorstehenden Erwägungen die Folgerung, daß die Askoide sehr wahrscheinlich nicht die Bedeutung von Sinnesorganen haben, so erhebt sich die weitere Frage: Kann es sich um ein Organ mit sekretorischer Funktion handeln, und welcher Art ist diese?

Der morphologische Aufbau läßt durchaus die Deutung als Drüsenorgan zu. Die zu dem Basalraum führenden radiären Stränge sind unschwer als Zuleitungswege oder Kanälchen aufzufassen, der Basalraum als Aufspeicherungsraum. Auffallend bleibt dabei, daß der Inhalt des Schlauches niemals eine Färbung annimmt, während sich der Inhalt der kleinen Papillenbläschen der Duftorgane sehr oft lebhaft tingiert.

Daß die Kutikula des Schlauches keine Poren erkennen läßt, darf nicht irritieren, da solche auch an den erwähnten Papillenbläschen nicht festgestellt werden konnten. Die Durchlässigkeit feiner Chitinmembranen für bestimmte Stoffe steht außer Frage. Die hyaline Beschaffenheit des Schlauchinhaltes läßt den Schluß zu, daß es sich um eine sehr homogene Substanz handelt. Welcher Art diese Substanz ist, kann natürlich nicht mit Sicherheit beurteilt werden. Es ist wahrscheinlich, daß es ein sich an der Luft verflüchtigender Stoff, also ein Duftstoff ist. Vielleicht ist sogar die Vermutung nicht von der Hand zu weisen, daß der Schlauchinhalt bereits gasförmiger Natur ist.

Es seien einige Tatsachen und Erwägungen angeführt, die bei der Deutung der Askoide als Sekret- oder Duftorgan besonders in Betracht zu ziehen sind und diese Deutung stützen:

a) Die Askoidalorgane sind vor allem bei denjenigen Arten kräftig entwickelt, welche keine sonstigen Duftorgane besitzen.

Allerdings hat dies keine allgemeine Gültigkeit. Es gibt eine Reihe von Verwandten der mit Duftorganen ausgestatteten *Pericoma*-arten, welche keine Duftorgane und nur schwach ausgebildete Askoide besitzen. Diese Arten zeigen dann aber auch sonst keinen sexuellen Dimorphismus, können also gegenüber ihren Verwandten als weniger hoch entwickelt angesehen werden. In der Hauptsache handelt es sich um die Arten, deren Larven an Quellen oder im Moos berieselter Steine und Stauwehre leben. Die geringere Ausbildung der Askoide und das Fehlen von Duftorganen bei diesen Arten stützt die Annahme, daß die Vervollkommnung der Sekretionsorgane mit der Nahrung der Larven im Zusammenhang steht.

Die sämtlichen Arten der Gattung *Psychoda*, bei denen ebenfalls keinerlei eigentliche Duftorgane auftreten, haben kräftig entwickelte Askoide. Ähnliche Verhältnisse zeigen die nächsten Verwandten dieser Gattung.

b) Die Ausstattung mit besonderen Duftorganen ist gewöhnlich verbunden mit sonstigen sekundären Geschlechtsmerkmalen (Anhänge, Färbung usw.). Männchen solcher Arten, die zwar sekundäre Geschlechtsmerkmale, aber keine Duftorgane besitzen, weisen eine auffallende Vervollkommnung der Askoidalorgane auf. Dies ist z. B. bei dem schon erwähnten Männchen von *P. deminuens* der Fall, das durch seine nahe Verwandtschaft mit *P. notabilis* und *clavigera* und das Vorhandensein von antennalen Stachelanhängen zunächst auf Ausstattung mit besonderen Duftorganen schließen läßt, aber keine solchen besitzt. Es finden sich nur an den Antennen accessorische Askoidalschläuche (Fig. 7).

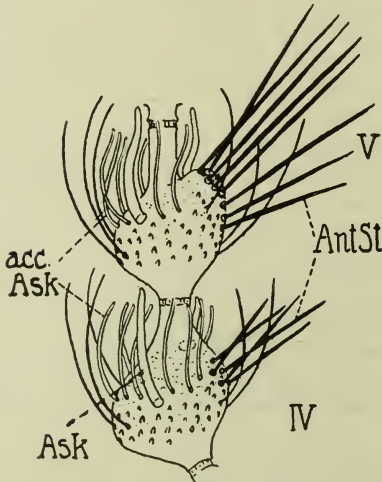


Fig. 7. IV. u. V. Antennenglied von *Pericoma (Thelmatoscopus) deminuens* n. sp. ♂.

c) Die gleichfalls schon erwähnte enorme Ausbildung der Askoidalorgane bei *P. decipiens* (Fig. 3) und *ustulata* steht ebenfalls mit sekundärem Geschlechtsdimorphismus im Zusammenhang. Und zwar dient bei diesen beiden Arten gerade die Antenne des ♂ offenbar als „Schmuckorgan“, sie ist stärker und länger und mit dichten dunklen Haarwirteln versehen, durch welche die hellen Kränze von Askoidalschläuchen hindurchschimmern. Die Antenne des ♀ ist viel unscheinbarer. Auch bei *P. fagicavatica* (Fig. 1) liegen ähnliche Verhältnisse vor, doch ist hier die Vervollkommnung der Askoidalorgane durch starke Vergrößerung erreicht.

d) Die Ausstattung der Männchen von *Ulomyia fuliginosa* (Fig. 9) und *P. fusca* (Fig. 8) mit accessorischen Schläuchen oder Bläschen, trotzdem diese beiden Arten sehr vollkommen ausgebildete thorakale Duftorgane besitzen, kann so erklärt werden, daß es sich um extrem entwickelte Arten handelt. Das gleichfalls sehr extrem differenzierte Männchen von *P. nubila* hat seinen Überschuß an Organisationsenergie zur Bildung des Kopfanhangs und der zahlreichen Stacheln der Antenne verwandt (Fig. 22).

Es hat somit in der Tat die Annahme große Wahrscheinlichkeit für sich, daß die Askoide ein antennales Sekretorgan sind, und das Sekret ein Duftstoff ist.

Das verschiedene Verhalten des Sekretes der Askoide und der eigentlichen Duftorgane bei der Färbung mit Haematoxylin-Eosin läßt darauf schließen, daß es sich um differente Stoffe handelt.

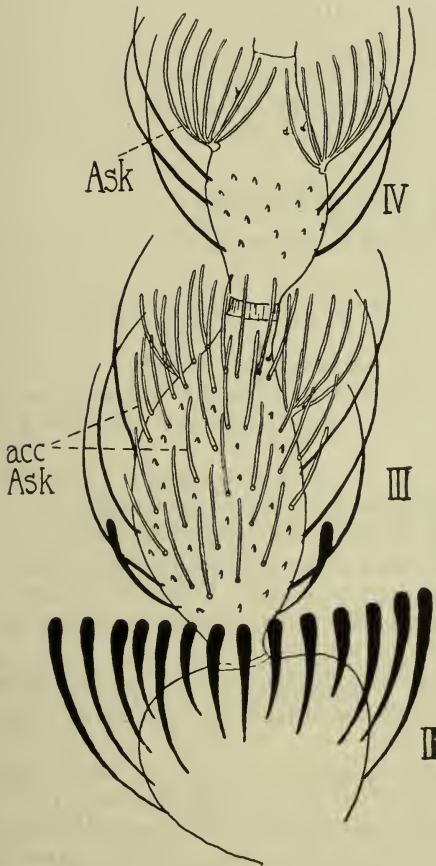


Fig. 8. II.—IV. Antennenglied von *Pericoma fusca* Macq., ♂. Vergr. 400 ×.

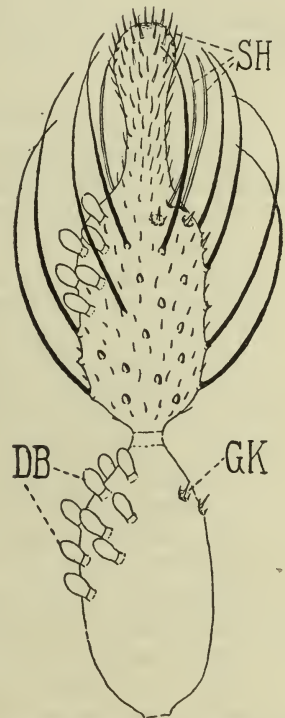


Fig. 9. Letzte Antennenglieder von *Ulomyia fuliginosa* Meig., ♂. Vergr. 800 ×.
DB = Duftbläschen.

Da zudem beide Geschlechter mit Askoiden versehen sind, aber natürlich der Duftstoff geschlechtlich differenziert sein muß, ist es angebracht, ihn als „Geschlechtsduft“ zu bezeichnen.

Ein geschlechtlich differenzierter Duft — es war bereits oben davon die Rede — muß allen denjenigen Insekten zukommen, die sich mit Hilfe ihrer Geruchsorgane finden. Es wird meist angenommen, daß diffus verteilte epidermale Drüsenzellen diesen Duftstoff liefern. Besondere Organe des Geschlechtsduftes sind meines Wissens bisher nicht beschrieben worden, jedenfalls führt weder Deegener (1913) noch auch Bugnion (1913) solche an.

Als ursprünglicher Zustand ist bei den Psychodiden die gleichmäßige Ausbildung der Askoidalorgane bei beiden Geschlechtern anzusehen. Bei denjenigen Arten, die eine sexuelle Dimorphie der Organe aufweisen (vergl. oben b) bis d)), sind nun die Organe des ♂ offenbar in nähere Beziehung zur Kopulation getreten, indem bei ihnen das Sekret der Askoide zugleich als „Reizduft“ dient.

Es ist also hier aus einem ursprünglichen Erkennungsmittel ein Reizmittel geworden, ein Übergang, der im Tierreich nicht selten ist (vergl. Weber, 1911, p. 467).

D. Zusammenfassung und Schluß.

Als wesentliche Ergebnisse unserer Untersuchung können folgende Punkte hervorgehoben werden:

1. Die Askoide sind als antennale Sekretorgane aufzufassen.
2. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß sie aus paarig angeordneten, ursprünglich als chemoreceptorische Sinnesorgane funktionierenden, epidermalen Bildungen hervorgegangen sind.¹⁾
3. Sehr wahrscheinlich sind die Askoide das Organ des „Geschlechtsduftes“, der die Geschlechter zusammenführt.
4. Bei einigen Arten sind die Askoide des Männchens höher entwickelt; es ist anzunehmen, daß sie in den Dienst besonderer sexueller Reizwirkung getreten sind. Ihr Sekret kann in diesen Fällen somit als „Reizduft“ im engeren Sinne bezeichnet werden.

Zweifellos sind die Askoide morphologisch und physiologisch sehr interessante Gebilde. Es ist daher auffallend, daß ihnen bisher so wenig Beachtung geschenkt wurde.

Ihr Vorkommen ist nicht auf die Psychodiden beschränkt. Jedenfalls darf es als sehr wahrscheinlich gelten, daß die von Kieffer mehrfach systematisch verwandten, den Askoiden durchaus ähnlichen Organe an den Antennen von Chironomiden, besonders *Ceratopogon*-Arten, die er als „appendices“, „appendices subuliformes“ oder „lamelles subuliformes“ bezeichnet, den Askoidalorganen der Psychodiden nicht nur morphologisch, sondern auch physiologisch gleichwertig sind. Sie „kommen oftmals auch beim ♂ vor, aber in Gestalt einer abstehenden, glashellen bis braunen, stumpfen oder spitzen Borste, und zwar bald einzeln, bald zu zweien an den 9 ersten Geißelgliedern, so z. B. bei *C. Mülleri*, *C. palmarum*, *Culicoides*

¹⁾ Der Übergang des Organs von der chemoreceptorischen zur chemosekretorischen Funktion kann vielleicht so erklärt werden, daß die recipierende Sinneszelle zugunsten der Bildungs-(Matrix-)Zellen des Organes reduziert wurde, wobei als Ursache eine gewisse Disponiertheit der Epidermiszellen für die Sekretion angenommen werden kann. — Übrigens hat schon Leydig (1886) darauf hingewiesen, daß Nervenendorgane zugleich sekretorischer Natur sein können.

himalayae; am 1. Geißelglied erreichen sie oftmals eine sehr bedeutende Länge, so bei *C. mülleri*, wo die beiden Borsten viel länger als der basale Wirtel sind. — In den benachbarten Gruppen der *Chironominae* sind diese Anhänge stärker entwickelt und mannigfaltiger gestaltet, ich beobachtete sie aber nur an den Fühlern der ♀, wo sie selten fehlen. — Ich habe auch angegeben, daß sie in diesen Gruppen gute Anhaltspunkte für den Systematiker bilden, so z. B. in der *Orthocladius*-Gruppe, daß diese Gebilde bei *O. brevicornis* Kieff. fehlen, bei *Camptocladius foliatus* Kieff. die lanzettliche Gestalt eines Moosblattes aufweisen, bei *O. sordidellus* Zett. einen gegabelten Fortsatz darstellen, bei *O. muscicola* Kieff. als dreiästige Anhänge erscheinen. — Etwas ähnliches finden wir bei manchen Cecidomyiden, aus der Gruppe der *Le-streminae*, dort treten diese Gebilde aber zu 4 quirlständig an jedem Geißelglied auf; in der Gruppe der *Cecidomyiinae* sind diese Anhänge häufig durch einen Wirtel von zahlreichen, bogenförmig gekrümmten, fadenartigen Gebilden ersetzt“ (Kieffer, 1911, p. 520 ff.).

Es sei bemerkt, daß es oft, besonders an Kanadabalsampräparaten, überaus schwer, in manchen Fällen fast unmöglich ist, die zarthäutigen Schläuche zu erkennen. Bisweilen hindern auch die dichten Haarwirtel der Antennen — wie ich mich z. B. an Männchen von *Ceratopogon*-Arten überzeugt habe — die Untersuchung der einzelnen Geißelglieder so sehr, daß leicht die durchsichtigen Gebilde übersehen werden.

Die Untersuchung der Askoide bedarf vor allem noch einer Ergänzung hinsichtlich ihrer Entwicklung in der Puppe, deren Studium bei den Psychodiden leider dadurch sehr erschwert ist, daß die Antennenglieder der Imago in der pupalen Hülle sich stark in einander schieben. Infolge dieses Umstandes erhielt ich bisher keine sicheren Ergebnisse über die Morphogenese der Askoide; vielleicht liegen die Verhältnisse bei anderen Objekten für solche Untersuchungen günstiger.

3. Kapitel.

Das Epipterygalorgan.

Außer den Askoiden besitzen sämtliche Imagines der Psychodiden in beiden Geschlechtern noch ein weiteres, bisher unbekanntes Organ, das im Dienste sekundär-geschlechtlicher Funktion steht. Es ist offenbar von allen Psychodidenforschern übersehen worden; auch Dell (1905) und Koch (1913), die Imagines morphologisch untersucht haben, erwähnen das Organ nicht.

A. Allgemeine Lage.

An anderer Stelle (1921; 1922, b) habe ich den Nachweis geführt, daß dem Thorax der Insekten ein Segment mehr zukommt, als ihm bisher in der Regel zugezählt werden. Es muß vorläufig dahingestellt bleiben, ob dieses Segment, dessen Tergit dem Scutum. d. h. dem vorderen Teil des bisherigen Mesonotums entspricht, als Interkalar-segment im Sinne Kolbes zu deuten, oder ob der Aufbau des Insekten-

thorax in der Weise aufzufassen ist, wie ich an genannter Stelle es möglich zu machen versucht habe. Nach der einen Theorie ist das bisherige „Scutellum“ das eigentliche Mesonotum, nach der andern das Metanotum, bei dieser Annahme der Dipterenflügel eine metathorakale Bildung. Es wird weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben müssen, hierüber völlige Klarheit zu schaffen.

Ohne also endgültigen Resultaten vorgreifen zu wollen, sei hier der imaginale Thorax gemäß meiner Theorie, also das Scutellum als aus dem Tergit des Metathorax hervorgehend aufgefaßt.

Das Scutellum bildet einen gewölbten, lateralwärts verschmälerten Bügel, der jederseits durch eine Falte direkt mit der hinteren Flügelwurzel in Verbindung steht (Fig. 11; 15).

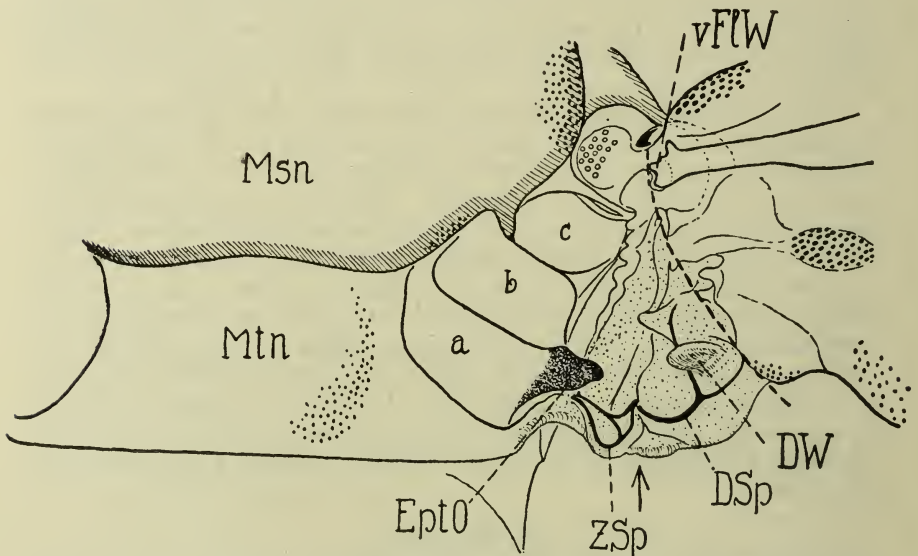


Fig. 10. Hinterer Thorax und Flügelbasis der rechten Seite von *Psychoda alternata* Say, dorsal. Vergr.: 200 \times . a = Epipterygalplatte, b, c = s. Text, vFLW = vordere Flügelwurzel, DW = Deckwulst, DSp = Decksperre, ZSp = Zugsperre. Der Pfeil bezeichnet den Faltungswinkel, die gestrichelte Linie den Bereich der Faltung.

Das Mesonotum, der vordere gewölbte Hauptteil des dorsalen Thorax, hat durch starkes Wachstum als Ansatzfläche der Hauptmuskeln des Thorax das Metanotum zu jener Form des Bügels zusammengedrückt. Bei der Puppe bilden Meso- und Metanotum eine einheitliche Platte, deren Gliederung nur angedeutet ist. Bei der Bildung des imaginalen Thorax in der Puppe lassen sich die Grenzverschiebungen nicht mit Sicherheit verfolgen, da die neuen Grenzen sich erst dann erkennbar markieren, wenn sie ihre endgültige Lage einnehmen. Es ist daher die segmentale Zugehörigkeit der seitlich sich abgrenzenden Platten sehr schwierig festzustellen.

Das Metanotum (es möge der gewölbte Bügel ausschließlich diese Bezeichnung erhalten) ist in seinem dorsalen Teile von nahezu gleicher Breite. Von der Stelle, wo seitlich seine vordere Grenze schräg nach hinten abbiegt, verläuft eine Falte schräg nach vorn in der Richtung auf die vordere Flügelbasis zu (Fig. 10; 11; 15). Ich möchte diese Falte für die segmentale Grenze ansehen, also die zwischen ihr, dem Metanotum und dem Flügelansatz gelegenen Platten (a, b, c) dem Metathorax zurechnen. Wenigstens dürften die beiden hinteren Platten (a, b) dieser im ganzen etwa dreieckigen Region zum Metathorax gehören, während die Segmentzugehörigkeit des vorderen, zur Flügelwurzel in Beziehung tretenden und schwächer chitinisierten Bezirkes (c) zunächst ungewiß bleiben muß.

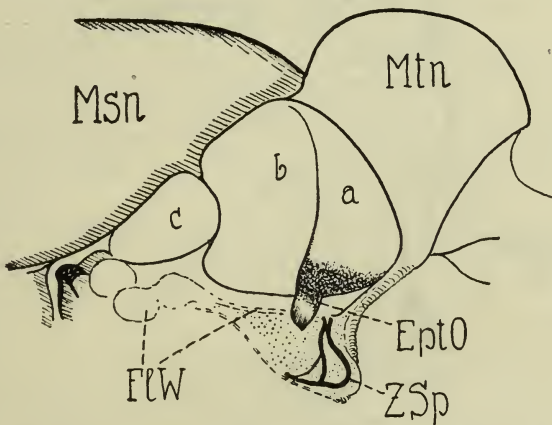


Fig. 11. Hinterer Thorax und Flügelwurzel der linken Seite von *Psychoda alternata* Say, lateral. Vergr. 200 \times . Bezeichnungen wie Fig. 10. FW = Flügelwurzel. Der Flügel ist im Faltungswinkel abgetrennt.

Von den beiden sicher dem Metathorax (wohl dem Tergit desselben) zuzurechnenden Platten, deren gegenseitige Abgrenzung dorsalwärts undeutlich wird, trägt die hintere das erwähnte Organ, einen zapfenförmigen, behaarten Fortsatz. Wegen seiner Lage dicht über dem Flügel möge die Bezeichnung „Epipterygalorgan“ gewählt, die zugehörige Platte (a) als „Epipterygalplatte“ unterschieden werden.

B. Außere Morphologie.

Es lassen sich zwei Typen des Organes feststellen. Bei den Arten der Gattung *Psychoda* liegt das Organ an der vorderen ventralen Ecke der Epipterygalplatte; sein vorderer Rand bildet die Fortsetzung des vorderen Randes der Platte (Typus I, Fig. 10; 11). Bei den übrigen Psychodiden ist das Organ mehr nach der Mitte des ventralen Plattenrandes zu etwas von diesem entfernt gelegen (Typus II, Fig. 12; 15).

Die beiden Typen unterscheiden sich auch in der äußeren Form des Zapfens. Beim Typ. I ist der Zapfen etwas nach vorn unten gerichtet, länglich gestaltet und nur an der Spitze dicht behaart (abgesehen von ganz feinen Haaren im basalen Teil des Zapfens). Typ. II zeigt eine mehr horizontal abstehende, bisweilen etwas nach hinten gerichtete, in der Regel distal gerundete Form des Zapfens, mit dichterem Behaarung im distalen Teil, schwächerer an der Basis und bisweilen dem angrenzenden Plattenbezirk.

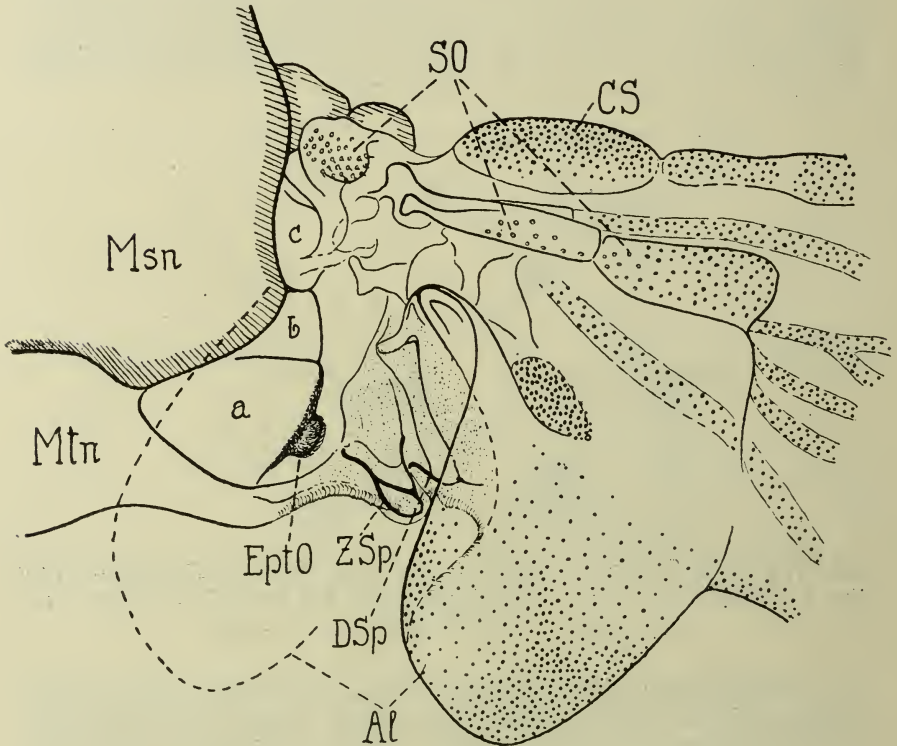


Fig. 12. Hinterer Thorax und Flügelbasis der rechten Seite von *Ulomyia fuliginosa* Meig., dorsal. Vergr. 200 \times . Bezeichnungen wie Fig. 10. SO = Sinnorgane, CS = Costalschuppe (Costalknoten), Al = Alula. Die gestrichelte Linie bezeichnet die Stellung der Alula in der Ruhelage des Flügels.

Die Behaarung der Zapfenspitze bei der ersten Form ist so dicht, daß die Haare als feingestreifte solide Chitinmasse erscheinen. Auch bei der zweiten Form ist der Haarbesatz des eigentlichen Zapfens sehr dicht und dadurch ausgezeichnet, daß die Haare an den Spitzen gekrümmt und oft vielteilig sind.

Bei der Betrachtung des Organes fällt nun eine Tatsache sofort auf: die dunkle Färbung der Zapfenbasis und des angrenzenden Plattenbezirkes. Auch dann, wenn der übrige Körper (*Psychoda-*

arten) hell gefärbt ist, sind der basale Teil des Zapfens, beim Typus II mehr die ganze Dorsal-, weniger die Ventralseite, sowie in beiden Fällen meist die ventrale Region der Epipterygalplatte schwarz gefärbt. Ähnliche Schwarzfärbung tritt auch sonst, und zwar dort auf, wo eine besonders kräftige Chitinisierung vorliegt, z. B. an den dorsalen Teilen des Wulstes, der vor der vorderen Flügelwurzel liegt (Fig. 11; 15).

Es scheint jedoch die dunkle Färbung des Epipterygalorganes nicht unmittelbar durch stärkere Chitinisierung hervorgerufen zu sein, wenn dafür die Dicke des Chitins maßgebend ist. Denn diese ist in anderen Teilen der Epipterygalplatte annähernd dieselbe, wie in der Nähe des Zapfens, und in schwarz gefärbten Teilen des Zapfens geringer als anderswo. Immerhin scheint das Chitin, soweit es schwarze Färbung zeigt, besonders hart zu sein, wie das in den Serienschnitten sich in unangenehmer Weise bemerkbar machte.

Infolge dieser dunklen Färbung, die durch Pigmentierung des Chitins hervorgerufen ist, fällt das Epipterygalorgan in den Präparaten sofort auf. Bei seitlicher Ansicht des Typus II schimmert die Ansatzstelle des Zapfens als helleres Oval durch und verleitet zunächst dazu, das Organ als Stigma anzusehen, zumal die Haarwurzeln als helle Poren erscheinen.

Unterschiede in der Ausbildung des Organes nach dem Geschlecht der Imago konnten nicht festgestellt werden. Es findet sich das Organ bei allen Imagines der Gattungen *Psychoda*, *Pericoma* und *Ulomyia*.

C. Histologischer Aufbau.

Die histologischen Verhältnisse seien an Hand der Figur 13, die verschiedene Entwicklungsstufen des Organes darstellt, näher betrachtet.

Es mag vorausgeschickt werden, daß wegen der Härte des Chitins brauchbare Schnitte durch das fertige Organ nur selten erlangt werden konnten, gewöhnlich reißt die ganze Organanlage beim Schneiden heraus. Sehr dünne Schnitte waren bis jetzt überhaupt unmöglich. Vorläufig müssen daher Feinheiten der Histologie des Organes unberücksichtigt bleiben. Es lassen sich auch durch Federzeichnung feinere Strukturverhältnisse nicht leicht völlig getreu wiedergeben, sodaß die Figuren als etwas schematisiert angesehen werden müssen.

In einem Querschnitt durch den Thorax der Puppe von *Psychoda alternata* Say prägt sich die erste Anlage des Organes schon früh in einer etwas dorsal von der hinteren Flügelwurzel (kurz vor dem Ende der Flügelanlage) gelegenen Wucherung der mehrschichtigen Hypodermis aus. Die Wucherung bildet eine etwas zur Flügelwurzel hinneigende Vorwölbung, die bald die Form eines Zapfens annimmt und sich distal streifig differenziert (Fig. 13a). Es scheint zunächst das Plasma oder Linom der äußeren Hypodermiszellen zu sein, das sich strangartig in dichten parallelen Lagen senkrecht zur Oberfläche streckt und distal kutikularisiert. Die Haaranlagen, in die sich diese Kutikularisierung differenziert, sind so gedrängt, daß selbst bei

stärkster Vergrößerung die distale Partie des Zapfens als einheitliche streifige Chitinmasse erscheint, an der auch im Verlaufe der Weiterentwicklung des Organes keine große Veränderung wahrzunehmen ist. Die Hypodermis zeigt im Bereich der Anlage beiderseits über den Rand des Zapfens hinaus eine dichtere Kernlage und eine gewisse Abgrenzung gegen die übrige Hypodermis.

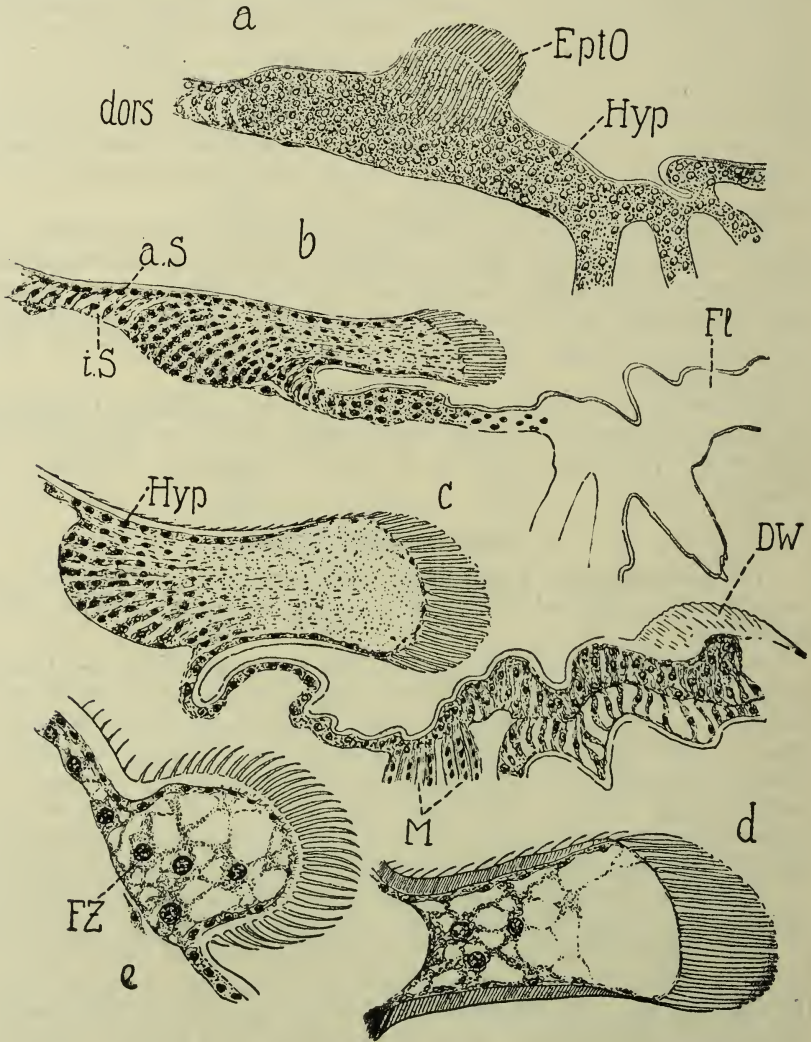


Fig. 13. Querschnitte durch die Anlage des Epipterygalorgans in verschiedenen Entwicklungsstadien. Verg. 800 \times . d—d = *Psychoda alternata* Say, e = *Pericoma (Thelmatoscopus) clavigera* n. sp., a. S. = äußere Schicht, i. S. = innere Schicht der Hypodermis, FZ = Fettzellen, Fl = Flügel, DW = Deckwulst, M = Muskelpaar der Zugsperre.

Im Verlaufe der Entwicklung (Fig. 13b) wächst der Zapfen in die Länge, sich dabei weiterhin nach der Flügelwurzel zu lateralwärts neigend. Dies Längenwachstum wird dadurch bewirkt, daß die Zellstränge der Zapfenhypodermis sich weiter in die Länge strecken; auch die basal gelegenen Zellen ordnen sich in gleichgerichteten Streifen, sich deutlicher von der übrigen Hypodermis abgrenzend.

An der übrigen Hypodermis gehen unterdes einige Veränderungen vor sich. Nach der median (dorsal) an die Zapfenanlage anschließenden Seite ist eine solche schon in der Fig. 13a angedeutet. Es differenziert sich die ursprünglich einheitliche Hypodermis mehr oder weniger deutlich in zwei Schichten, eine äußere dünne Schicht mit ziemlich dicht zusammenschließenden Zellen (Fig. 13b = A.S.), die eigentliche Hypodermis (Matrix der Kutikula); und eine innere dickere Schicht (Fig. 13b = i. S.), deren Zellen locker angeordnet sind und sich im allgemeinen senkrecht zur Kutikula in die Länge strecken, ähnlich wie die Zellen der Zapfenanlage. Lateralwärts — nach der Flügelanlage hin — tritt diese Differenzierung meist nicht auf, hier wird die ursprünglich mehrschichtige Hypodermis später durch Längenwachstum dünner, bis sie eine dünne einschichtige Lage zeigt (Fig. 13c).

Die erwähnte „eigentliche“ hypodermale Zellenlage schiebt sich von den Seiten her an den Zellsträngen des Zapfens vorbei und bildet die Matrix der Zapfenkutikula. Ihre Kerne sind bis in die Nähe des Haarschopfes zu verfolgen. An der Basis der Haare sind schon früh sehr oft keine Zellkerne mehr nachweisbar, in anderen Fällen jedoch noch auf späteren Stadien (vergl. Fig. 13e).

Sobald der Zapfen etwa die endgültige Länge erreicht hat, beginnen die Zellstränge des Zapfens distal mitsamt ihren Kernen zu zerfallen. Der Zerfall schreitet allmählich nach der Basis zu fort, jedoch wurde nicht ein Zerfall auch des letzten basalen Teiles der Zellstränge beobachtet. Der distale Zapfeninhalt zeigt in der Regel zunächst streifigwabige, später mehr körnige Struktur.

Die bisher geschilderten Vorgänge vollziehen sich in rascher Folge während der Puppenruhe.

Die Figuren 13 d und e, sowie 14 stellen das Organ der ausgeschlüpften Imago dar, Fig. 13e das Organ des Typus II von *P. clavigera*. Die Veränderungen, die sich inzwischen vollzogen haben, sind in ihren Einzelheiten nicht genau verfolgt; es kommt hier auch lediglich darauf an, wie der histologische Aufbau des fertigen Organes sich darstellt.

Vor allem ist sofort erkennbar: die Zellstränge des Zapfens haben sich, ebenso wie die erwähnte innere Schicht der median (dorsal) angrenzenden Hypodermis, zu Fettzellen umgewandelt, deren große Kerne sich wesentlich von den eigentlichen Hypodermiskernen unterscheiden. Die Fettzellen des Lappens bilden ein lockeres Syncytium mit großen Hohlräumen und sind nur im basalen Teil des Zapfens etwas kompakter, fehlen im distalen Teil oft ganz, sodaß der Zapfen dort hohl erscheint. Cytoplasmastränge des Fettkörpers treten an die Hypodermis heran, scheinbar direkt sich mit dem Cyto-

plasma der Hypodermiszellen vereinigend, deutliche Zellgrenzen konnten nicht nachgewiesen werden.

Nach dem Körperinnern zu ist die Fettzellenschicht stets durch eine Basalmembran begrenzt, an der Innenseite dieser liegen bisweilen spindelförmige Zellen mit größeren Kernen (Fig. 13b, c), vermutlich dem im übrigen nicht nachweisbaren coelothelialen Mesoderm zugehörig.

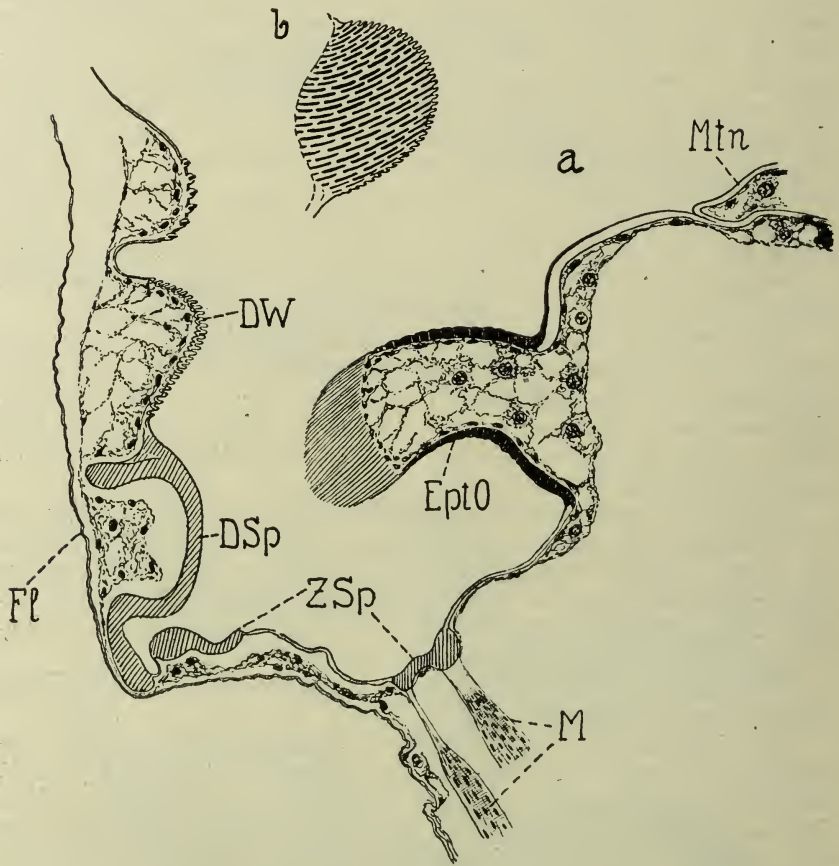


Fig. 14. a) Querschnitt durch den hinteren Thorax und die Flügelbasis der linken Seite von *Psychoda alternata* Say. Vergr. 800 \times . b) Der Deckwulst von der Fläche gesehen. Bezeichnungen wie Fig. 10 u. 13.

Die Figur 14 deutet an, wie sich die kutikularen Verhältnisse der Organanlage gestalten. Die dicke Chitinschicht des Zapfens ist völlig schwarz gefärbt, sie zeigt in Quer- und Flächenschnitten eine Differenzierung der Chitinmasse zu queren Ringen, die schmale, etwas hellere Stellen zwischen sich lassen. Die median angrenzende Kutikula

ist von gleicher Dicke wie die des Zapfens, meist aber nur oberflächlich dunkel gefärbt. Kurze anliegende Haare, die nur bei stärkster Vergrößerung sichtbar werden, finden sich auch im basalen Teil des Zapfens, wenigstens dorsal. Auch ein weiterer Teil der Epipterygalplatte ist meist fein behaart. Im Bereich der längeren Zapfenhaare, d. h. des eigentlichen Haarschopfes, ist die Kutikula sehr dünn. Bei dem Organ des Typus I fehlt eine basale Kutikula im Bereich des Schopfes ganz, die Haare stehen so dicht zusammen, daß ihre Ansatzstellen sich unmittelbar berühren. Beim Typus II ist eine basale Kutikula vorhanden, da die Haare weniger dicht stehen. Sie ist auch meist, wenigstens an der Dorsalseite, dunkler gefärbt, aber dünner in dem distalen Zapfenabschnitt. Wie schon oben angedeutet, sind bei oberflächlicher Ansicht die Ansatzstellen der Haare als helle Flecken zu erkennen, es läßt sich daraus schließen, daß die Haare hohl sind.

D. Der Verschlößapparat.

Bevor wir näher auf die physiologische Bedeutung des Epipterygalorganes eingehen, ist es nötig, die eigenartigen Verhältnisse an der hinteren Flügelwurzel zu betrachten.

Bei der lebenden Mücke sind die Flügel schräg nach hinten gerichtet und entweder dachförmig (*Psychoda*) oder annähernd horizontal (*Pericoma*, *Ulomyia*) gestellt. Die Alula legt sich dabei dorsolateral dem Thorax an und überdeckt den seitlichen Teil des Metanotums (gestrichelte Linie in Fig. 12). Sämtliche Längsadern des Flügels stehen in Beziehung zur vorderen Flügelwurzel (Fig. 12), es ist daher anzunehmen, daß für die direkte Flügelbewegung nur die an der vorderen Flügelwurzel inserierenden Muskeln in Betracht kommen.

Nun läßt schon die Figur 13c erkennen, daß auch an der hinteren Flügelwurzel ein Muskelpaar vorhanden ist. Seine Bedeutung wird ersichtlich, wenn wir die hintere basale Flügelmembran näher untersuchen. Es ist, wie dazu bemerkt werden soll, allerdings sehr schwer, völlige Klarheit über die hier vorliegenden Verhältnisse zu gewinnen. Die lebende Mücke kann wegen ihrer geringen Größe und dichten Behaarung natürlich nicht untersucht werden. Das Totalpräparat zeigt stets eine anormale Lagerung der Flügel, da bei der Tötung starke Muskelkontraktionen eintreten. Die zarten Flügel, besonders der *Psychoda*-Arten, lassen sich nur mühsam vom Körper so abtrennen, daß die basale Membran intakt bleibt; wenn es gelingt, ist es meist unmöglich, sie im Präparat unbeschädigt so auszubreiten, daß ein genaues Studium vorgenommen werden kann. Immerhin geben die Figuren 10—12 ein annähernd getreues Bild der eigenartigen Falten, die vor allem an der mittleren und hinteren Flügelbasis sich vorfinden.

Es ist zunächst auffallend, daß die basale Membran im Bereich der hinteren Flügelwurzel sehr ausgedehnt ist, offenbar mehr, als die normale Flügelbewegung es erfordert. In der Ruhelage des Flügels muß daher diese Membran stark gefaltet werden, den Bereich dieser Faltungen deutet die gestrichelte Linie in Fig. 10 an.

Untersuchen wir nun die Basalmembran eines *Psychoda*-Flügels (Fig. 10, 11) näher, so erregen zwei kräftige Chitinspangen in der Nähe des hinteren Randes der Membran unsere Aufmerksamkeit. Sie sind gegeneinander beweglich; die an dem Körper inserierende sei als „Zugspanne“, die gegen sie bewegliche als „Deckspanne“ bezeichnet. Die Figur 14 bringt die Spangen im Schnitt zur Darstellung und zeigt zugleich, daß an die Zugspanne das bereits erwähnte Muskelpaar der hinteren Flügelwurzel sich ansetzt.

Die Deckspanne (Fig. 10) beginnt als einfacher Chitinstab an dem distalen Bogen der Zugspanne, gabelt sich weiterhin und umfaßt einen kleinen zarthäutigen Wulst, den „Deckwulst“. Die Kutikula dieses Wulstes ist, wie bereits an dem Querschnitt der Fig. 13c bemerkbar wird, sehr fein gefaltet. Und zwar sind es regelmäßig angeordnete alternierende Falten, die die distale und nach hinten gerichtete Oberfläche des Wulstes bedecken (Fig. 14b). Nach vorn legt sich der Wulst an eine vorspringende Falte der Flügelmembran an.

Betrachten wir nun die Lage des „Deckwulstes“ näher, so ergibt sich Folgendes:

Wenn die Zugspanne durch Muskelwirkung nach unten gerichtet wird, so muß sich in der Ruhestellung des Flügels die Deckspanne an den Körper anlegen, wobei der „Deckwulst“ genau in die Höhe des Epipterygalorganes zu liegen kommt. Und zwar legt er sich anscheinend an die nach vorn und unten gerichtete Seite des Zapfens, d. h. die Seite, nach welcher der Haarschopf zeigt. Bei der zarten Beschaffenheit der Kutikula des Wulstes — meist ist sie im Präparat faltig zusammengedrückt — kann angenommen werden, daß sich der Wulst kappenartig an die Zapfenspitze anschmiegt, den Haarschopf also völlig bedeckt. Es war dies im Präparat infolge der schon erwähnten stets anormalen Stellung des Flügels natürlich nicht zu beobachten; aber sehr oft lagen Zapfen und Wulst nahe zusammen.

Der in Fig. 14 abgebildete Schnitt läßt die Lageverhältnisse von Wulst und Zapfen zu einander gut erkennen, auch die Fig. 10, die die ganze Anlage von oben betrachtet darstellt. Es erübrigt sich, auf weitere Einzelheiten einzugehen. Jedenfalls kann kein Zweifel darüber obwalten, daß der Wulst in Beziehung zu dem Epipterygalorgan steht.

Bei dem Organ des Typus II liegen die Verhältnisse ähnlich (Fig. 12). Allerdings zeigt die Faltung der basalen Flügelmembran einige Abweichungen, die wohl durch die andere Stellung des Flügels bedingt sind. Es fehlt der „Deckwulst“. Dafür ist die entsprechende Region der Flügelkutikula, wie besonders an Querschnitten festgestellt werden kann, dicht mit spitzen Zäpfchen oder kurzen Haaren besetzt, die sich durch kräftigere Ausbildung deutlich von der sonst an der Flügelkutikula vorhandenen feinen Behaarung unterscheiden. Der Mechanismus der Faltung scheint sich in derselben Weise zu betätigen, wie sie oben von *Psychoda* angenommen wurde.

Nicht alle Arten sind eingehend auf die besagte Einrichtung hin untersucht, es ist daher möglich, daß noch irgend welche Modifikationen vorhanden sind.

Die angeführten Tatsachen genügen, um zu zeigen, daß die hintere basale Flügelmembran der Psychodiden in enge Beziehung zu dem Epipterygalorgan getreten ist und eine Differenzierung aufweist, die als „Verschlußapparat“ bezeichnet werden kann.

E. Die physiologische Bedeutung des Epipterygalorganes.

Es wurde bereits früher (Seite 39 ff) auf das eigenartige Verhalten der Imagines hingewiesen, das sich in dem Augenblicke zeigt, wo die Geschlechtsprodukte ausgereift sind, also die Bereitschaft zur Kopulation eintritt. Ich möchte die erwähnten Äußerungen der Imago, auf die ich später bei der Schilderung der Begattung noch näher eingehen werde, als „Bereitschaftsäußerungen“ bezeichnen. Es wurde schon angedeutet, daß ich das Epipterygalorgan als Organ des „Bereitschaftsduftes“ ansehe.

In der Tat liegt es auf der Hand, vor allem mit Rücksicht auf die Äußerung des Weibchens, das Schlagen mit den Flügeln zu dem Organ in Beziehung zu bringen.

Um einen Duftstoff muß es sich bei der Bereitschaftserklärung handeln, da Äußerung und Wirkungsweise keine andere Deutung zulassen. Etwa das Sekret der Askoide, den „Geschlechtsduft“, hierbei in Betracht zu ziehen, dürfte zum mindesten für das Weibchen nicht zugänglich sein, da Erkennen des ♀ und Wahrnehmung seiner Bereitschaft seitens des ♂ sich offenbar deutlich unterscheiden lassen, und die Annahme einer etwa durch das Flügelschlagen verstärkten Wirkung des Geschlechtsduftes wohl nicht ausreicht, um die momentane und sichere Wirkung der Bereitschaftserklärung zu verstehen.

Die Lage des Epipterygalorganes und seine Verschlußvorrichtung lassen zudem mit ziemlicher Sicherheit darauf schließen, daß wir es hier mit einer besonderen „Bereitschaftsdrüse“ zu tun haben.

Um größere Gewißheit zu erlangen, sei jedoch die sekretorische Funktion des Organes und die Bedeutung der Verschlußvorrichtung eingehender untersucht. Auch das unterschiedliche Verhalten der Geschlechter bei der Bereitschaftserklärung, sowie Bedeutung und Wirkung der Äußerungen sollen noch näher betrachtet werden.

I. Die sekretorische Funktion des Epipterygalorganes.

Auffallend ist zunächst, daß — sonst bei Hautdrüsen stets vorhandene — besondere Drüsenzellen in dem Zapfen offenbar fehlen. Jedenfalls sind nach dem Ausschlüpfen der Imago keine als solche erkennbaren Zellen nachzuweisen. Den bisweilen im Bereich des behaarten Zapfenteiles an der Basis der Haare vorhandenen epidermalen Zellresten und Kernen kann wohl kaum eine Bedeutung

für die Sekretion zuerkannt werden. Es bleiben nur drei Möglichkeiten:

Entweder wird das Sekret durch den Zerfall der distalen Zellstränge während der Genese des Zapfens gebildet; oder die basalwärts an der Wandung des Zapfens gelegenen Hypodermiszellen scheiden den Duftstoff aus; oder aber die bei den Imago im basalen Teil des Zapfens gelegenen „Fettzellen“ haben eine sekretorische Funktion.

Die erstere Annahme hat große Wahrscheinlichkeit für sich. Die weibliche Imago, soweit die bisherigen Beobachtungen reichen, wird nur ein einzigesmal begattet. Es tritt daher nur einmal die Bereitschaftsperiode ein, also genügt für das ♀ ein für diese Periode bereit gehaltener Duftstoff. Die histologischen Verhältnisse während der Ausbildung des Organes (vergl. besonders Fig. 13c) lassen den Schluß zu, daß die im distalen Teil des Zapfens gelegenen Hypodermiszellen mitsamt ihren Kernen sich durch Auflösung direkt in das Sekret umbilden. Der Verschuß des Zapfens nach dem Ausschlüpfen der Imago verhindert ein frühzeitiges Entweichen des Duftstoffes.

Etwas schwieriger lassen sich die Verhältnisse bei dem ♂ deuten. Es wird später darauf zurückzukommen sein.

Prüfen wir jedoch auch die beiden anderen Möglichkeiten.

Zunächst einige Bemerkungen über die Pigmentierung des Zapfens und seiner Umgebung. Es wurde schon darauf hingewiesen, daß die Pigmentierung durch eine Verhärtung des Chitins an den betreffenden Stellen wohl nicht völlig erklärt werden kann. Nahe liegt es, an einen besonderen physiologischen Wert dieser Pigmentierung zu denken. Daß Pigmenten eine gewisse Bedeutung für Stoffwechsel- und Stoffbildungsprozesse zukommt, ist bekannt. Es drängt sich die Vermutung auf, daß wir es hier mit einem „Lichtschutz“ zu tun haben. Auf die Pigmentierung als Schutzeinrichtung gegen allzu starke Durchstrahlung des Körpers weist u. a. Weber (1911, p. 404) hin.

Ein solcher Lichtschutz könnte sowohl für das gebildete Sekret, als auch für etwaige sekretorische Zellen in Betracht kommen. Aus der Ausdehnung der Pigmentierung über den Zapfen hinaus — falls ihr ein physiologischer Wert beigemessen wird — kann gefolgert werden, daß entweder die entsprechenden Hypodermiszellen oder die Fettzellen eines besonderen Lichtschutzes bedürftig sind, also qualitativ oder funktionell sich von gewöhnlichen Hypodermis- und Fettzellen unterscheiden. Man könnte daraus auf eine sekretorische Tätigkeit oder wenigstens einen besonderen Einfluß auf dieselbe seitens dieser Zellen schließen.

Soweit die Hypodermiszellen in Frage kommen, liegt kein weiteres Anzeichen für eine drüsige Beschaffenheit derselben vor; sie unterscheiden sich morphologisch nicht von anderen Hypodermiszellen, was doch wohl anzunehmen wäre, wenn sie wirklich eine sekretorische Funktion hätten.

Aber auch die Fettzellen lassen keine wesentlichen Merkmale erkennen, die sie vor gewöhnlichen Fettzellen auszeichneten. Immerhin ist es bemerkenswert, daß stets die Zapfenbasis mehr oder weniger dicht mit Fettzellen versehen ist.

Die allgemeine morphologische Bedeutung der Fettzellen kann hier nur gestreift werden. Es ist noch strittig, ob der imaginale Fettkörper der Insekten mesodermaler oder ektodermaler Herkunft ist. Nach Bugnion (1913/14, p. 513) ist er eine mesodermale Bildung, während Deegener (1913, p. 422) die Frage unentschieden sein läßt.

Der Widerstreit der Meinungen ist wohl darauf zurückzuführen, daß nicht immer mit Sicherheit festgestellt werden kann, ob und inwieweit an der Bildung der mehrschichtigen Hypodermis des Puppenkörpers Mesodermzellen beteiligt sind. Ich möchte der Ansicht Rössigs (1904) beipflichten, nach der sowohl die imaginalen Oenocyten als auch Fettkörperzellen durch mitotische Teilung von Hypodermiszellen entstehen. Auch von Kolbe (1893, p. 569) wird die Anschauung vertreten, daß Hypodermis (Ektoderm) und Fettkörper einen genetischen Zusammenhang haben.

Allerdings habe ich die eigentliche Bildung der Fettzellen nicht verfolgt, aber die oben dargestellte Entwicklung der Organanlage und Differenzierung der Hypodermis in zwei Schichten, deren innere später den Fettkörper darstellt, läßt kaum eine Zweifel darüber bestehen, daß die Fettzellen aus Hypodermiszellen hervorgehen.

Wie steht es nun aber mit der sekretorischen Funktion von Fettzellen? Meines Wissens ist über im eigentlichen Sinne sezernierende Fettzellen bisher nichts bekannt. Aber sowohl ihre Herkunft von Hypodermiszellen als auch ihre nicht bestrittene Bedeutung für Stoffwechselforgänge, besonders Stoffaustausch, machen es nicht unwahrscheinlich oder vielmehr sicher, daß sie zur Sekretion befähigt sind. Es sei als Beispiel hierfür auf die Bedeutung hingewiesen, die von Leydig und Wielowiejski (vergl. Kolbe, 1893, p. 571) dem Fettkörper der Lampyriden für das Leuchtvermögen — Absonderung von Leuchtstoff — zugesprochen wird.

Schließlich ist zu bedenken, daß einerseits die morphologische Ähnlichkeit der Zapfenfettzellen mit anderen ein besonderes funktionelles Verhalten nicht ausschließt, andererseits auch nicht feststeht, daß der übrige peripherische Fettkörper nicht sezernierend ist! Seine Ausbildung im allgemeinen überall dort, wo die Kutikula mit Haaren besetzt ist, läßt den Schluß zu, daß der Fettkörper zum mindesten eine Rolle bei Stoffwechselforgängen der Matrixzellen jener Kutikularanhänge spielt. Ein Wachstum der Haare und Schuppen der ausgebildeten Imago findet natürlich nicht statt. Es erfordert aber wohl der „voile hydrofuge“, der die Haare und Schuppen der Imago unbenetzbar macht, dauernd einen gewissen Ersatz durch Sekretion, an welcher vielleicht der Fettkörper beteiligt ist.

Es erhellt aus dem Gesagten, daß eine endgültige Antwort auf die Frage nach der Herkunft des „Bereitschaftsduftes“ noch

nicht gegeben werden kann. Es werden weitere cytologische Untersuchungen nötig sein, um sicheren Aufschluß darüber zu erhalten.

Größte Wahrscheinlichkeit — um das nochmals zu betonen — darf wohl die Annahme für sich beanspruchen, daß das Sekret durch Auflösung der distalen Hypodermiszellstränge des Zapfens entsteht. Vielleicht wird die so gebildete Sekretmasse weiterhin ergänzt durch die sekretorische Tätigkeit der übrigen Hypodermiszellen oder des Fettkörpers. Vor allem für das Männchen muß vielleicht eine solche Ergänzung als notwendig angesehen werden.

II. Die Bedeutung des Verschußapparates.

Es ist anzunehmen, daß das Sekret des Epipterygalorganes erst nach dem Ausschlüpfen der Imago ausgereift ist, d. h. die Eigenschaft einer schnellen Verflüchtigung bekommt.

Der Verschußapparat tritt vermutlich sofort nach dem Ausschlüpfen in Tätigkeit. Die zunächst etwas zusammengefalteten und bogig nach unten gerichteten Flügel der Imago richten sich alsbald nach dem Ausschlüpfen — in dem sie sich glätten — vertikal nach oben, sodaß sie mit den Spitzen einander berühren. Nach einiger Zeit beugen sie sich abwärts und nehmen die endgültige Lage ein. Dabei bleibt vermutlich die hintere basale Flügelmembran — wie oben beschrieben — derart gefaltet, daß sie einen völligen Verschuß des Epipterygalorganes bewirkt. Das Sekret kann also nur verdunsten, wenn die Verschußfalte geöffnet wird.

Zweifellos hat aber die Verschußeinrichtung nicht allein den Zweck, im geschlossenen Zustande die Verdunstung zu verhindern, sondern die weitere Aufgabe, sie bei der Öffnung zu beschleunigen. Jedenfalls liegt es nahe, den Falten des Deckwulstes des Typus I und den starren Härchen des Typus II eine Mitwirkung in diesem Sinne zuzuschreiben. Die Haare des Epipterygalorganes sind so dicht gestellt, bezw. durch Umbiegung an den Spitzen derart zu einem dichten Filz ausgebildet, daß sie das Sekret ziemlich festhalten werden. Bei der innigen Berührung mit den Falten des Deckwulstes oder der entsprechenden behaarten Membran muß sich auf diesen das Sekret in dünner Lage ausbreiten und beim Öffnen der Vorrichtung schnell verdunsten. Die Verdunstung wird noch beschleunigt durch das zitternde Schlagen mit den Flügeln, das gerade dadurch an Bedeutung gewinnt, daß die ganze Einrichtung von der mit langen Fransen versehenen Alula überdeckt ist, also trotz der Lage des Organes über dem Flügel die Duftabsonderung sich unterhalb desselben vollzieht. Es leuchtet ein, daß durch diese Anordnung die Möglichkeit größerer aktiver Ausbreitung des Duftes gegeben ist.

Daß die Verschußvorrichtung in der geschilderten Weise funktioniert, solange die Mücke sitzt, ist leicht einzusehen. Wie steht es aber damit, sobald sie fliegt? Darüber lassen sich natürlich Beobachtungen nicht anstellen. Ich nehme an, daß die Spannungsverhältnisse der Verschußvorrichtung derart sind, daß, solange die Zugspanne

abwärts gezogen bleibt, die Deckspanne dem Körper anliegt, auch wenn der Flügel bewegt wird. Man kann sich das leicht vorstellen, wenn man sich die Zugspanne mit ihrem distalen Ende etwas nach hinten gerichtet denkt, wie es in der Tat der Fall ist. Die Ausdehnung der hinteren basalen Membran erscheint ausreichend, um auch bei geschlossener Verschlussvorrichtung die Flugbewegung des Flügels zu ermöglichen.

III. Das Verhalten der Geschlechter.

Wie bereits mehrfach angedeutet, äußert sich die Bereitschaft bei den beiden Geschlechtern in etwas verschiedener Weise. Eindeutig ist das Verhalten der weiblichen Imago. Sobald nach einer 1–2tägigen Ruhepause nach dem Ausschlüpfen die Reifung der Geschlechtsprodukte beendet ist, gibt das ♀ entweder spontan oder auf den „Anruf“ eines Männchens seine Bereitschaft kund. Es besteht wohl kaum ein Zweifel, daß das kurze, ruckartige oder zitternde Flügelschlagen mit der Öffnung der Verschlussvorrichtung des Epipterygalorganes Hand in Hand geht.

Ich habe nicht beobachtet, daß Weibchen ihre Bereitschaft äußerten, wenn kein Männchen im Zuchtglase war. Es scheint also im allgemeinen erst ein gewisser vom Männchen ausgehender Reiz die Bereitschaftserklärung des Weibchens auszulösen. Doch kann angenommen werden, daß bei hohem Bereitschaftszustande die Äußerung gewissermaßen als Lockmittel dient und spontan erfolgt.

Vor Eintritt der Bereitschaft erkennt das Männchen zwar die Anwesenheit des Weibchens, nähert sich ihm aber in der Regel nicht (die *Psychoda*-Arten verhalten sich etwas anders). Ob auch nach erfolgter Begattung das ♀ weiterhin als solches erkannt wird, ist nicht ganz sicher, jedenfalls bleibt es in der Regel völlig unberücksichtigt.

Die bei Anwesenheit von reifen Männchen nur einige Male wiederholte Bereitschaftserklärung des ♀ — es ist in der Regel sehr schnell der Zweck derselben erreicht — läßt die physiologische Bedeutung des Epipterygalorganes klar erkennen.

Anders liegen die Verhältnisse bei dem Männchen. Das ergibt sich schon aus dem Unterschied der biologischen Bedeutung des Bereitschaftszustandes bei ♀ und ♂. Während bei dem ♀ mit der einmaligen Begattung die Bereitschaft beendet ist, erstreckt sie sich bei dem ♂ auf einen längeren Zeitraum. Zugleich hat bei dem Männchen die „Bereitschaftserklärung“ mehr die Bedeutung eines Werbungs- oder Reizmittels; das ♂ ist im Gegensatz zu dem sehr ruhigen ♀ viel aktiver und sehr oft fast dauernd — wenigstens wenn ein ♀ in der Nähe ist — geschlechtlich erregt. Es wiederholt sehr häufig seinen Anruf, somit ist ein viel größerer Aufwand an Duftstoff erforderlich. Daß auch mit dem Rütteln und Zittern des ♂ dauernd die Absonderung von Duftstoff verbunden ist, unterliegt wohl keinem Zweifel. Käme hierfür nur das Sekret des Epipterygalorganes in Frage, so müßte sich die wesentlich stärkere Produktions-

fähigkeit des männlichen Organes auch morphologisch offenbaren. Das ist nach den bisherigen Untersuchungen nicht der Fall.

Es scheint also der von dem Männchen verwandte „Bereitschaftsduft“ — wenn wir auch hier diese Bezeichnung gebrauchen wollen — nicht ausschließlich von dem Epipterygalorgan geliefert zu werden.

Eigentlich genügt, da das ♂ sehr bald nach dem Ausschlüpfen bereit ist, schon der Geschlechtsduft des ♂, um die erforderliche Wirkung — die Anwesenheit kundzugeben — zu erreichen. Darauf kommt es ja zunächst für das ♂ an. Vielleicht dient das Sekret des Epipterygalorganes nur dazu, in gewissen Momenten die Wirkung der Bereitschaftsausprägungen zu verstärken. Leider läßt sich nicht beobachten, wann die Imago den Verschuß des Organes öffnet. Manche Männchen vollführen in der geschlechtlichen Erregung kurze, mit Platzwechsel verbundene, bisweilen sprungartige Flüge, wobei vielleicht das Epipterygalorgan in Funktion tritt. Bisweilen beobachtet man auch ein kurzes Flügelschlagen wie bei dem ♀.

Hinzu kommt aller Wahrscheinlichkeit nach bei den Arten mit eigentlichen Duftorganen oder Duftschuppen eine dauernde Absonderung von gewissen Duftmengen auch dieser Organe, da etwaige Duftschuppen nicht besonders geschützt, und auch die Papillen der eigentlichen Duftorgane bei manchen Arten nicht so von der Außenwelt abgeschlossen sind, daß ein Entweichen von Duft verhindert wäre. Es sei auf das später noch näher zu erörternde Verhalten von *P. trivialis* verwiesen, aus dem mit ziemlicher Sicherheit sich ergibt, daß bei dem ♂ der Duft der eigentlichen Duftorgane schon während der Bereitschaftsausprägungen („Werbung“) in Anwendung kommt.

Die Annahme, daß es sich bei den Männchen nicht nur um Absonderungen des Epipterygalorganes handelt, steht im Einklang mit der in der Regel¹⁾ anders gearteten Äußerungsform und bildet eine Erklärung für dieselbe.

IV. Bedeutung und Wirkung der „Bereitschaftsausprägungen“.

Soweit nicht schon im Vorhergehenden eine Antwort auf die Frage nach der Bedeutung der Bereitschaftsausprägungen enthalten ist, wird später noch näher darauf zurückzukommen sein. Hier nur noch einige kurze Bemerkungen.

¹⁾ Ich nehme hier Bezug auf die Arten, deren Begattung ich an späterer Stelle näher schildere (p. 68ff.). Es scheint aber in anderen Fällen auch das ♂ sich bei seinen Bereitschaftserklärungen (Werbung) einer ähnlichen oder gleichen Bewegungsform zu bedienen, wie ich es dort von dem *Ulomyia*-Weibchen beschrieben habe. Ich hatte neuerdings Gelegenheit, das ♂ von *Pericoma fusca* Macq. im Freien bei seiner Werbung zu beobachten. Es flog in kurzen Pausen von Blatt zu Blatt und schlug, sobald es sich niedergesetzt hatte, zwei- bis dreimal kurz und ruckartig mit den Flügeln. Wie sich das ♀ verhält, habe ich nicht feststellen können.

Die geschilderten Äußerungen werden offenbar zunächst beeinflusst oder ausgelöst durch Stoffwechselprozesse, wie solche mit dem Reifen der Geschlechtsprodukte verbunden sind. Inwieweit psychische Vorgänge dabei beteiligt sind, und welcher Art diese sein können, entzieht sich unserer Beurteilung. Ohne Zweifel wird die „Bereitschaft“ weiterhin beeinflusst durch den Anreiz, der von dem andern Geschlecht ausgeht, wenigstens insofern, als eine wenn auch zunächst zaghafte Bereitschaftserklärung auf starken Anreiz hin schon dann erfolgen kann, wenn sie ohne diesen wohl noch unterbliebe. Vor allem tritt das oft bei jungen Männchen hervor. Aber auch bei den Weibchen läßt sich deutlich eine Abstufung der Bereitschaft erkennen. Die ersten, zaghaften, auf Anreiz des anderen Geschlechtes hin erfolgenden Äußerungen haben augenscheinlich nur die Bedeutung eines einfachen Reflexes, während sie bei hoher Bereitschaft wohl auch spontan erfolgen und als Reiz- oder Lockmittel dienen. Die lange fortgesetzten und oft wiederholten Äußerungen des ♂ bezeichnet man am besten als „Werbung“.

Die Wirkung des Sekretes des Epipterygalorganes ist offenbar sehr kräftig. Das geht schon aus der Schnelligkeit hervor, mit der ein Erfolg der Bereitschaftsäußerungen eintritt. Es scheint sich jedenfalls um einen durchaus eigenartigen Stoff zu handeln, worauf auch der „Lichtschutz“ durch Pigmentierung einen Rückschluß gestattet. Die Wirkung zeigt bis zu $\frac{1}{2}$ m Entfernung keine wesentlichen Unterschiede, reicht wahrscheinlich erheblich weiter, wenn auch angenommen werden muß, daß bei der geringen Größe der Tiere und des Organes eine gewisse Beschränkung des Wirkungsbereiches vorliegt.

Ich erwähnte schon, daß im allgemeinen die Psychodiden keine besonderen Fluchtorgane sind, vor allem nicht die *Pericoma*- und *Ulomyia*-Arten. Durchweg scheinen alle Arten bis zum Eintritt der Bereitschaft in der Nähe ihres engeren „Lebensraumes“ in fast völliger Ruhe zu verharren. Es werden sich also die Geschlechter sehr schnell finden, zumal die Männchen mit Zunahme ihrer Bereitschaft sehr lebhaft werden und viel hin und her zu fliegen scheinen. Wird das ♀ nicht alsbald nach Eintritt der Reife begattet, so geht auch dieses wohl auf die „Suche“. Aber erst nach der Begattung zeigt das ♀ einen stärkeren Wandertrieb, um nach dem geeigneten Substrat für die Eiablage zu suchen.

F. Zusammenfassung.

Die Ergebnisse unserer Untersuchung seien im folgenden kurz zusammengefaßt:

1. Sämtliche Imagines der Psychodidengattungen *Psychoda*, *Pericoma* und *Ulomyia* besitzen am Metathorax über der hinteren Flügelwurzel ein zapfenförmiges Organ, das durch eine besondere Falte der Flügelmembran, den „Verschlußapparat“, geschützt wird.
2. Dieses „Epipterygalorgan“ ist als Duftorgan aufzufassen, dessen Sekretion von Duftstoff zu besonderen Äußerungen der

- Imagines in Beziehung steht, die nach Eintritt der Geschlechtsreife sich zeigen, den „Bereitschaftserklärungen“.
3. Bei dem Weibchen besteht die „Bereitschaftserklärung“ in einem kurzen zitternden Schlagen mit den Flügeln, bei dem Männchen in ähnlichen Äußerungen oder einem öfter wiederholten Zittern und Rütteln des ganzen Körpers. Das Gebahren des ♂ kann als „Werbung“ bezeichnet werden. Bei der Werbung des ♂ spielen vermutlich auch noch andere Duftstoffe eine Rolle.
 4. Da zwischen gegenseitiger Wahrnehmung und der Reaktion auf Bereitschaftsäußerungen wesentliche Unterschiede zutage treten, ist die Annahme berechtigt, daß „Geschlechtsduft“ und „Bereitschaftsduft“ qualitativ verschieden sind.

4. Kapitel.

Der sexuelle Reizapparat der Psychodiden.

Allgemeine Übersicht.

Nachdem wir in den beiden vorhergehenden Kapiteln Organe untersucht haben, die beiden Geschlechtern eigen sind und zwar in Beziehung zum Geschlechtsleben stehen, aber nur teilweise der geschlechtlichen Erregung dienen, gehen wir nunmehr zur Betrachtung des eigentlichen „geschlechtlichen Reizapparates“ über, also derjenigen Organe, die nur dem ♂ zukommen.

Zum Verständnis und zur Wertung der weiteren Untersuchungen erscheint es angebracht, zunächst einige Bemerkungen über die äußere Körperform, Körperbedeckung und Färbung der Psychodiden, sowie ergänzende Angaben über ihr biologisches Verhalten vorzuschicken.

A. Habitus und Biologie der Psychodiden.

Von der äußeren Gestalt der Imago gibt Fig. 15 eine Anschauung. Charakteristisch ist vor allem das breite gewölbte Mesonotum und die Haltung des Kopfes. Das Pronotum bildet eine dünne Platte, an deren oberem Drittel der Kopf inseriert ist.

Der Kopf ist fast vertikal nach unten gerichtet. Er ist mit großen, schwarzen, schwachgewölbten Augen versehen, die lateral sehr breit sind und sich dorsalwärts verschmälern, wobei sie einen flachen Bogen um die Antennenbasis bilden. Auf dem Scheitel stoßen bei den Männchen einiger Arten die Augen zusammen, lassen jedoch sonst einen freien Raum zwischen sich.

Die Antennen sind in der Regel 16-gliedrig, bei einigen Arten sind die letzten Glieder reduziert. Der Scapus ist meist länglich oval, kann aber auch stark verlängert, keulen- oder schaffförmig sein. Der Pedicellus ist fast stets annähernd kugelig. Die übrigen Antennenglieder bilden kugelige, ovale oder längliche Knoten, die entweder zusammenstoßen oder je durch ein mehr oder weniger langes „Zwischen-

stück“ — die distale, schaftförmige Verlängerung des Knotens — von einander getrennt sind (vergl. oben pag. 21). Gewöhnlich sind die Antennen schräg nach vorn seitlich und oben gerichtet, gerade gestreckt oder leicht gekrümmt, bisweilen auch etwas zwischen Scapus und Pedicellus geknickt.

Die Haltung der 4-gliedrigen Taster ist etwa der Richtung der Antenne entgegengesetzt; das letzte Glied ist nach oben hinten eingebogen.

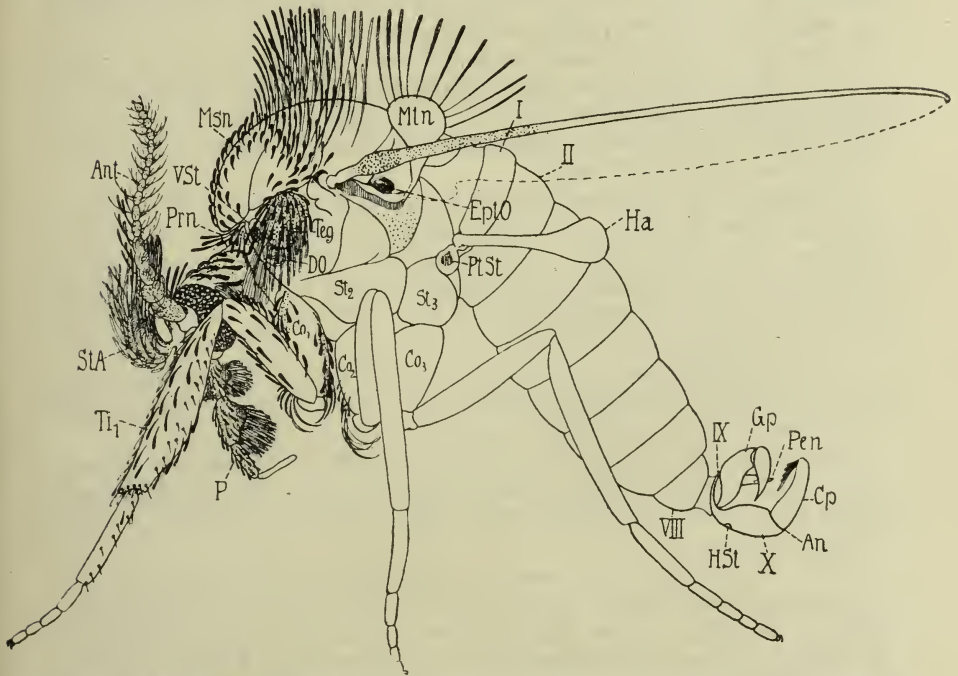


Fig. 15. *Pericoma nubila* Meig., ♂, von der linken Seite gesehen. Vergr. etwa 25×. Die Behaarung ist nur am vorderen Körper angedeutet, der Verschlussapparat des Epipterygalorgans fortgelassen. I—X = Abdominalsegmente. An = Anus, Cp = Cercopoden, Gp = Gonopoden, Ha = Haltere, HSt = Hintere Stigmen, Pen = Penis, PtSt = Postthorakales Stigma, St₂ u. St₃ = Mesosternum und Metasternum, StA = Stirnanhang, Ti₁ = vordere Tibie.

An den geräumigen Thorax, dessen segmentaler Aufbau an anderer Stelle Erwähnung fand (pag. 41, f.), schließt sich das engere Abdomen an, das beim ♂ in der Regel wesentlich schlanker als beim ♀ ist. Seine Stellung ist so, daß das Hinterende der Unterlage genähert ist. Das ♂ zeichnet sich durch einen eigenartigen, sehr auffallenden Kopulationsapparat aus, dessen merkwürdige Umkehrung um seine Längsachse („Hypopygium inversum“) hier nur erwähnt sei (vgl. m. A., 1921). Das ♀ besitzt einen mäßig langen, aus zwei seitlichen Klappen bestehenden, annähernd säbel-

förmigen Legeapparat, der in der Ruhelage dorsalwärts gerichtet dem Hinterende des Abdomens anliegt, sodaß die Spitze meist nur wenig aus der Behaarung hervorschaut. Es sei bemerkt, daß die Abbildung Koch's (1913, p. 11, Textfig. 1), die einen vertikalen Längsschnitt durch die weibliche Imago darstellt, falsch ist; die Geschlechtsöffnung liegt natürlich ventral vom After!

Ein besonderes Merkmal sind für die Psychodiden die großen Flügel, deren Form und Geäder aus der Fig. 32 ersichtlich sind. Die Stellung der Flügel wurde bereits erörtert (pag. 49), ihr Aussehen bei Ansicht von oben ergibt sich aus der Figur 17.

Der ganze Körper und seine Anhänge sind dicht in eine mehr oder weniger wollige Behaarung gekleidet. Die Behaarung läßt die Mücken größer erscheinen, als sie in Wirklichkeit sind, wozu vor allem sperrig abstehende Haare und die langen Fransenhaare des Flügelhinterrandes beitragen.

Es lassen sich breite Schuppenhaare und gewöhnliche, meist etwas flachgedrückte Haare, aber auch Übergänge zwischen diesen unterscheiden. Im einzelnen kann — so interessant es wäre — auf Anordnung, Form und morphologische Differenzierung der Haare und Schuppen hier natürlich nicht eingegangen werden. Nur einige Besonderheiten seien hervorgehoben.

An den Antennen sind fast stets die beiden Basalglieder mit breiten, angelegten Schuppenhaaren, die übrigen Knoten mit wirtelig angeordneten, im Querschnitt rundlichen Haaren besetzt.

Im übrigen sind eigentliche Schuppenhaare auf Taster (verhältnismäßig selten), Stirn, Scheitel, Hinterkopf, vorderen Thorax, Halteren, basale Flügelteile und Beine beschränkt. Das Abdomen ist stets einfach behaart.

Die Behaarung der dorsalen Flügelfläche bietet eine besondere Eigentümlichkeit. Es sind neben Haaren, die der Flügelfläche anliegen, an den meisten Adern Haare vorhanden, welche senkrecht oder sogar etwas nach der Flügelbasis zu gerichtet vom Flügel abstehen. Ich unterscheide daher „Streckhaar“ und „Spreizhaar“. In der Regel sind R_1 , M und An_2 frei von „Spreizhaar“. Das Spreizhaar reicht bei der Gattung *Psychoda* bis nahe an den Flügelrand, endet bei den anderen Gattungen aber meist vom Flügelrande entfernt im letzten Drittel oder hinter der Mitte des Flügels. Die Endigung des „Spreizhaares“ hat schon Eaton als systematisches Merkmal benutzt.

Bei der Färbung kann unterschieden werden zwischen der Farbe der Körperhaut und der Haarfarbe. Beide stehen insofern in gegenseitiger Beziehung, als sie einander in der Regel entsprechen. Bei hellgefärbter Behaarung (der meisten *Psychoda*-Arten) ist auch die Körperfarbe hell, bei den dunklen *Pericoma*- und *Ulomyia*-Arten dunkel bis tiefschwarz. Es kommen auch einzelne Abweichungen vor, durch die gewisse Kontraste oder eine Art bestäubte Farbwirkung zustande kommen.

Im allgemeinen sind außer rein weißen oder schwarzen Farben graue, gelbliche oder bräunliche Tönungen vor-

herrschend. Durch mancherlei Flecke, Bänder und Tupfe werden bunte Färbungen hervorgerufen. An den Beinen sind helle Ringe und Streifen sehr häufig. Auf den Flügeln ordnen sich helle Flecke oft zu geraden, zackigen oder winkeligen Binden an; besonders das „Spreizhaar“ ist hierbei beteiligt. Sehr häufig bilden dunkle Flecke an den beiden Gabeln durch dichter gestelltes Spreizhaar eine dunkle „Medianbinde“, die von je einer hellen „Praemedian-“ und „Postmedianbinde“ eingesäumt ist. Oft sind die Aderenden hell oder dunkel gefleckt. Die Flügelspitze hat meist einen hellen Saum, auch Vorderrand oder Hinterrand können in der Franse helle Stellen aufweisen. *Pericoma ustulata* Walk. ist an dem ganzen Flügelsaum abwechselnd hell und dunkel gefärbt, an den Beinen ebenso geringelt. Auf eigenartige Weise hervorgerufene Augenflecke auf den Flügeln haben *P. ocellata* Meig. den Namen gegeben.

Die Färbung der Haare wird zunächst durch eingelagerte Farbstoffe (Pigmente) bewirkt. Aber in hohem Maße ist die Färbung beeinflußt durch Oberflächenstruktur der Haare. Und zwar ist diese besondere Struktur meist einseitig ausgebildet. Bei den breiten Schuppenhaaren ist eine feine Längsstreifung die Regel. Oft ist auch eine schuppige Struktur der Oberfläche vorhanden.

Hinzu kommt der Einfluß, den die Stellung der Haare auf die Färbung hat. Besonders ist das für das Spreizhaar des Flügels in Betracht zu ziehen.

Das Zusammenwirken der genannten Färbungsfaktoren erklärt die Erscheinung des Farbenwechsels bei Änderung des Lichteinfalls oder des Gesichtswinkels. Schon Eaton (1893) weist darauf hin: „The display of markings on the wings and legs of Psychodae largely depends upon the direction from which light falls upon them, and on the nature of the background opposed to the specimen“ (p. 5/6). Häufig bekommen manche Haare, besonders die Flügelfransen, bei Drehung des Lichts einen seidigen, silbrigen oder goldigen Glanz. Weiße Flügelflecke aus Spreizhaar können bei gewisser Stellung des Flügels fast völlig verschwinden.

Behaarung und Färbung im Verein mit der breiten Flügelform machen die Psychodiden — wie Eaton bemerkt — „in aspect similar to Micro-Lepidoptera“ l. c. p. 5).

Über die Biologie der Psychodiden habe ich bereits früher (1913) einige Angaben gemacht, auf die hingewiesen sein mag. Es muß dazu gesagt werden, daß die von Miall und Walker (1895, vergl. auch Grünberg, 1910, p. 21) beschriebene Larve von *P. canescens* in Wirklichkeit die Larve von *P. neglecta* Eaton ist, und die von mir erwähnten Arten *P. notabilis* und *nubila* sich inzwischen als *deminuens* n. sp. und *cognata* Eaton herausgestellt haben. Als bemerkenswert sei hervorgehoben, daß die Mehrzahl der mit geschlechtlichen Reizorganen ausgestatteten Arten „verschmutzte“ Larven hat. Ich bezeichne damit die Eigentümlichkeit der Larven, durch

Vermehrung oder Verlängerung der dorsalen Borsten einen dichten, oft sehr ausgedehnten Schmutzbelag festzuhalten, der als Schutz gegen Austrocknungsgefahr zu deuten ist. Die vollkommenste Anpassung an diese Verschmutzung zeigen *P. trivialis*, *nubila*, *cognata* und *ocellaris*. Bei der letztgenannten Art sind die dorsalen Borsten „außerordentlich zahlreich und zu langen, vielfach verschlungenen, feinen Fäden ausgezogen, welche den Schmutz so innig zu dicken Klumpen zusammenhalten, daß man ihn nur entfernen kann, wenn man die Borsten abreißt“ (1913, p. 10).

Derselbe Zweck — Schutz gegen Austrocknung — ist bei andern Larven (z. B. der mehrfach genannten *P. decipiens* Eaton) durch „Verkalkung“ erreicht, indem besonders modifizierte Rückenborsten den in stark kalkhaltigen Quellen vorhandenen kohlensauren Kalk zum Niederschlag bringen, sodaß sich der Rücken mit einer dicken Kalkkruste bedeckt (wahrscheinlich durch Entnahme von CO_2 aus $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2 = \text{CaCO}_3$ (Calcid) + H_2O).

Von den an Abwässern lebenden Arten zeichnet sich eine durch parthenogenetische Entwicklung aus; das zugehörige Männchen habe ich bisher nicht mit Sicherheit festgestellt, sodaß eine Identifizierung der Art noch nicht möglich war.

Die Puppenruhe der *Psychoda*-arten umfaßt einen Zeitraum von 2—3 Tagen; die meisten *Pericoma*- und *Ulomyia*-arten verweilen etwas länger, bis zu 10 Tagen, in dem Puppenstadium.

Die Lebensweise der Imagines ist bereits mehrfach gestreift worden und wird auch weiterhin noch verschiedentlich zur Erörterung kommen, sodaß ich mich hier kurz fassen kann.

Betont sei die geringe Flugfähigkeit der meisten Imagines. Es ist leicht einzusehen, daß die wollige Behaarung, besonders das Spreizhaar der Flügel, eine Behinderung beim Fluge bilden. Der Flug ist fast flatternd und nie ausdauernd, auf ganz kurze Entfernung sprunghaft. Vermutlich kommt für einen Ortswechsel auf weitere Entfernung wesentlich Verschleppung durch den Wind in Betracht.

Die Imagines retten sich beim Fang gern dadurch, daß sie sich fallen lassen, indem sie sich gewissermaßen in ihre Flügel einrollen.

Man findet die meisten Arten in nächster Nähe ihres engeren Wohngebietes an Uferpflanzen, Bäumen usw. Bevorzugt werden schattige Plätze; bei manchen Arten kann man im Zuchtglase deutlich einen negativen Heliotropismus (Photophobismus) erkennen. Im Freien sitzen die Imagines in der Regel an der Unterseite der Blätter.

Die Lebensdauer der Imago umfaßt nach meinen bisherigen Beobachtungen nur einen Zeitraum von wenigen Tagen. Ihre einzige Aufgabe ist die Fortpflanzung, die Erhaltung der Art. Daher darf es nicht Wunder nehmen, daß die ganze Organisation der Imago auf diese eine Aufgabe hindeutet.

B. Die Organe des geschlechtlichen Reizapparates.

Fast sämtliche für die sexuelle Erregung des Weibchens in Betracht kommenden Organe und Bildungen sind auf Kopf, Pro- und Mesothorax beschränkt; nur in wenigen Fällen werden Flügel und Vorderbeine in Anspruch genommen.

Es lassen sich folgende Arten von Erregungsmitteln unterscheiden:

I. Schmuckorgane.

Während bei den Arten der Gattung *Psychoda* und auch vielen *Pericoma*-Arten im allgemeinen keinerlei Unterschiede in der Färbung der beiden Geschlechter wahrzunehmen sind, zeigen die höher differenzierten Arten einen progressiv vollkommener entwickelten Schmuck des männlichen Geschlechtes. Die Vervollkommnung beginnt mit lebhafteren Farben, geht zu ausgesprochener Schmuckfärbung, weiterhin zu besonderen Schmuckformen über und erreicht ihre Vollendung in auffallenden Schmuckanhängen.

a) Allgemeine Schmuckfärbung.

Ziel derselben ist augenscheinlich keine eigentliche Farbenwirkung, sondern Kontrastwirkung. Sie wird vor allem durch reines Schneeweiß und Sammetwarz erreicht. Schneeweiß sind häufig die Haare oder Schuppen an der Stirn und an den beiden ersten Antennengliedern. Einen auffallenden weißen Stirnschmuck haben *Ulomyia*-Arten, *P. nubila* (Fig. 22), die Arten der „*palustris*“-Gruppe, sowie einige *Thelmatoscopus*-Arten (*albifacies*, *clavigera*). Die weißen Haare können mit kurzen schwarzen Schuppen als „Grundierung“ untermischt (*Thelmatoscopus*-Arten) oder mit längeren Schuppen unterlegt sein, schließlich auch im Kontrast zu schwarzer Färbung der Vorderbrust stehen. Das schönste Beispiel dafür bietet *P. nubila* Meig. Bisweilen sind die unteren Antennenglieder und die Palpen mit glänzend schwarzen Schuppen bedeckt. Die Behaarung des Hinterkopfes ist oft gescheitelt und läßt dadurch eine weiße oder schwarze Färbung um so besser zur Geltung kommen. An der Vorderbrust wird eine Kontrastwirkung erreicht durch helle Tupfe über dem Kopfansatz oder ein dunkles Längs- oder Querband auf dem sonst hell behaarten Mesonotum. Es kann auch die ganze Vorderbrust schneeweiße oder tiefschwarze Färbung zeigen.

b) Schmuckformen.

Als Schmuckform kann bereits die Verbreiterung der Haare zu Schuppen bezeichnet werden. Auch im weiblichen Geschlecht finden sich häufig schuppenartige Haare, aber sie erreichen hier doch nie die auffallende und ausgesprochene Schuppenform, wie bei den Männchen vieler Arten. In der Regel sind die Schuppen auf der einen Seite längsgerillt. Ihre Länge und Breite ist mannigfaltig. Meist sind sie kurzgestielt, an den Spitzen gerundet.

Außer Schuppen kommen auch vielfach in anderer Weise umgebildete Haare vor: Stacheln, lange röhrenförmige oder an den

Enden mit knospenartiger Verdickung versehene Haare usw. Wenn solche Formen zu Gruppen vereinigt sind, kann eine gewisse Schmuckwirkung angenommen werden. Es seien als Beispiele die Stachelgruppen an den Antennen von *P. nubila* (Fig. 22), *Thelmatoscopus*-Arten (Fig. 7; 35; 36), die Bündel geknöpfter Haare an den Antennen von *Clytocerus*-Arten (Fig. 34) und die längen Röhrenhaare an den Prothorakalwülsten der „*cognata*“-Gruppe“ (Fig. 23—27) genannt. Auf etwaige besondere funktionelle Bedeutung dieser umgebildeten Haare wird noch zurückzukommen sein.

Eine Steigerung der Schmuckwirkung wird — wie schon bei den genannten Haargruppen — dadurch erreicht, daß Haare oder Schuppen auffallende Pinsel, Hörner, Locken oder Platten bilden. *P. cornuta* Tonn. trägt an der Innenseite des 2. Antennengliedes je ein solches aus dichtgestellten Schuppen gebildetes Hörnchen. Bei *Thelmatoscopus*-Arten sind die Schuppen des 1. Antennengliedes vielfach nach innen gespreizt und täuschen eine starke Verbreiterung des Gliedes vor. Die Röhrenhaare an den Patagia der „*cognata*-Gruppe“ bilden zusammengelegt eine lange Haarlocke (Fig. 23—27).

Sehr häufig ist mit solchen besonderen Formationen eine abweichende Bildung des betreffenden Körperteiles verbunden. Die Verlängerung des Basalgliedes der Antenne bei *Clytocerus*- und *Thelmatoscopus*-Arten (Fig. 34; 36), die mehrfach, vor allem bei der letztgenannten Gruppe auftretende Deformation von Antennenknoten (Fig. 7; 36), oder die Verdickung der mittleren Tasterglieder und Vordertibien von *P. nubila* Meig. (Fig. 15; 22) stehen unzweifelhaft im Dienste einer Schmuckwirkung.

Auch die eigenartige Ausbildung der Behaarung des vorderen Thorax von *P. nubila* Meig. ist als Schmuckform anzusehen.

Auffallende Umbildungen sind auch an den Flügeln einiger Arten vorhanden. Die starke Verbreiterung der Flügel bei der „*fusca*-Gruppe“, die „Flügelblase“ von *Ulomyia fuliginosa* Meig. (Fig. 17) und die Einbiegung des Vorderrandes bei *P. plumata* Tonn. und *U. incurva* n. sp. (Fig. 21) können als Schmuck bezeichnet werden.

c) Schmuckanhänge.

Hierher sind jene Gebilde zu rechnen, die als oft stark dehbare, in der Regel dicht mit Haaren oder Schuppen bedeckte Ausstülpungen der Körperhaut den Hauptschmuck der Psychodiden bilden.

Stirnanhänge finden sich bei der „*nubila*-Gruppe“ (Fig. 16); besonders auffallend ist der Stirnschmuck von *P. nubila* Meig. (Fig. 15; 22).

Den Anhängen am Hinterkopf der *Clytocerus*- und einiger *Thelmatoscopus*-Arten, die als Duftorgane dienen, kann zugleich eine Schmuckwirkung zuerkannt werden, da sie durch ihre Färbung und Behaarung im Kontrast zu der sonstigen Färbung stehen. Sie gehören dem ventrolateralen Teile oder Rande des hinteren Kopftergits an und mögen als „*Cornicula*“ gekennzeichnet werden (Fig. 34; 35; 36).

Den höchsten Grad in der Wirkung als Schmuckorgan erreichen die Anhänge des Pro- und Mesothorax vieler Arten.

Die am Prothorax nahe dem oberen Rande (Pronotum) gelegenen Anhänge bezeichnete ich (1920) als „Patagia“, die dem Mesothorax eigenen als „Tegulae“. Es soll durch diese Bezeichnungen nur eine descriptive Ähnlichkeit, keine Homologie mit den gleichbenannten Anhängen der Lepidopteren zum Ausdruck gebracht werden. Zu entscheiden, ob eine solche Homologie besteht, muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. Es sei nur soviel gesagt, daß die „Tegulae“ aus dem dorsalen, an das Mesonotum anschließenden Teile der vorderen Mesopleuralplatte hervorgehen, und nach meiner Ansicht „Cornicula“, „Patagia“ und „Tegulae“ derselben „Valenz“ entsprechen, die sich bei den Larven in den lateralen Borsten oder Borstengruppen ausprägt (vergl. m. A. 1921; 1922, b).

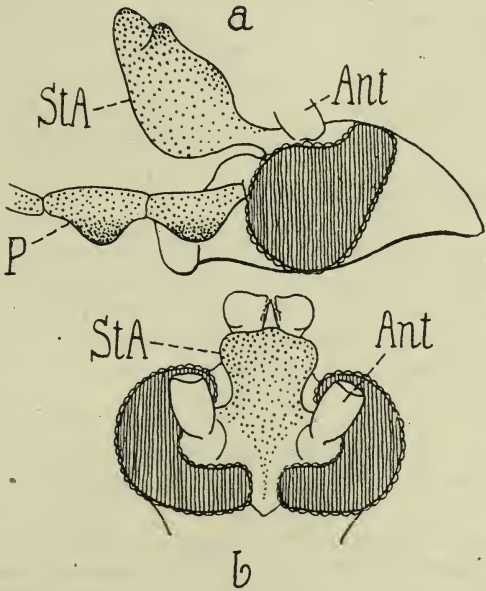


Fig. 16. a) Kopf von *Pericoma nubila* Meig., ♂, lateral. StA = Stirnanhäng.
b) Kopf von *Pericoma trivialis* Eaton, ♂, dorsal. Vergr. etwa 45×.

Mit Rücksicht auf ihre Lage kann man die „Tegulae“ auch als „Schulterwülste“ bezeichnen.

„Patagia“ und „Tegulae“ bilden in der Ruhelage nur wenig hervortretende, beutel- oder wulstförmige, dicht mit breiten Schuppenhaaren bedeckte, hohle Aussackungen. Erst im gedehnten Zustande, der durch Füllung mit Blutflüssigkeit erreicht wird, werden sie zu auffallenden Schmuckorganen.

Die Patagia der „*cognata*-Gruppe“ richten sich dabei ballonförmig aufwärts (Fig. 27), die „Haarlocke“ dieser Anhänge steigert ihre Wirkung.

Die Tegulae treten in verschiedenen Formen auf. Bei den *Ulomyia*-Arten sind die Anhänge zweilappig (Fig. 18; 19), im übrigen mehr oder weniger schlauchförmig. Eine geringe Ausdehnung haben sie bei *P. trivialis* Eaton. Die Tegulae der „*palustris*-Gruppe“ sind nur an der Basis dorsal behaart, in ihrem ausgestreckten Endteil nackt (Fig. 28 bis 31) und können an den Spitzen Duftpapillen tragen (Fig. 28; 29).

Am auffallendsten sind im gedehnten Zustande die Tegulae der „*fusca*-Gruppe“ (Fig. 37), sie erreichen in der Länge fast die doppelte Körperbreite und sind mit langen gespreizten Haaren besetzt.

II. Duftorgane.

Bei den Duftorganen ist zu unterscheiden zwischen Dufthaaren oder Duftschuppen und Duftpapillen. Letztere stellen kleine, sehr zarthäutige Bläschen dar, die sehr oft in großer Zahl vereinigt eine „Papillenplatte“ bilden. Es ist anzunehmen, daß der Duftstoff durch die Kutikula der Bläschen diffundiert und an der Oberfläche verdunstet. Das Secret kann in den Bläschen durch Färbung nachgewiesen werden. Zu jeder Papille gehört eine große Drüsenzelle (Fig. 18; 19).

Es wurde schon darauf hingewiesen (S. 51 f), daß in einigen Fällen auch die Askoide oder ihnen verwandte antennale Gebilde als Duftorgane aufzufassen sind, die im Dienste besonderer sexueller Reizung stehen. Von diesen Organen soll hier abgesehen werden.

Nach ihrer allgemeinen Form und Beschaffenheit lassen sich die Duftorgane in folgende Gruppen einteilen:

a) Dufthaare und Duftschuppen.

Ob den Schuppen der männlichen Imagines allgemein oder doch in größerem Umfange eine Duftfunktion zukommt, muß noch untersucht werden. Anzunehmen ist es von den Stirnschuppen mancher Arten (z. B. „*palustris*“-Gruppe). Auch für die abweichend geformten Haare oder Borsten an den Antennen von *P. clavigera* (Fig. 36) und *Clytocerus*-Arten (Fig. 34) kann eine sekretorische Funktion als wahrscheinlich gelten, ebenso für die „Haarlocke“ von *P. cognata* Eaton (Fig. 23).

Mit Sicherheit dienen die eigenartigen, langgestielten Knöpfchen auf der Spitze der Cornicula von *Thelmatoscopus*-Arten (Fig. 36) der Duftabsonderung; die übrigen Schuppen dieser Anhänge sind vermutlich ebenfalls Duftschuppen.

b) Duftfalten.

In einer Hautfalte versteckte Duftpapillen besitzt *P. patagiata* n. sp. (Fig. 36; 37).

c) Starre Duftanhänge.

Solche finden sich am Kopf als birn- oder keulenförmige, mit Schuppen bedeckte Anhänge („Cornicula“) bei der *Thelmatoscopus*-Gruppe (Fig. 35; 36), am Prothorax bei der „*fusca*-Gruppe“ (Fig. 37). Die langen Duftkeulen der letztgenannten Gruppe sind unbehaart und im distalen Teil mit Duftpapillen bedeckt. Vermutlich sind sie den „*Patagia*“ der „*cognata*-Gruppe“ homolog.

Starr sind diese Anhänge insofern, als ihnen gar keine oder nur geringe Dehnbarkeit zukommt. Dagegen können sie, vermutlich durch schwache Muskeln oder Wirkung des Blutdruckes, aufgerichtet werden,

d) Dehnbare Duftanhänge.

Zu dieser Kategorie gehören die am vollkommensten differenzierten Duftorgane. Die Dehnbarkeit wird dadurch erreicht, daß die Kutikula der Anhänge außerordentlich zart ist und sich in der Ruhelage in dichte Falten zusammenlegt. Behaarung fehlt, die Absonderung des Duftstoffes erfolgt stets durch Duftpapillen. Im Innern enthalten diese Anhänge außer feinen Tracheen- und vielleicht Nervenästchen nur die großen Drüsenzellen (Fig. 18; 19). Die Papillen können auf einen größeren distalen Teil des Anhangs verteilt oder zu einer dann meist einstückbaren „Duftplatte“ vereinigt sein.

Zu den dehnbaren Duftanhängen gehören die „Cornicula“ der *Clytocerus*-Arten (Fig. 34).

Im übrigen finden sich dehnbare Duftanhänge am Mesothorax; und zwar, falls nicht die Tegula selbst die Duftpapillen trägt, dicht unterhalb der Tegula. Es kann angenommen werden, daß sie, wie auch die „Duftfalte“ von *P. patagiata* (s. o.), genetisch zur Tegula gehören und ihre gesonderte Ausbildung funktionell (geschützte Lage) bedingt ist.

Die Dehnbarkeit dieser mesothorakalen Duftanhänge zeigt verschiedene Grade. Kaum oder nur schwach dehnbar ist die „Duftplatte“ von *P. alispinosa* n. sp. (Fig. 30; 31), in der Ruhelage ist sie von dem distalen Teil der Tegula bedeckt. Auch die kleinen „Duftblasen“ von *P. cognata* Eaton (Fig. 23; 24) und *trivialis* Eaton können offenbar nur wenig gedehnt werden. Die Duftpapillen stehen hier auf kleiner, eingesenkter Duftplatte.

Eine sehr vollkommene Ausbildung zeigen die Duftorgane von *P. nubila* Meig. (Fig. 15) und besonders den *Ulomyia*-Arten (Fig. 18; 19). Bei *Ulomyia* ist die Blase gestielt und distal kugelig erweitert, die Papillenplatte lippenförmig eingesenkt. Bei *P. palustris* (Fig. 29) und *P. gracilis* (Fig. 28) trägt die schlauchförmige Tegula selbst an der Spitze die Duftpapillen.

In der Ruhelage sind die zarthäutigen Duftorgane gut geschützt; bei den *Clytocerus*-Arten durch den Kopf und seine Behaarung, bei den übrigen Gruppen durch die Tegulae oder eine dichte Lage von breiten Schuppenhaaren.

III. Berührungsorgane.

Vielfach treten an den Antennen, in einzelnen Fällen auch an den Flügeln und Vorderbeinen zu Gruppen oder Reihen angeordnete, mehr oder weniger kräftige Stacheln auf. Sie dienen — wie wir noch sehen werden — der Steigerung des Berührungsreizes.

a) Stacheln an den Antennen.

Sie finden sich in großer Zahl an den Antennen von *P. nubila* Meig. (Fig. 22), etwas weniger zahlreich bei *Ulomyia* (Fig. 20).

Sehr kräftig sind die Stacheln bei einigen Arten der *Thelmatoscopus*-Gruppe (Fig. 7; 35; 36), bei anderen Arten ist nur eine kräftigere Ausbildung von einzelnen Wirtelhaaren zu erkennen.

b) Stacheln an den Flügeln.

Eine Reihe von starren Stacheln trägt *P. alispinosa* n. sp. an der Unterseite der 2. Analis-Ader (Fig. 32).

d) Stacheln an den Vorderbeinen.

Die vorderen Tibien von *P. ustulata* Walk. sind an der Innenseite mit Längsreihen von starren Stacheln ausgerüstet.

Ob weiterhin etwa auch die eigenartigen Stachelgruppen der Antenne von *Clytocerus*, Stirnhaare anderer Arten, die Haare und Schuppen der Patagia und Tegulae, gespreizte Haare am Vorderrand des Flügels von *U. incurva* sp. n., sowie die allgemein an den Beinen vorhandenen Stacheln im Dienste einer Erhöhung des Berührungseizes stehen, kann erst entschieden werden, wenn bei allen Arten genaue Beobachtungen über die Vorgänge bei der Begattung vorliegen.

IV. Werbebewegungen.

Schließlich ist als Erregungsmittel das Gebahren des Männchens vor der Kopulation aufzufassen. Seine „Werbung“ gipfelt bei hochdifferenzierten Arten in einem eigenartigen Vorgang, der „Umarmung“, die eine Zusammenfassung aller Reizmittel zu gesteigerter Wirkung darstellt.

Der vorstehende Überblick über den geschlechtlichen Reizapparat der Psychodiden hebt nur die wesentlichen Merkmale hervor; hinsichtlich der Einzelheiten muß auf die spätere morphologische Darstellung der Organe (6. Kapitel) verwiesen werden, die nach Arten oder Artgruppen gesondert die mannigfachen Gebilde zur Anschauung bringen wird. Die „Werbebewegungen“ des ♂ wird das nächste Kapitel eingehender schildern.

Als bemerkenswert sei noch hervorgehoben, daß in der Regel bei der betreffenden Art mehr als eine der aufgeführten Arten von Erregungsmitteln vorhanden ist. Gewöhnlich sind Schmuck-, Duft- und Berührungsorgane bei einer Imago vereinigt. Das Vorhandensein des einen Organes konnte als Anlaß dienen, nach den anderen zu suchen, und manche der oft außerordentlich zarthäutigen, versteckt liegenden Gebilde wären vielleicht der Beobachtung entgangen, wenn nicht die Erfahrung jenen Fingerzeig gegeben hätte.

Wo eine Organart fehlt, wie etwa die antennalen Stacheln bei *P. trivialis* Eaton (während die nächst verwandte *nubila* Meig. solche besitzt), so macht sich das auch physiologisch bemerkbar: das Verhalten derartiger Männchen vor der Kopulation ist ein anderes, als das der vollausgestatteten Arten.

5. Kapitel.

Die Vorgänge bei der Begattung.

Um die Begattung der Psychodiden zu beobachten, ist es ratsam, Imagines zu züchten. Die Aufzucht der Larven in flachen Petrischalen, in denen man ihnen auf feuchtem Fließpapier ihre natürliche Nahrung

bietet, bereitet in der Regel keine Schwierigkeit. Da jedoch die Imagines nur einige wenige Tage sich am Leben erhalten lassen, außerdem sehr leicht in den Zuchtgläsern die zarten Mücken durch Klebenbleiben an dem feuchten Substrat oder infolge Abmühung frühzeitig zugrunde gehen, ist es nötig, eine genügend große Menge möglichst gleichalteriger Larven zusammenzubringen, was bei den meisten *Pericoma*-Arten nicht leicht ist. Larven von *Psychoda*-Arten sind wohl meist überall in Menge zu erhalten, besonders von den Tropfkörpern biologischer Kläranlagen. Von den Pericomiden ist *P. trivialis* Eaton ziemlich häufig, ihre stark verschmutzten Larven findet man auf modernem Laub oder faulenden Gräsern am Ufer von Rinnsalen, in Erlensümpfen, usw. Von den hoch-differenzierten Formen eignet sich *Ulomyia fuliginosa* Meig. am besten für eine Aufzucht zu dem genannten Zwecke, zumal die „Flügelblase“ des Männchens die Unterscheidung der Geschlechter wesentlich erleichtert. Die an Quellsümpfen und ähnlichen Plätzen meist nicht seltenen Larven sind kenntlich an ihrer etwas abgeflachten Form, völlig schwarzen Färbung und starken Reduktion der dorsalen Beborstung; nur die Metatergalplatte (vergl. die Kennzeichnung des Larventypus in m. A., 1921) trägt jederseits drei in einer Längslinie hintereinander stehende etwas kräftigere Borsten. Die Angaben von Walker (vergl. Grünberg, 1910, p. 25) sind unzutreffend.

Im Folgenden wird in erster Linie das Verhalten von *Ulomyia fuliginosa* Meig. eingehend berücksichtigt werden, da das der Kopulation vorangehende Gebahren dieser mit vollendeten Reizmitteln ausgestatteten Art von ausschlaggebender Bedeutung für die physiologische Wertung des sexuellen Reizapparates ist. Zur Ergänzung sollen Beobachtungen an *Pericoma trivialis* Eaton und *deminuens* n. sp., sowie an *Psychoda alternata* Say. mitgeteilt werden.

I. Die Begattung von *Ulomyia fuliginosa* Meig.

Die ausgeschlüpften Imagines gebrauchen zunächst eine gewisse Zeit (1–2 Tage) zur Ausreifung. Sie sitzen während dieser Zeit regungslos an den Wänden oder dem Deckel des Zuchtgefäßes, nur selten ihren Platz wechselnd. Erst wenn sie völlig ausgereift sind, werden sie lebhafter und fliegen umher. Am besten setzt man die Geschlechter bald nach dem Ausschlüpfen isoliert in größere Glasgefäße, in die kleinere, mit feuchtem Fließpapier oder auch — will man Eiablage erzielen — entsprechendem Substrat beschickte Schälchen hineinzustellen sind. Besser noch legt man das feuchte Fließpapier direkt auf den Boden des Zuchtbehälters.

1. Wird ein ausgereiftes ♂ zu einem unbefruchteten ♀ gesetzt, so ist es sofort über die Anwesenheit desselben unterrichtet, wie auch umgekehrt das ♀ sofort das ♂ wahrnimmt. Der Gesichtssinn kommt dabei, wie man feststellen kann, nicht in Frage, auch wenn das eine Geschlecht verborgen sitzt, wird es erkannt. Es kann sich also nur um Wahrnehmung eines „Geschlechtsduftes“ handeln, für

den, wie wir gesehen haben, als sezernierendes Organ die „Askoide“ in Betracht kommen.

Es sei ausdrücklich betont, daß die Imagines eine gewisse Reife erlangt haben müssen, um an ihnen Äußerungen des Sichererkennens beobachten zu können. Das ♂ erlangt diese Reife früher als das ♀. Ein ganz junges ♀ übt scheinbar keinen Einfluß auf ein ♂ aus, während andererseits eine Wirkung der Anwesenheit des ♂ auf das ♀ erst dann zutage tritt, wenn das ♀ der Reife nahe oder ausgereift ist.

Häufig kommt es vor, daß offenbar ausgereifte Imagines überhaupt nicht oder nur dann und wann Äußerungen von sich geben. Das kann einmal daran liegen, daß ihnen der Aufenthalt nicht zusagt. Meist ist aber wohl die Ursache der Zustand einer gewissen *Anästhesie*, in dem die Imagines oft lange Zeit oder mit Pausen verharren. Ein starker Reiz, etwa Berührung, kann sie dann gewöhnlich zu neuer Tätigkeit erwecken. Vielleicht kommt hier ein Faktor zum Ausdruck, auf den Forel (1910) hinweist: „Sowohl die Physiologie wie die Psychologie haben bewiesen, daß, wenn Sinnesindrücke (subjektiv ausgedrückt: Empfindungen) während einer gewissen Zeitdauer unverändert bleiben, sie abgeschwächt werden und schließlich aufhören, uns zu erregen, d. h. von uns wahrgenommen (unterschieden) zu werden. Mit einem Wort: die Empfindung wird stets nur durch neue qualitative Unterschiede der Reize geweckt, und kann nur durch einen Wechsel jener Reize in Zeit oder Raum aufrecht erhalten werden“ (p. 191). „Wenn also ein Insekt mit zusammengelegten Fühlern regungslos dasitzt, so dürfen wir es uns in einer Art von Schlummerzustand vorstellen, bis ein Schütteln, ein starker Geruch seine Tast- oder Geruchsnerven, vor allem aber eine Bewegung der umgebenden Gegenstände (besonders lebender Wesen) seine Netzhaut reizt und seinen Torpor unterbricht“ (p. 221). Ich halte mit Forel diese Erwägung für sehr wichtig zur Beurteilung der Reizempfindungen bei den Insekten, möchte aber hier nicht weiter darauf eingehen.

2. Das Sichererkennen äußert sich bei ausgereiften Imagines darin, daß sie ihre „Bereitschaft“ kundgeben. Das geschieht seitens des ♂ durch ein zitterndes Auf- und Abschwingen des Körpers, das man als „Rütteln“ bezeichnen kann. Je nach dem Grade der Bereitschaft ist dieses Rütteln schwächer oder lebhafter, in letzterem Falle von häufigem Platzwechsel begleitet. Ist auch das ♀ ausgereift, so gibt es seine Bereitwilligkeit zur Begattung durch kurzen 1–2maligen Flügelschlag kund. Diese „Bereitschaftsäußerung“ des ♀, die auch erfolgen kann, noch bevor das ♂ sich bereit erklärt, ist von augenblicklicher Wirkung und wird sofort durch Rütteln des bereiten ♂ beantwortet. Es ist bisweilen geradezu überraschend, wie schnell auch bei weiter von einander entfernten Partnern „Frage“ und „Antwort“¹⁾ auf einander folgen.

¹⁾ Es sei ausdrücklich bemerkt, daß diese wie auch andere anthropomorphe Ausdrücke nur der Veranschaulichung dienen sollen.

Es wurde schon des näheren ausgeführt (pag. 51), daß auch hier Gesichtswahrnehmung keine Rolle spielt und als Reiz die Absonderung eines besonderen Organes dient, der „Bereitschaftsdrüse“ (Epipterygalorgan). Wenigstens ist das für das ♀ sicher; das ♂ hat als Reizmittel auch den Geschlechtsduft und das Sekret der eigentlichen Duftorgane für diesen Zweck zur Verfügung.

3. Ist die Äußerung der Bereitschaft seitens des ♀ erfolgt, so findet in der Regel das ♂ sehr schnell die Partnerin, auch wenn diese verborgen sitzt. Bisweilen, vor allem dann, wenn die Bereitschaft noch keine sehr gesteigerte ist, kann aber auch ein kürzeres oder längeres Suchen erforderlich sein, wobei das ♂ dauernd den Platz wechselt, immer von neuem rüttelnd. Vor allem in solchen Fällen, wo sich mehrere ♂♂ und ♀♀ in einem Zuchtglase befinden, vergeht bisweilen einige Zeit, bis das bereite ♀ gefunden wird. Sind mehrere bereite ♂♂ in demselben Zuchtglase, so äußern natürlich alle ihre Bereitschaft.

Daß auf der Suche nach dem ♀ der Gesichtssinn von geringer Bedeutung ist, geht daraus hervor, daß häufig ♂♂, die auf der Suche nach dem ♀ einander zufällig in die Nähe kommen, sich oft erst nach längerem beiderseitigen Rütteln als solche erkennen.

Kommt ein bereites ♂ in die Nähe eines nicht bereiten ♀, so versucht es zu „werben“, indem es häufiger, bald dicht vor, bald dicht hinter oder seitwärts von dem Weibchen sitzend, sein Rütteln wiederholt, bis das ♀ in dem Augenblicke, wo das ♂ zu weiterem schreitet, „abspringt“.

Ein sehr temperamentvolles ♂ setzt seine, auch vergeblichen, Bemühungen oft sehr lange fort; aber stets beobachtet man, daß es immer von neuem das fortgeflogene ♀ suchen muß. Man hat durchaus den Eindruck, daß die Augen der Imago auf weiterer Entfernung nur undeutlich wahrnehmen. Ein deutliches Sehen scheint nur in nächster Nähe stattzufinden. Das Sicherkennen der Geschlechter beruht — wie gesagt — zunächst nur auf dem Geruchssinn und ist natürlich erschwert, wenn mehrere Individuen sich in demselben Zuchtglase befinden. Ein ♀ wird in solchen Fällen nur dann schneller und mit Sicherheit als solches erkannt, wenn es „bereit“ oder doch diesem Zustande nahe ist. Äußert es diese Bereitschaft lebhaft und wiederholt durch Flügelschlag, so sucht in der Regel das ♂ nicht lange vergebens, sondern nähert sich meist sehr schnell, oft geradenwegs der Stelle, wo das ♀ sitzt.

4. Hat das werbende ♂ das bereite ♀ gefunden, so steigert sich seine Erregung. Das Rütteln wiederholt sich mit immer kürzeren Pausen, dabei umkreist das ♂ bisweilen unruhig das stillsitzende ♀, bald vor, bald hinter ihm rüttelnd, aber stets in nächster Nähe sich haltend. Endlich bleibt es etwas schräg dicht vor dem ♀ sitzen. Das Rütteln wird lebhafter und geht schließlich in ein etwa 5 Sekunden währendes sehr erregtes Zittern über, das mit einem eigenartigen Vorgang abschließt, der einige Ähnlichkeit mit einer „Umarmung“ hat und als solche bezeichnet werden mag. Das ♂ dehnt plötzlich seine Schmuckorgane, die Tegulae, sodaß die Schuppenhaare sich weit nach

vorn und seitwärts spreizen. Zugleich hebt es den einen Flügel etwas hoch, dabei den Hinterrand desselben abwärts drehend, streckt ihn nach vorn und legt ihn an die Seite des ♀, wobei es seinen Vorderkörper dicht an den des ♀ anschmiegt. Das Zittern wird noch einige Augenblicke sehr erregt fortgesetzt: man fühlt geradezu — ohne das natürlich beobachten zu können — wie das ♂ seine Duftorgane vollpreßt und das Sekret zum Ausströmen bringt. Dann hört das Zittern auf, und beide Individuen verharren, gleichsam erstarrt, 4—5 Sekunden lang völlig regungslos (Fig. 17). Ist das ♀ sehr bereit, so zuckt es während dieser Vorgänge auch wohl noch das eine oder andere Mal mit den Flügeln.

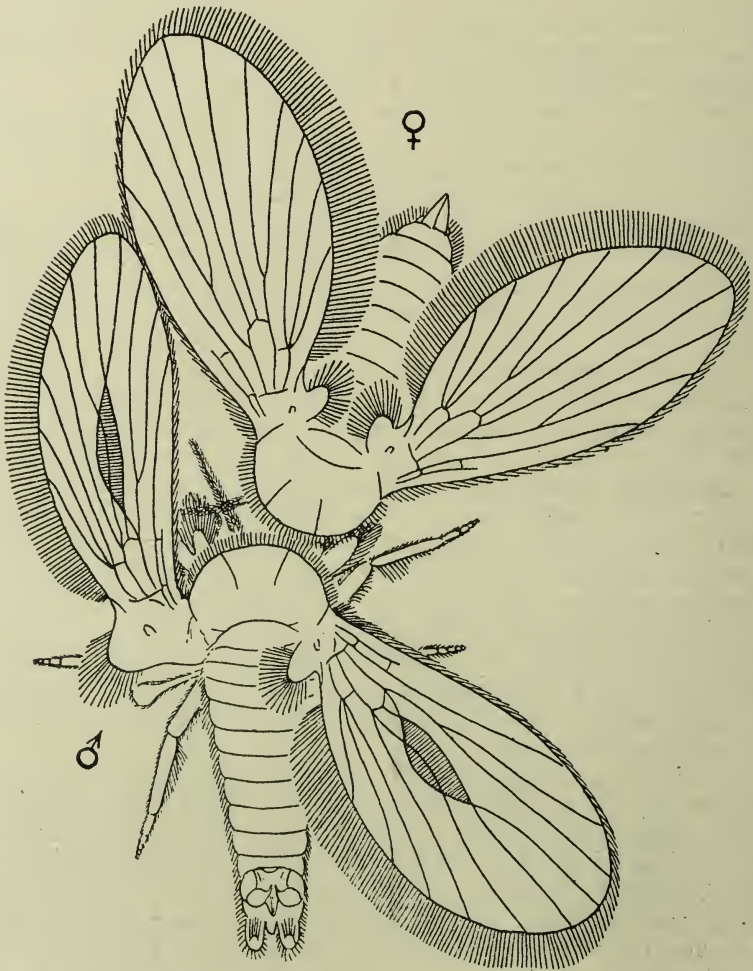


Fig. 17. *Ulomyia fuliginosa* Meig. ♂ u. ♀, bei der „Umarmung“. Das ♂ hat die Schmuck- und Duftanhänge ausgedehnt, den linken Flügel nach vorn herüber gelegt und sich dicht an die Brust des ♀ gepreßt. Vergr. etwa 15×.

5. Nach der „Umarmung“ erfolgt die Kopulation. Das ♂ dreht sich etwas seitwärts, zunächst noch die Berührung der Vorderkörper soweit wie möglich beibehaltend. Es streckt und krümmt den Hinterleib mit den weit geöffneten Greifzangen des Hypopygiums, die das entgegengekrümmte Ende des ♀ Hinterleibes unklammern.

Im Verlauf dieses Vorganges vollzieht das ♂ eine Wendung, sodaß schließlich die beiden Individuen in entgegengesetzter Richtung zu einander stehen. Die Kopulation dauert etwa 5 Minuten oder auch länger, dann versucht das ♀ sich freizumachen.

6. Es verlohnt sich, bei dem Vorgang, den ich als „Umarmung“ bezeichnete, etwas zu verweilen, da er einen klaren Einblick gewährt in die funktionelle Bedeutung der Organe des männlichen Reizapparates. Zunächst erhellt deutlich, daß dieser Reizapparat nur auf eine Wirkung aus nächster Nähe berechnet ist, er ist kein Lockmittel, sondern hat nur den einen Zweck, das ♀ für die Begattung gefügig zu machen, es gewissermaßen zu betören. Zugleich offenbart sich die Wirkung der verschiedenen Organe auf die Sinne des ♀:

a) Auf den Gesichtssinn üben die mannigfaltigen Schmuckorgane ihre Wirkung aus. Es ist anzunehmen, daß sowohl die Plastik der Anhänge und des gesamten Vorderkörpers, als auch Kontraste der Färbung hierbei von Bedeutung sind. Die — wie schon erwähnt — geringe Farbenskala der Psychodiden und die deutlich erkennbare Tendenz der Kontrastwirkungen nur bei „geschmückten“ Arten lassen keinen Zweifel darüber, daß die Farbe an sich keinen sexuellen Reiz ausübt. Damit soll natürlich nicht gesagt werden, daß die Imagines zur Wahrnehmung von Farben nicht befähigt seien.

Ich erwähnte bereits, daß die Psychodiden auf weitere Entfernung nur undeutlich sehen. Jedenfalls habe ich keinerlei Anzeichen beobachtet, die auf ein deutliches Erkennen zu schließen gestatteten. Es ist aber schwierig, ohne eingehende Untersuchung der Augen und vielseitige Experimente nur einigermaßen Klarheit darüber zu gewinnen. Wenn eine Imago an der inneren Glaswand des Gefäßes sitzt, kann man an der Außenseite beliebige Bewegungen etwa mit dem Finger vollführen, ohne daß sie darauf reagiert. Dagegen scheint die Imago von oben, dorsalwärts, sich nähernde Gegenstände früh genug wahrzunehmen, um sich retten zu können. Vielleicht befähigen die ventral bzw. ventrolateral gelegenen Facetten aber zu einem schärferen Erkennen auf weiteren Entfernungen während des Fluges? Die Frage muß offen bleiben.

Als sicher kann jedenfalls angenommen werden, daß die Entfaltung des Schmuckapparates einen Reiz auf das Auge der weiblichen Imago ausübt. Dabei kann außer Kontrastwirkungen auch der bei den verschiedenen Bewegungen des ♂ wechselnde Glanz mancher Schuppen einen gewissen Wert haben. Will man im übrigen das deutliche Erkennen von Formen und Einzelheiten des Schmuckes ablehnen, so ist die Möglichkeit gegeben, in der plötzlichen Entfaltung derselben den Reiz zu erblicken. Forel ist mit Exner der

Überzeugung, „daß das Facettenauge ausgesprochenermaßen speziell an das Sehen von Bewegungen angepaßt ist.“ (Forel, 1910, p. 180).

Es darf in der Tat die Dehnbarkeit der Anhänge und die ganze Art ihrer Anwendung als Beweis dafür gelten, daß hier die eigentliche Reizwirkung zu suchen ist. Auch die kurzen Flügel des ♂ während der Werbung, seine Bewegungen um das ♀ herum und das Herüberlegen des einen Flügels sind in diesem Sinne zu deuten, während das Rütteln offenbar nur den Zweck hat, die Ausbreitung des Duftstoffes zu fördern.

b) Auf die Geruchsorgane des ♀ wirkt das Sekret der Duftorgane. In der „Umarmung“ muß das vollkommenste Mittel erblickt werden, die Wirkung dieser Duftorgane zu steigern. Durch das Aneinanderpressen der Vorderkörper mit ihrer dichten Behaarung und das Spreizen der Tegulaschuppen wird ein Entweichen des Duftes nach oben verhindert, die eigenartige Handhabung des einen Flügels hat offenbar — neben einer Wirkung auf den Gesichtssinn (vergl. „Flügelblase“ der ♂ *Ulomyia* usw.) und auf den Tastsinn — den Zweck, den „Duftraum“ auch seitlich abzuschließen. Man kann sich in Betracht des vielfach nicht geringen Ausmaßes der Duftdrüsen vorstellen, daß die mehrere Sekunden lang anhaltende Einwirkung sehr kräftig sein muß.

c) Auf den Gefühlssinn wirken die Berührungsorgane. Zweifellos wird durch die „Umarmung“ schon an sich ein Berührungsreiz ausgeübt. Daß die Stacheln an den Antennen zur Steigerung des Berührungsreizes bei der Umarmung dienen, dafür darf folgende Tatsache als Beweis gelten. *Pericoma nubila* Meig., deren Begattung ich leider bisher nicht beobachten konnte, läßt durch ihre nahe Verwandtschaft mit *Ulomyia* und die überaus vollkommene Ausbildung der geschlechtlichen Reizapparate mit Sicherheit darauf schließen, daß sie sich genau so verhält wie *Ulomyia*. Ihre kaum nennenswert geschmückte und nur mit schwachen Duftorganen ausgestattete nächste Verwandte *P. trivialis* Eaton — die Larven und ♀♀ der beiden Arten gleichen sich völlig — „wirbt“ in ähnlicher Weise wie *Ulomyia*, aber — die Umarmung fehlt! *Ulomyia* und *nubila* haben zahlreiche antennale Stacheln, bei *trivialis* fehlen sie, ganz im Einklang mit dem Fehlen der Umarmung! Auch *P. diminuens* n. sp. (s. später!) liefert einen deutlichen Beweis für die Bedeutung der Stacheln.

Daß, wie für die antennalen Stacheln, so auch für die Stachelreihen an den Vorderbeinen und an der Unterseite des Flügels (beim Herumlegen!) eine Reizwirkung durch Berührung des ♀ anzunehmen ist, bedarf hiernach keiner weiteren Begründung.

7. Im Folgenden soll noch eine Anzahl von Einzelbeobachtungen mitgeteilt werden, die für die Wertung der geschilderten Vorgänge von einiger Bedeutung sind.

Ein bereits begattetes ♀ bleibt ebenso wie ein noch unreifes im allgemeinen unberücksichtigt, ein unter solchen sitzendes „bereites“ ♀ wird sehr schnell gefunden.

Ein nahe vor der Bereitschaft stehendes ♀ wird oft sehr anhaltend, bis zu einer halben Stunde lang ohne größere Pause, von dem bereiten ♂ umworben. Die Lebhaftigkeit der Werbung richtet sich scheinbar nach dem Alter, wohl auch der Konstitution des ♂. Das ♂ ist bisweilen schon kurz nach stattgefundenener Kopulation von neuem bereit, während das ♀, soweit ich bisher beobachten konnte, nur einmal begattet wird, um dann nach längerer Ruhepause zur Eiablage zu schreiten.

Im Zustande hoher Bereitschaft wechselt auch wohl das ♀ seinen Platz, sucht gewissermaßen, während es sonst meist ruhig sitzt.

Sind noch unreife ♂♂ zusammen mit einem reifen in einem Zuchtglase, so werden sie durch das Rütteln dieses veranlaßt, gleichfalls schwache Versuche einer Bereitschaftserklärung zu machen, sie „pumpen“, in dem sie den Körper langsam auf und ab bewegen.

Sind zwei bereite ♂♂ vorhanden, so beteiligen sich beide, je nach dem Grade der Bereitschaft verschieden temperamentvoll, an der Werbung um das ♀. Die geschlechtliche Erregung kann sich gerade in solchen Fällen so sehr steigern, daß ein ♂ das andere zu „umarmen“ oder sogar an der Wand des Gefäßes zu kopulieren versucht.

Ein nicht ganz bereites ♀ hält der Werbung eines ♂ so lange stand, bis dieses zur Umarmung schreiten will, d. h. seinen „Schmuck- und Duftapparat“ entfaltet. In diesem Augenblicke fliegt es ab oder tritt etwas zur Seite. Das ♂ bleibt wie erstarrt sitzen, wiederholt aber nach einiger Zeit seine Versuche.

Es wurde auch beobachtet, daß ein ♀, das unverkennbar seine Bereitschaft erklärt hat, mehreremale im letzten Augenblicke vor der Umarmung das ♂ abweist. Ferner ein Fall, wo ein ♀, daß sich bereit erklärt hat und auch die Umarmung über sich ergehen läßt, bei dem Versuche des ♂, zu kopulieren, nicht den Hinterleib entgegen biegt, sodaß der Versuch erfolglos bleibt. In letzterem Falle versuchte auch ein zweites ♂ erfolglos, zu kopulieren. Die beiden ♂♂ irren darauf sehr erregt umher und versuchen, sich gegenseitig zu begatten. Das ♀ zeigt zunächst keine Bereitschaft mehr.

Haben sich zwei Männchen zu gleicher Zeit einem bereiten ♀ genähert, so kommt in der Regel dasjenige zur Begattung, das am temperamentvollsten vorgeht.

8. Kurz zusammengefaßt seien als wesentliche Ergebnisse aus den Beobachtungen an *Ulomyia*, die leider aus Mangel an Zeit und Material einstweilen nicht weiter fortgesetzt werden konnten, folgende Punkte hervorgehoben:

a) Das ausgereifte ♂ zeigt steigende Begierde und wirbt anhaltend um das ♀, wenn dieses nicht sofort bereit ist. — Da die ♂♂ mehrmals begatten, ergibt sich zweifellos ein gewisser Wettbewerb.

b) Das ♀ lockt offenbar durch seinen Geschlechtsduft schon vor Eintritt der Reife das ♂ herbei, übt aber erst dann einen stärkeren Reiz auf dasselbe aus, wenn sein Zustand sich der Reife nähert. Das ♂ beginnt dann mit seiner „Werbung“. Die „Sprödigkeit“ des ♀

ist ein Zustand mangelnder Bereitschaft, einer nicht völligen Reife.

c) Es ist denkbar, daß bei einem kurz vor der Bereitschaft stehenden ♀ das mit den vollkommensten Reizorganen ausgestattete ♂ am ehesten zum Ziele gelangt.

d) Ein sehr bereites ♀ reizt, zu ♂♂ gesetzt, diese durch den Flügel-schlag, auch ohne daß ein ♂ sich schon geäußert hat. — Es kann gefolgert werden, das die „Bereitschaft“ des ♀ steigende Grade aufweist.

e) Damit steht im Einklang, daß ein ♀ auch in solchen Fällen, in denen es bereits seine Bereitschaft geäußert hat, das ♂ im letzten Augenblicke abweist. — Bei noch wenig gesteigerter Bereitschaft müssen offenbar seitens des ♂ gewisse Vorbedingungen erfüllt sein, um die Gefügigkeit des ♀ zu erreichen (vergl. c).

f) Die Steigerung der Bereitschaft des ♀ gibt eine Erklärung dafür, daß im Zustande hoher Reife meist scheinbar wahllos das erste sich nähernde ♂ zur Kopulation zugelassen wird.

g) Nach der Begattung scheint das ♀ keinerlei Reiz mehr auf ein ♂ auszuüben.

II. Die Begattung von *Pericoma trivialis* Eaton.

Zweifellos verhalten sich alle jene Arten, die einen hoch differenzierten Reizapparat — Schmuck-, Duft- und Berührungsorgane — aufweisen, mehr oder weniger genau in derselben Weise, wie es im Vorstehenden von *Ulomyia* geschildert ist.

Es ist nun interessant, die Vorgänge bei einer Art zu beobachten, die gewissermaßen im Beginne der Ausbildung eines Reizapparates steht. Als solche kann die bereits oben erwähnte *P. trivialis* Eaton, welche übrigens *Ulomyia* verwandtschaftlich sehr nahe steht, betrachtet werden.

Schmuckorgane sind bei *trivialis* nur in sehr geringem Maße vorhanden. Die Gesamtfärbung des ♂ unterscheidet sich kaum von der des ♀. Der bei der nächsten Verwandten *nubila* Meig. sehr auffallende Stirnschmuck ist nur angedeutet, die Taster sind normal und tragen nur an der Unterseite einen abstehenden Schuppenbusch. Die Antennen entbehren der Schmuckschuppen, die *nubila* am 3.—7. Knoten aufweist, wie auch jeglicher Stacheln. Die Vorderbrust ist kaum vor dem ♀ ausgezeichnet, die Dehnbarkeit der Tegulae sehr gering. Doch besitzt auch *trivialis*, wie ihre Verwandte, ein Duftorgan in Gestalt einer kleinen Blase ventral von der Tegula. Aber das Organ ist sehr schwach entwickelt und trägt nur eine kleine Papillenplatte mit wenigen Duftpapillen.

Im allgemeinen vollzieht sich zunächst die „Bereitschaftserklärung“ und „Werbung“ in der an *Ulomyia* beobachteten Art. Allerdings zeigt das Rütteln des ♂ scheinbar geringere Lebhaftigkeit, weniger Temperament. Das ♀ verhält sich genau wie das ♀ von *Ulomyia*.

Ist das ♀ bereit, so nähert sich das ♂ in der Regel direkt von hinten her, verharret einen Augenblick zitternd dicht am Hinterende des ♀ und schreitet dann sofort zur Begattung, indem es sein Abdomen herumbiegt, das Abdominalende des ♀ umklammert und sich dabei in die dem ♀ abgewandte Richtung dreht.

Es fehlt also die „Umarmung“.

Wohl kommt es dazu, daß bei mangelnder Bereitschaft des ♀, die sich etwa durch Weiterlaufen äußert, das ♂ nachfolgt und immer von neuem zitternd an das Hinterende herantritt, auch wohl einige andere Bewegungen ausführt, indem es sich dem ♀ von vorn oder seitlich nähert oder um dasselbe herumläuft; doch konnte keinerlei Entfaltung des Schmuckes oder besondere Anwendung des Duftapparates beobachtet werden.

Daß eine gewisse stärkere Reizwirkung stattfindet, wenn das ♂ herantritt, kann daraus gefolgert werden, daß das ♀ in diesem Augenblicke oft stärkere Bereitschaft durch wiederholtes Flügelschlagen äußert.

Leider umfassen meine Beobachtungen nur eine beschränkte Zahl von Fällen. Es ist möglich, daß unter gewissen Voraussetzungen Ansätze einer Entfaltung des wenn auch geringen Reizapparates statt haben. Jedoch steht offenbar das Fehlen der „Umarmung“ fest, während sie bei *Ulomyia* nie unterbleibt.

Aus diesen, allerdings noch sehr ergänzungsbedürftigen Beobachtungen lassen sich schon jetzt einige im Folgenden skizzierte Schlußfolgerungen ziehen. Es soll aber dazu bemerkt werden, daß der Versuch, die Entwicklung des Reizapparates zu deuten, nur auf allerdings sehr naheliegenden „Möglichkeiten“ basiert. Ich verweise im übrigen auf meine Ausführungen im 8. Kapitel.

1. Bei der Werbung des ♂, seinen „Bereitschaftserklärungen“, kommt ohne Zweifel nicht allein das Sekret des Epipterygalorganes, sondern auch — neben dem Geschlechtsduft — die Absonderung der eigentlichen Duftorgane als Reizmittel in Betracht. Zwar sind die Duftpapillen des Organes von *trivialis* in der Ruhelage eingesenkt, es darf aber angenommen werden, daß bei dem „Rütteln“ eine Dehnung des Organes erfolgt.

Es bietet sich hier vielleicht ein Fingerzeig, um die Ausbildung der eigentlichen Duftorgane zu erklären. Ich möchte die bei der Annäherung an das ♀ eintretende Steigerung des Blutdruckes im Vorderkörper des ♂ für einen primären Vorgang halten. Durch diesen Blutdruck mag die Bildung von besonderen Duftdrüsen, zu der die Psychodiden offenbar besonders veranlagt sind, gefördert sein. Natürlich haben wir damit noch keine Erklärung für das Entstehen dieser Organe. Jedenfalls scheinen die Duftorgane bei den Psychodiden das zuerst entstandene Reizorgan zu sein.

2. Vermutlich ist das kurze Verharren am Hinterende des ♀ der Vorläufer der „Umarmung“. Während dieses Verharrens, findet wohl eine besondere Funktion der Duftdrüsen, eine stärkere Absonderung von Duftstoff zur Erregung des ♀ statt. Es ist dann

nur anzunehmen, daß — etwa bei großer Sprödigkeit des ♀ und starker Erregtheit des ♂ — ein solches Verharren statt am Hinterende am Vorderende der ♀ Imago erfolgt, um für die Änderung des Instinktes eine gewisse Erklärung zu finden.

3. Das Fehlen von Organen des Berührungsreizes bei *trivialis* in Übereinstimmung mit dem Fehlen der Umarmung läßt — wie bereits früher erwähnt — die Bedeutung dieser Organe deutlich erkennen. Das Bestreben¹⁾, Schmuck- und Duftorgane (besonders letztere) dem ♀ möglichst nahe zu bringen, hat zur „Umarmung“ geführt, womit die Ausbildung von besonderen Organen zur Steigerung des Berührungsreizes Hand in Hand gegangen sein mag.

4. Es ist wahrscheinlich, daß bei den Arten, die zwar hochdifferenzierte Schmuck- und Duftorgane, aber keine Berührungsorgane aufweisen, die Umarmung ebenfalls entweder fehlt oder doch nicht zu dem Grade einer innigen Berührung ausgebildet ist, den *Ulomyia* zeigt. Leider stehen mir bisher keine Beobachtungen darüber zur Verfügung.

III. Die Begattung von *Pericoma deminuens* n. sp.

Als wertvolle Ergänzung zu dem bisher Gesagten kann das Verhalten von *Pericoma deminuens* n. sp. betrachtet werden.

Während *Ulomyia* und *P. trivialis* nahe verwandt sind, gehört *deminuens* zu einer weiter abstehenden Gruppe (*Thelmatoscopus*-Gruppe).

Die Beobachtung an dieser Art — die sich leider nur auf einen einzelnen Fall erstreckt — darf umsomehr Interesse beanspruchen, als bei ihr eine von der bisher betrachteten abweichende Art der Ausbildung des Reizapparates vorliegt.

P. deminuens ♂ zeigt zunächst einen wenn auch nicht auffallenden, so doch deutlich ausgesprochenen Schmuck. Vor allem ist das Mesonotum in der Front mit einem breiten tiefschwarzen Längsband aus kurzen breiten Schuppen versehen, das dem ♀ fehlt, während die Seiten des Mesonotums grauweißlich behaart, die Schulterecken mit sperrig abstehenden weißlichen Haaren besetzt sind. Stirn, Scheitel, Hinterkopf und Taster tragen schwarze Schuppenhaare. Der Scapus ist dorsal mit schwarzen Schuppen, an der Innenseite weißlich bedeckt, vorn mit abgespreizten längeren weißen Haaren versehen. Die folgenden Antennenglieder sind gelblich weiß behaart.

¹⁾ Ich möchte betonen, daß ich damit nicht der Möglichkeit einer „beußten“ Änderung des Instinkts das Wort reden möchte. Es scheint mir außerordentlich schwierig, derartige Änderungen bzw. das Neuauftreten von Instinktäußerungen zu erklären, und bedenklich, morphologische Neuerwerbungen mit ihnen in ursächlichen Zusammenhang zu bringen. Man vergl. meine Ausführungen in Kap. 8 und in m. A. 1922, a.

Eigentliche Duftorgane fehlen! Aber es sind an den Antennen — wie schon früher erwähnt — accessorische Askoidalschläuche vorhanden (Fig. 7).

Besonders auffallend sind schließlich bei *deminuens* die kräftigen langen Stacheln am 4. und 5. Antennenknoten, welche letztere im Zusammenhang damit eine gewisse Deformierung zeigen (Fig. 7).

Die Begattung von *deminuens* verläuft nun auf folgende Weise.

Die Äußerung der Bereitschaft, d. h. die „Werbung“; zeigt insofern eine Abweichung von *Ulomyia*, als das ♂ nicht „rüttelt“, sondern seine Flügel quer vom Körper abspreizt und lebhaft zitternde Bewegungen mit ihnen vollführt. Dies Flügelzittern kann im Sitzen oder Laufen erfolgen, ist bald kürzer, bald länger ausgedehnt.

Wenn das ♂ dem bereiten ♀ nahe kommt, eilt es — mit den Flügeln lebhafter zitternd — an dessen Vorderende, preßt sich auf einen kurzen Moment mit seinem vorderen Körper dicht an den des ♀ und schreitet dann, die Berührung der Körper zunächst möglichst beibehaltend, sich drehend gleich zur Begattung.

Es kommt also zu einer „Umarmung“, bei der allerdings das Herüberlegen des Flügels fortfällt (wenigstens beobachtete ich es nicht), und die Dauer so kurz ist, daß die Bewegungen ohne besondere Pause in einander übergehen.¹⁾

Wir können folgende Schlußfolgerungen ziehen:

1. Das Zittern mit den Flügeln (fast ein Schlagen) bei *deminuens* ist zweifellos mit Duftabsonderung des Epipterygalorganes verbunden. Aber es kann auch angenommen werden, daß der Duft der durch accessorische Schläuche vermehrten Askoidalorgane als Reizduft wirkt, und das Flügelzittern dazu dient, diesen Duft schneller zu verbreiten.

2. Wir können aus dem Verhalten der Imago, der Ausbildung der „Umarmung“, einen weiteren Beweis dafür entnehmen, daß die Askoidalorgane als Duftorgane aufzufassen sind.

3. Das kurze Zeit dauernde Verharren vor dem Augenblick der Umarmung bei *Ulomyia* steht mit der Ausbildung dehnbare Schmuckanhänge, die längere Dauer der Umarmung mit der Ausbildung besonderer dehnbare Duftorgane im Zusammenhang. Bei *deminuens* fällt ersteres ganz fort; die Umarmung ist abgekürzt, weil jene besonderen Duftorgane fehlen. Die Askoidalorgane wirken als Duftorgane während der ganzen „Werbung“, es bedarf keiner besonderen Manipulationen, wie bei den dehnbaren Blasen von *Ulomyia*.

¹⁾ Es ist nicht unwahrscheinlich, daß das Herüberlegen des Flügels bei der Umarmung bei all den Arten nicht stattfindet, die an den Flügeln keine sekundären Merkmale aufweisen, also nur vorhanden ist bei den *Ulomyia*-Arten, bei *Pericoma alispinosa* und der *fusca*-Gruppe. Sollte das in der Tat der Fall sein, so wäre damit ein weiterer, recht interessanter Beweis gegeben sowohl für den innigen Zusammenhang zwischen der Modifikation des Instinktes und der Ausbildung morphologischer Eigentümlichkeiten, als auch für die Bedeutung der betr. Merkmale als Reizmittel.

(deren Papillenplatte eingesenkt ist), um den Duft zur Wirkung zu bringen.

4. Die Berührung (Umarmung) bei *deminuens* steht im Einklang mit der Ausbildung der kräftigen antennalen Stacheln und ist ein neuer Beweis für ihre Bedeutung als Organe des Berührungsreizes.

IV. Die Begattung von *Psychoda alternata* Say (*sexpunctata* Curt.).

Wie schon erwähnt, lassen sich manche *Psychoda*-Arten leicht in größerer Menge züchten, da an geeigneten Plätzen (Abwässer, Mist) ungeheure Massen von Larven sich vorfinden. Am häufigsten scheint *Ps. alternata* zu sein.

Schon Dell (1905) hat die Kopulation dieser Art kurz beschrieben:

„In copulation the male runs alongside the female, stroking her with his antennae, while the wings, antennae and halteres are thrown into spasmodic vibration. The large forceps is then extended directly backwards and the abdomen of the male bent round so that the hinder ends of the two bodies are brought into opposition. The forceps then close upon the body of the female, unless the miss, which not infrequently happens, as the male fly is unable to see what he is doing. In such case the whole manoeuvre is repeated. The males are apparently unable to distinguish which of their companions are females, as they very frequently attempt to copulate with one another“ (p. 294).

Diese Angaben können im wesentlichen bestätigt werden. Vor allem ist es bemerkenswert, daß die ♂♂ eine sehr starke Begier an den Tag legen. Schon bald nach dem Ausschlüpfen beginnen sie unter leichtem Zittern unruhig umherzulaufen. Völlig ausgereift, befinden sie sich fortdauernd im Zustande einer gewissen Erregung, während die ♀♀ meist ruhig sitzen, gewöhnlich an versteckten oder schattigen Plätzen.

Daß die ♂♂ scheinbar nicht erkennen, ob sie ein ♀ vor sich haben, hat wohl darin seinen Grund, daß im Zuchtglase die Anwesenheit einer größeren Zahl von Individuen beider Geschlechter natürlich sehr erschwerend wirkt. Die Geruchsorgane müssen natürlich in etwa versagen, wenn größere Mengen des Geschlechtsduftes vorhanden und der Duft beider Geschlechter gemischt ist. Das Auge kommt für das Erkennen nicht in Betracht.

Die große Erregung und Begierde der ♂♂ macht es daher erklärlich, daß sie oft bei jedem Individuum, dem sie sich nähern, die Kopulation versuchen. Aber sehr häufig kann man auch beobachten, daß das ♂ wie prüfend vor dem Partner verharret und weiterläuft, wenn dieser ein Geschlechtsgenosse ist.

Das Zittern des ♂, bei dem die Flügel etwas gelüftet werden, ist sicher nicht nur ein Ausdruck der Erregung, sondern steht ohne

Zweifel mit der Ausbreitung seines Geschlechts- und Bereitschaftsduftes im Zusammenhang.

Das ♀ äußert seine Bereitschaft in ähnlicher Weise, wie es von *Ulomyia* usw. beschrieben wurde, und zwar durch leichtes, zitterndes Lüften oder Schlagen der Flügel.

Vielleicht ist die Ausbildung der „Bereitschaftsdrüse“ überhaupt durch die Massenentwicklung mancher *Psychoda*-Arten gefördert worden. Es ist aus dem Vorstehenden ersichtlich, daß ein bereites ♀ unter den vielen Art- und Geschlechtsgenossen Gefahr liefe, unberücksichtigt zu bleiben, wenn es nicht die Möglichkeit hätte, seine Bereitschaft in besonderer Weise kund zu geben. Es lockt so gewissermaßen das ♂ herbei.

Ob nicht auch die schon erwähnte Parthenogenese einer *Psychoda spec.* mit der Massenentwicklung im Zusammenhang steht? Man kann bei dieser Art beobachten, daß die Imagines sich mit Vorliebe zusammenscharen und in dichten Gruppen fast dauernd — bis sie zur Eiablage schreiten — in völliger Ruhe dasitzen. Wenn dieser Geselligkeitstrieb der Imagines — der bei den übrigen Arten nicht so stark in die Erscheinung tritt — primär war, so ist die Annahme nicht unberechtigt, daß vielleicht manche ♀♀, trotz Bereitschaftsdrüse oder vielleicht infolge mangelnder Funktion derselben — nicht zur Begattung kamen und unbefruchtete Eier ablegten. Doch verhehle ich mir nicht, daß der Parthenogenese auch andere Ursachen — innerer Art — zugrunde liegen können.

Die Begattung von *Ps. alternata* bietet für unsere Untersuchung im übrigen keine wesentlich neuen Gesichtspunkte. Besondere Reizmittel fehlen dem ♂. Offenbar hat aber das Zittern des ♂ und die damit verbundene vermehrte oder beschleunigte Ausbreitung des Geschlechts- und Bereitschaftsduftes die Bedeutung einer gewissen Reizwirkung.

6. Kapitel.

Aeussere Morphologie der Reizorgane.

Kertész (1903) führt als *Psychodinae* unter den 3 Gattungen *Ulomyia* Walk., *Pericoma* Walk. und *Psychoda* Latr. im ganzen 43 paläarktische Arten auf. Die große Mehrzahl dieser Arten ist von Eaton (1893—98) für England beschrieben worden, während Grünberg (1910) nur 8 deutsche Arten nennt (exkl. Gen. *Psychoda*). Tonnoir (1919/20) hat für Belgien bereits mehr als 60 Arten festgestellt. Etwa die gleiche Zahl umfaßt bis jetzt auch meine Sammlung deutscher Arten; da unter diesen viele neue sind, erhöht sich die Gesamtzahl für die paläarktische Fauna erheblich und wird zweifellos noch weiter zunehmen, wenn dieser interessanten Dipterenfamilie ein größeres Interesse als bisher zugewandt wird.

Bereits Eaton hat erkannt, daß die bisherigen Gattungsbegriffe zu einem natürlichen System nicht ausreichen, und eine schärfere Gliederung nötig sei. Sein Versuch (1904), diese durchzuführen, ist leider nicht zur Vollendung gediehen.

Einige der von Eaton vorgeschlagenen neuen Gattungsnamen sollen im nachfolgenden zur Anwendung kommen. Im übrigen begnüge ich mich hier damit, die Arten nach morphologischen Merkmalen insbesondere der Reizorgane zu Gruppen zusammenzustellen. Erst nach Abschluß der Bearbeitung der Larven und Puppen wird die Möglichkeit gegeben sein, eine nähere Zusammengehörigkeit der Arten mit Sicherheit festzustellen.

Verzeichnis der Arten.¹⁾

In der nachfolgenden Liste der mit sexuellen Reizorganen versehenen Arten bezeichnen: S = Schmuckorgane; D = Duftorgane; B = Berührungsorgane; () = schwach ausgebildet; ? = ungewiß; — = fehlend. * = nicht von mir untersucht (Angaben darüber fußen auf den Beobachtungen von Tonnoir oder auch Eaton).

Für manche Arten muß das Vorhandensein des einen oder anderen Reizorganes als ungewiß gelten, da entweder für eine eingehende Untersuchung das Material nicht reichte, oder nicht entschieden werden konnte, ob und in welchem Maße etwa Schuppen, Haare, Stacheln, antennale Anhänge usw. der betreffenden Art im Dienste einer Reizfunktion stehen.

Auch hinsichtlich der Bezeichnung — = fehlend ist zu bemerken, daß weitere Untersuchungen nötig sind und vielleicht in manchen Fällen andere Resultate bringen werden.

Die Arten mit besonders hochdifferenziertem Reizapparat sind durch Sperrdruck hervorgehoben.

Genus *Ulomyia* Walk.

<i>U. fuliginosa</i> Meig.	S	D	B
<i>U. plumata</i> Tonn.	S	D	B?
<i>U. incurva</i> n. sp.	S	D	B?
(<i>Pericoma</i>) <i>undulata</i> Tonn.*	S	D	B?

Genus *Pericoma* Walk.

<i>nubila</i> -Gruppe	{	<i>P. nubila</i> Meig.-.	S	D	B
		<i>P. trivialis</i> Eaton	(S)	D	—
<i>cognata</i> -Gruppe	{	<i>P. cognata</i> Eaton	S	D	—
		<i>P. patagiata</i> n. sp.	S	D	(B)
		<i>P. annulata</i> Tonn.*	S	?	?
<i>palustris</i> -Gruppe	{	<i>P. palustris</i> Meig.	S	D	—
		<i>P. gracilis</i> Eaton	S	D	—
		<i>P. alispinosa</i> n. sp.	S	D	B
<i>Clytocerus</i> Eaton	{	<i>ocellaris</i> Meig.	(S)	D	(B?)
		<i>Dalii</i> Eaton	(S)	D	(B?)
		<i>rivosa</i> Tonn.*	(S)	D	(B?)
		<i>sordescens</i> n. sp.	(S)	D	(B?)

¹⁾ Die genauere Beschreibung der in diesen Untersuchungen genannten neuen Arten wird demnächst in dieser Zeitschrift erfolgen.

Schöpfe bilden. Bei *incurva* und *undulata* sind die schwarzen Schuppen dorsal teilweise von breiten weißen Haaren bedeckt. Die Anhänge sind hohl und können durch Blutdruck zu beträchtlicher Länge ausgedehnt und aufgerichtet werden, wobei die Schuppenhaare sich nach vorn und seitwärts spreizen. Bei *fuliginosa* findet sich unter den meist ziemlich breiten Schuppenhaaren des Anhangs eine Gruppe

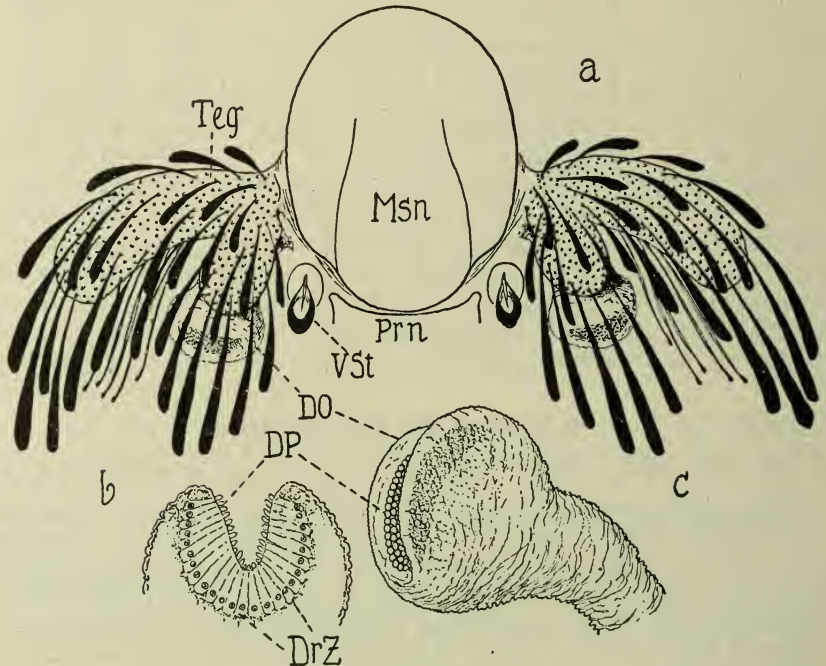


Fig. 18. Tegulae und Duftorgane von *Ulomyia fuliginosa* Meig. ♂. a) von oben gesehen, total; b) Teil eines Querschnittes, b) Gesamtansicht der Duftblase, stärker vergrößert. DrZ = Drüsenzellen.

dünnere, aber scheinbar starrer Haare, die an den Enden knopfartig verdickt sind. Solche geknöpften Haare fehlen bei *incurva*; dagegen sind hier die Schuppen an der Spitze des vorderen Lappens starrer, dünner und zugespitzt.

Als Schmuck sind weiterhin die Abweichungen zu deuten, die bei allen Arten die Flügel der Männchen aufweisen. Bei *fuliginosa* und *plumata* findet sich die sogenannte „Flügelblase“ (Fig. 17). Wie schon angedeutet, handelt es sich um eine Faltung, die wohl durch eine auf einen bestimmten Teil der Flügelfläche beschränkte Flächenausdehnung hervorgerufen ist. Es erheben sich dicht hinter der mittleren Basalzelle, vor der Flügelmitte, mehrere Längsadern (M_1 , Cu_1 und Cu_2) dorsalwärts bogig über die Ebene des Flügels, sich dabei nach vorn wendend, während der hintere Radialis-Ast stark nach hinten ausbiegt. Es entsteht so ein nach unten halb offener Hohlraum, dessen Wirkung

durch im Bereich der Blase dicht angeordnete breite schwarze Schuppenhaare erhöht wird. Etwa vom Ende der mittleren Basalzelle ausgehend erstreckt sich ein Schopf aus weißlichem Haar über den proximalen Teil der Blase hin.

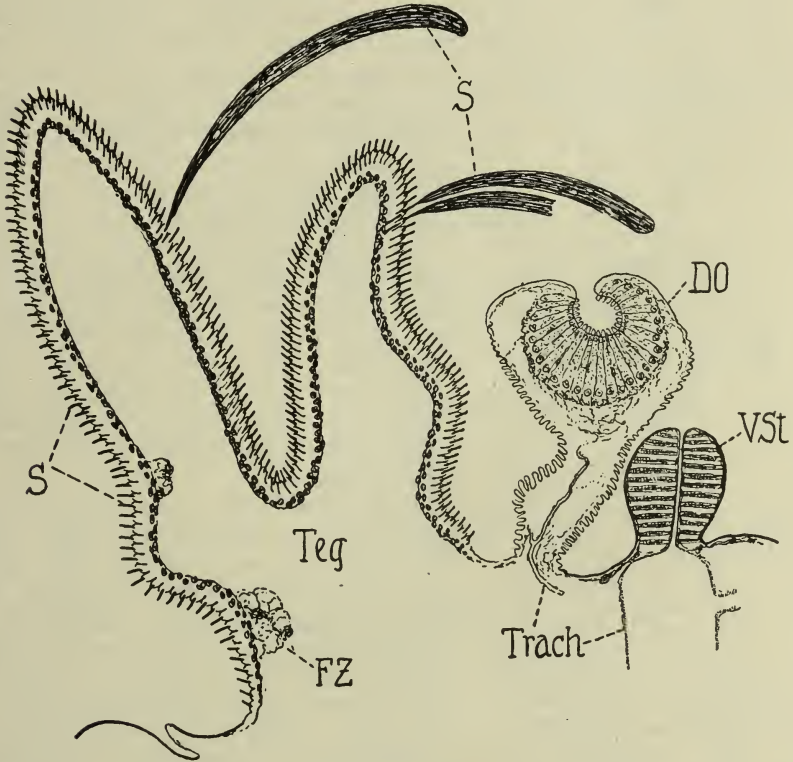


Fig. 19. Querschnitt durch Tégula u. Duftorgan der linken Seite von *Ulomyia fuliginosa* Meig., ♂. Vergr. 300 ×. S = Schuppen, FZ = Fettzellen.

Der Flügel von *plumata* ♂ hat außer dieser „Blase“ noch „un long plumet de poils blanchâtres, inseré au bord antérieur, près de la base et recourbé vers la dessous de l'aile, le côté formant en cet endroit un angle saillant“ (T., 1920, p. 187).

Die Flügel von *incurva* und *undulata* entbehren der Flügelblase. Dafür ist die bei *plumata* anscheinend angedeutete Deformierung des vorderen Flügelrandes bei diesen Arten sehr stark ausgeprägt. Der verdickte Vorderrand im Bereich von Sc ist bei *incurva* ♂ leicht nach außen gebogen und hinter dem Ende von Sc stark nach innen eingebuchtet. Die tiefste Stelle dieser Einbuchtung liegt etwas vor der Radialis-Gabel in der Nähe der vorderen Radialis (Fig. 21). Der verdickte Randteil vor der Einbuchtung trägt einen dichten Busch

langer gelblich weißer Haare, die in der Richtung des Flügels nach vorn gestreckt, zum Teil über die Einbuchtung hinweg reichen, den Raum in etwa ausfüllend. Der aufsteigende Schenkel der Einbuchtung ist mit kurzen Fransenhaaren besetzt, deren obere in der Richtung des Flügels gekrümmt, während die unteren nach der Basis zu gespreizt sind. Bei *P. undulata* scheinen ähnliche Verhältnisse vorzuliegen.

Außer den erwähnten besonders auffallenden Schmuckabzeichen tragen die Männchen dieser Arten auch sonst lebhaftere Schmuckfärbung zur Schau. Bei *fuliginosa* ♂ sind Stirn, Scheitel und vorderes Mesonotum schneeweiß behaart im Gegensatz zu glänzend schwarzer Behaarung an anderen Stellen, besonders an den vorderen Hüften und Oberschenkeln; die gelblich weißen Stirnhaare von *incurva* ♂ sind hinten durch schwarze Haare bedeckt, Hinterkopf und vorderes Mesonotum tragen schneeweiße Haare.

2. Das Duftorgan dieser Arten (Fig. 18; 19) besteht aus einer zart-häutigen gestielten Blase, die unter den schuppenbedeckten Lappen der Tegula geborgen liegt. Die Basis des Stieles schließt sich dicht an die vordere untere Basis der Tegula an (Fig. 19). Die fast kugelige Blase ist nach vorn gerichtet, sodaß sie unter den Schuppen der Tegula etwas hervorragt. Stiel und Blase zeigen eine stark gefaltete Kutikula. An ihrer distalen Wölbung ist die Blase lippenförmig eingesenkt und in dieser Einsenkung mit einer Papillenplatte versehen, deren Ausdehnung fast den Durchmesser der Blase erreicht. Die

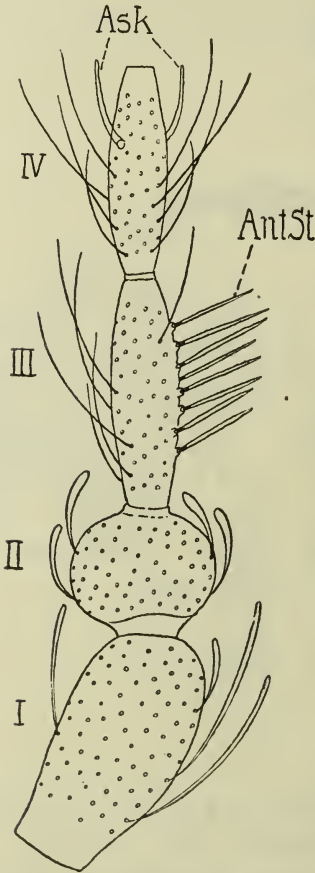


Fig. 20. I.—IV. Antennenglied v. *Ulomyia fulig.*, ♂. Vergr. 260 ×.

Papillen stellen kleine, bläschenförmige Erhebungen dar, die je dem distalen Ende einer langgestreckten, senkrecht zur Oberfläche im Innern der Blase gelegenen Drüsenzelle entsprechen (Fig. 18; 19). Die zarte Kutikula der Bläschen zeigt keine Öffnungen. Die großen Drüsenzellen, deren Kerne basal liegen, bilden eine kompakte Masse im distalen Teil der Blase. Abgesehen von zarten Tracheen- und Nervenästen sind im übrigen Stiel und Blase hohl; die starken Falten lassen auf eine bedeutende Dehnbarkeit schließen. Vermutlich wird durch den Blutdruck zugleich die Sekretion des Duftstoffes gefördert.

3. Als Organe des Berührungszweizes sind die kräftigen, mäßig langen und spitzen Stacheln zu deuten, die in größerer Anzahl dorso-lateral auf dem dritten Antennenknoten von *fuliginosa* ♂ sich vorfinden (Fig. 20). Bei *incurva* ist die Behaarung der Antennen normal, vielleicht dürften hier die kurzen starren gespreizten Haare am Vorderende des Flügels im Bereich des aufsteigenden Schenkels des Einbiegungswinkels für die Vermittelung oder Erhöhung eines Berührungszweizes in Betracht kommen. Ob auch die geknöpften bzw. zugespitzten Haare der Tegulae von *fuliginosa* und *incurva* eine ähnliche Bedeutung haben, ist nicht mit Sicherheit zu entscheiden.

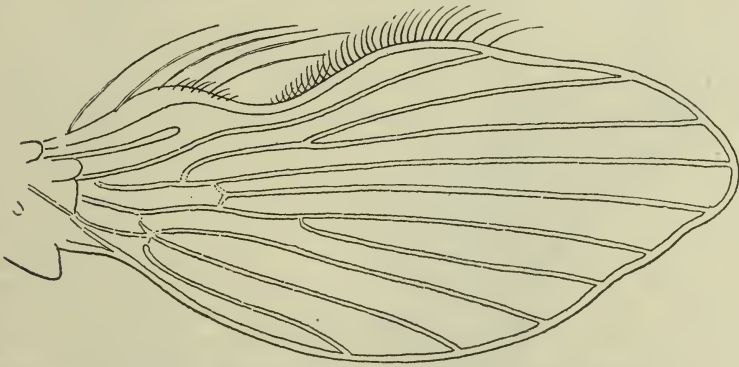


Fig. 21. Flügel von *Ulomyia incurva* n. sp. Vergr. etwa 40 ×.

II. Reizorgane der „nubila“-Gruppe.

(*Pericoma nubila* Meigen, *trivialis* Eaton.)

Diese beiden Arten zeigen von den *Pericomiden* die nächste Verwandtschaft mit *Ulomyia*. Ob die von mir untersuchte *nubila*, deren Reizorgane im folgenden geschildert werden, wirklich mit der Meigen'schen Art, die Eaton näher beschrieben hat, identisch ist, könnte fast zweifelhaft erscheinen. Die allgemeine Färbung stimmt mit der Schilderung Eatons überein. Aber weder Eaton noch auch Tonnoir erwähnen den Stirnanhang, die Deformierung der Taster und Verdickung der vorderen Tibien, Merkmale, die eigentlich nicht gut übersehen werden können. Ich erhielt diese Art bisher nur aus den „Baumbergen“ in der Nähe von Münster i. W. und aus der Holsteinischen Schweiz (Ugleisee) durch Aufzucht von Larven. In beiden Fällen zusammen mit *trivialis*, die überall gemein ist. Die ♀♀ beider Arten, wie auch die Larven, sind kaum zu unterscheiden.

1. Das durch die starke Behaarung des vorderen Körpers bedeutend größer als das an sich fast gleich große ♂ von *trivialis* erscheinende *nubila*-♂ ist sehr auffallend durch plastische Bildungen und Kontrastfärbung geschmückt. Gerade diese Art beseitigt allen Zweifel daran, daß es sich in der Tat um einen Schmuck „for erotic display“ (Eaton) handelt (Fig. 15).

Die Tegula ist ziemlich umfangreich, aber nur einlappig. Der basale Teil ist dorsal durch stärkere Chitinisierung versteift und bildet eine bogige, etwas schräg nach hinten geneigte Epaulette, an die sich der weichhäutige und dehnbare Teil in Form eines länglichen, distal gerundeten Lappens anschließt. Die Behaarung der Tegula besteht aus einem pinselig etwas nach vorn gerichteten Busch sehr langer weißer Schuppenhaare, der von erst längeren, dunklen, weiter dorsal kurzen, breiten, glänzend schwarzen Schuppen bedeckt ist.

Einen weiteren auffallenden Schmuck stellt bei *nubila* der große Stirnanhang dar. Es ist dies, von vorn betrachtet, eine breite, mit einem längeren mittleren und je einem kurzen seitlichen Zipfel versehene, basal stielartig verschmälerte Blase, die ebenso, wie die Tegula, hohl und dehnbar ist und im aufgeblähten Zustande mindestens die halbe Antennenlänge erreicht (Fig. 16a). Der Anhang trägt nach vorn breite schneeweiße Schuppenhaare, die in der Regel einen zugespitzten, aufgerichteten Haarbusch bilden (Fig. 22). Ein Teil der weißen, distalwärts längeren Haare ist auch oft bogig nach vorn gewandt, in anderen Fällen der Haarbusch mehr seitwärts verbreitert, gespreizt und fast zweizipfelig. Er wird von hinten bedeckt durch einen doppelten Busch von glänzend schwarzen Schuppenhaaren, die seitlich den weißen Haarbusch überragen und gewissermaßen einrahmen. Die schwarzen Schuppen sind dorsal wieder von je einem schmalen Streifen weißer Haare bedeckt. Bei der Dehnung des Anhangs werden sich vermutlich alle diese Haare sperrig auseinander spreizen.

Auch Antenne und Taster sind bei *nubila* in auffallendem Maße an der Ausschmückung beteiligt (Fig. 22). Die Innenseite der ersten 7 Antennenglieder trägt breite, schwarze Schuppenhaare, die an den ersten beiden Gliedern kürzer und anliegend, bei den folgenden langgestielt und bogig abstehend, besonders dicht am 4. und 5. Glied angeordnet sind. Am 6. und 7. Glied treten allmählich gewöhnliche Wirtelhaare an die Stelle der Schuppen. Die Haare oder Stacheln an der Außenseite der Glieder werden nachher zu erwähnen sein. Sie sind hell gefärbt.

An den Tastern sind das 1. und 2. Glied, besonders letzteres, auffallend verdickt und an der Unterseite mit einem dichter behaarten starken Buckel versehen. Die Behaarung der Glieder 1—3 besteht aus glänzend schwarzen, meist angelegten Schuppenhaaren, die Wölbungen der Ventralseite an 1 und 2 sind mit je einem Busch sperrig abstehender langer, gelblicher Haare ausgestattet.

Der Hinterkopf trägt ebenfalls glänzend schwarze Schuppenhaare, die nach beiden Seiten gescheitelt sind und fast wie Federn eines Vogels erscheinen. Auch das Pronotum ist mit ähnlichen, nach vorn gespreizten, schwarzen Schuppen versehen.

Besonders charakteristisch ist die Behaarung des Mesonotums. Der vordere Abschnitt ist dicht mit kurzen, breiten, glänzend schwarzen Schuppenhaaren bedeckt (Fig. 15), die eine fast samtartige Fläche bilden. Nach hinten werden diese „gestutzten“ Haare durch einen bogigen Kamm längerer, abstehender, dunkler Haare umsäumt, hinter

dem ein breiterer Kamm von helleren, gelblich-braunen Haaren folgt. Durch den dunklen Kamm erscheint das Mesonotum von vorn gesehen sehr breit, von der Seite betrachtet fast senkrecht aufstrebend. Es ist so gewissermaßen ein dunkler Hintergrund geschaffen, vor dem der schneeweiße Stirnschmuck umso auffallender wirkt. Von oben sieht der Vorderkörper breit eckig aus, woran die Imago leicht erkannt werden kann.

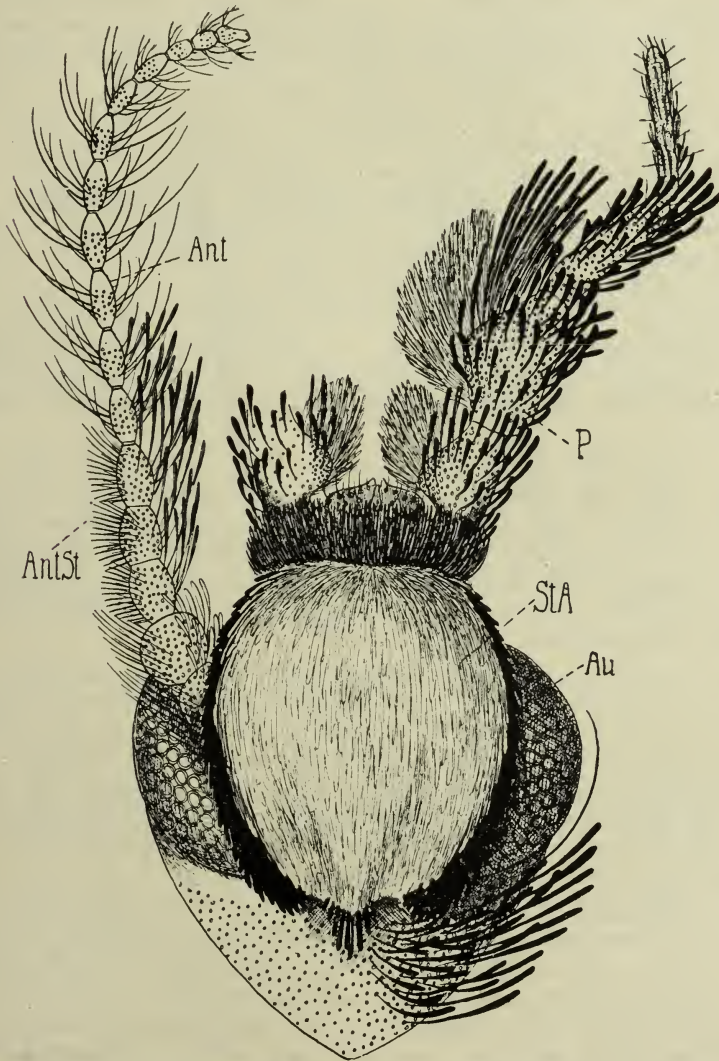


Fig. 22. Kopf von *Pericoma nubila* Meig., ♂. Rechte Antenne u. linker Taster sind nicht ausgezeichnet. Vergr. etwa 100 \times . Au = Auge, StA = Stirnanhang (in Wirklichkeit mehr aufgerichtet).

Schließlich ist auch das vordere Beinpaar für die Ausschmückung der Frontalansicht in Anspruch genommen. Die Hüften und Oberschenkel sind dicht und glänzend schwarz beschuppt, die letzteren tragen vor ihrem Ende an der Innenseite einen abstehenden Busch schneeweißer Haare. Die Tibien sind verdickt, außen mit schwarzen, an der Innenseite und Spitze mit weißen Schuppen bedeckt.

Das ♂ von *P. trivialis* ist in jeder Hinsicht gewissermaßen eine minderwertige Ausgabe von *nubila*, zweifellos seine Stammform. Die Tegula ist kleiner, ihre Behaarung besteht aus nur wenigen weiblichen, meist gelblichen, dorsalwärts dunkel gemischten, nicht sehr breiten Schuppen. Der Stirnanhang (Fig. 16b) ist klein, wenig auffallend, distal gerundet, bisweilen anscheinend ganz fehlend. Er trägt mehr dunkle als helle Haare, letztere sind nur bisweilen vorn mitten etwas dichter und zu einem schwachen weiblichen Schopf vereinigt, der auch sehr oft scheinbar fehlt. An den Antennenknoten 3—7 fehlen auffallende Schuppenhaare, wie sie *nubila* aufweist. Die basalen Tasterglieder sind schwarz beschuppt, aber nicht oder sehr wenig verdickt, die Unterseite, besonders des 2. Gliedes, trägt längere, abstehende, schwärzliche Schuppen. An der normal behaarten Vorderbrust ist außer einem gelblichen Haarschopf über dem Kopf die Färbung der Haare mehr oder weniger dunkelbraun, der Färbung bei dem ♀ ähnlich.

2. Das Duftorgan von *P. nubila* (Fig. 15) ist nach Lage und Gestalt dem von *Uromyia* sehr ähnlich, aber distal nicht so stark blasig erweitert und mit kleinerer Papillenplatte versehen, welche wie bei *Uromyia* gefaltet und in den Anhang eingesenkt ist. Bei *trivialis* ist das Organ wesentlich kleiner, distal kaum verbreitert; die Papillenplatte ebenfalls entsprechend kleiner und nur mit verhältnismäßig wenigen Duftpapillen besetzt.

Der Durchmesser des Duftorganes von *nubila* beträgt etwa 60 μ an seiner breitesten Stelle. Der Anhang ist bei *nubila* und *trivialis*, ebenso wie bei *Uromyia*, zarthäutig und stark faltig. Von der distalen Einsenkung ist im Präparat in der Regel nichts zu erkennen, die Papillenplatte liegt scheinbar tief im Innern des Anhangs. Es ist so ein nutzloses Entweichen des Duftstoffes verhindert; erst durch die Dehnung des Anhangs wird die Papillenplatte hervorgestülpt und das Sekret zur Ausscheidung gebracht.

3. Während bei *Ul. fuliginosa* nur das 3. Antennenglied mit Stacheln versehen ist, finden sich bei *nubila* ♂ solche sehr zahlreich auch an den beiden folgenden Gliedern (Fig. 22). Diese 3 Glieder sind etwas verdickt und mit einander verwachsen. Die Stacheln sind von gleicher Länge, kürzer als die Wirtelhaare. An Scapus und Pedicellus findet sich die Innenseite mit breiten Schuppenhaaren, die Außenseite mit dünnen, teilweise stachelartigen Haaren besetzt.

Bei *trivialis* fehlen die Stacheln (vergl. oben Seite 74).

III. Reizorgane der „cognata“-Gruppe.

(*P. cognata* Eaton, *patagiata* n. sp., *annulata* Tonn.)

Bereits von Eaton (1893, p. 121) ist der eigenartige Schmuckanhang von *P. cognata* mit der Bemerkung angedeutet: „anterior spiracular appendages of the ♂ thorax furnished each with a long curved lock of hair.“ Tonnoir beschreibt eine anscheinend nahe verwandte Art, *P. annulata*; beide Arten haben nach Tonnoir (1919, p. 16) „sur la membrane arthrodiiale entre le thorax et la tête, de chaque côté en dessous des épaules une vésicule dilatatable dans une très large

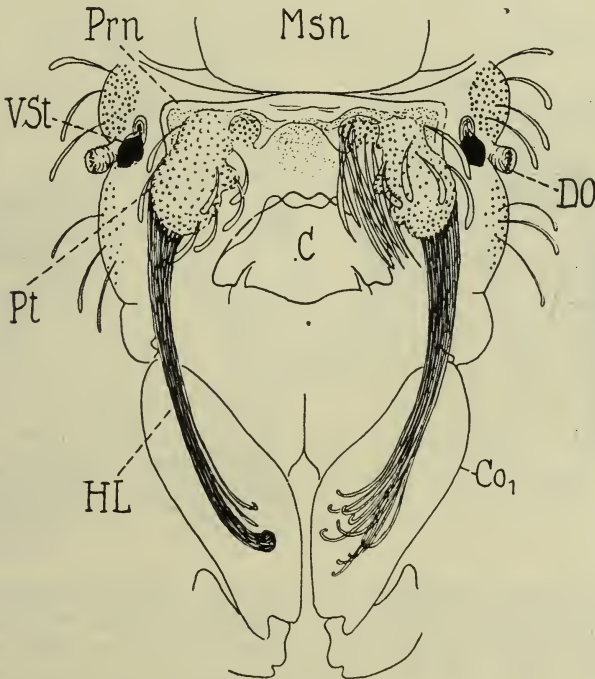


Fig. 23. Schmuck- und Duftorgane von *Pericoma cognata* Eaton ♂, von vorn, Vergr. etwa 75 ×. C = Ansatzstelle des Kopfes, HL = Haarlocke.

measure, chez *P. cognata* elle est recouverte par une touffe de très longs poils.“ Da ich *annulata* nicht untersucht habe, kann ich im folgenden nur den Reizapparat von *cognata* und einer neuen Art, *patagiata*, näher beschreiben.

Auf die prothorakalen Schmuckanhänge von *cognata* wies ich schon in meiner früheren Mitteilung (1920, p. 284) kurz hin, wobei es mir noch unsicher war, ob es sich wirklich um *cognata* handelte. Diese Zweifel sind inzwischen behoben, außerdem aber die eigentlichen „Duftorgane“ gefunden, die damals meiner Beobachtung entgangen waren und auch von Eaton und Tonnoir nicht erwähnt sind.

1. Die Schmuckanhänge — Patagia (vergl. oben Seite 86) — dieser Arten gehören dem Prothorax und zwar dem tergalen Bezirke desselben (Pronotum) an (Fig. 23—27).

Bei *cognata* (Fig. 23; 24) liegen die Patagia zu beiden Seiten des Pronotums, vor den Vorderstigen, als sackförmige, an der medianen Seite mit 2 kleinen Vorwulstungen versehene und mit breiten weißen Schuppenhaaren dicht bedeckte Anhänge, deren Kutikula zart und faltig ist. Von der lateralen Rückseite eines jeden Anhangs geht ein Bündel langer, bis über die Mitte der vorderen Hüftglieder reichender

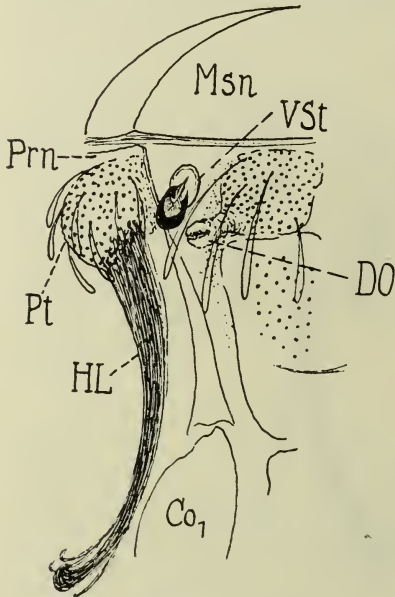


Fig. 24. Schmuck- u. Duftorgane v. *Pericoma cognata* Eaton ♂, von der Seite. Vergl. Fig. 23.

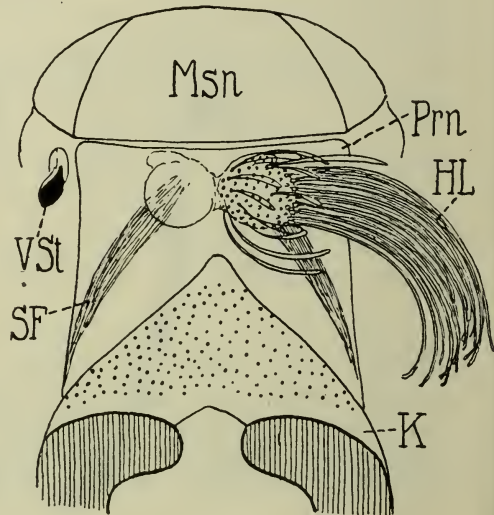


Fig. 25. *Pericoma patagiata* n. sp. ♂, Thorax von vorn. Vergr. etwa 120 ×. HL = Haarlocke, SF = Stützfalten.

dunkler Haare aus, die meist wie eine Locke dicht zusammengelegt und am Ende hakig umgebogen sind. Ich sprach damals die Vermutung aus, daß diese Haare Drüsen- bzw. Dufthaare seien. Da aber besondere Duftorgane vorhanden sind, darf es als wahrscheinlich gelten, daß es sich nur um Schmuckhaare handelt, obgleich es bisweilen scheint, als ob die Haare zusammenklebten, also von irgend einer Ausscheidung bedeckt seien. Ich wies darauf hin, daß diese Haare röhrenförmig und an der Basis verstärkt sind, und daß sie bei dem Versuch, sie zu entfernen, nicht wie andere Haare sich an der Basis ablösen, sondern mehr nach der Mitte zu brechen. Sie sind also scheinbar sehr fest inseriert und spröde (starr). Das deutet darauf hin, daß sie bei der Dehnung der Patagia aufgerichtet und gespreizt werden, was bei derartig langen Haaren eine gewisse Festigkeit besonders der Basis

voraussetzt. Ich habe leider bei *cognata* die Funktion der Patagia nicht beobachten können, schließe aber aus einem Befunde an *patagiata*, daß sie zu großen, ballonartigen, aufwärts gerichteten Blasen ausgedehnt werden können. Median von der Basis der Patagia, an sie anschließend, findet sich bei *cognata* je eine kleine, von einer Hautfalte des Pronotums teilweise überdeckte Grube mit langen, geraden und breiten weißen Schuppen. Sie wird mit der Dehnbarkeit der Anhänge im Zusammenhang stehen.

Die Anhänge von *patagiata* (Fig. 25—27) sind denen von *cognata* sehr ähnlich, aber ihre Ansatzstellen liegen dicht nebeneinander über dem Kopfe, nahe dem dorsalen Rande des Pronotums (Fig. 25). Der Durchmesser eines Anhangs in der Ruhelage beträgt etwa $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{5}$ der Breite des Pronotums. Wie bei *cognata*, ist auch hier die zarte und gefaltete Kutikula der Patagia dicht mit breiten Schuppenhaaren besetzt, und ebenfalls der laterale Rand, und die Rückseite mit einer Locke sehr stark verlängerter Haare versehen, deren Basis verstärkt und kappenartig von einem Kutikularwulst umfaßt wird. Die glänzend weißen Haarlocken bilden in der Ruhelage einen halben Kreisbogen über der Kopfansatzstelle.

Von der unteren Basis der Anhänge ausgehend, zieht sich schräg seitwärts nach unten ein aus Falten der Kutikula bestehender Streifen. Die Falten haben wohl den Zweck, die im übrigen zarte Prothorakalhaut zu versteifen und als Stütze für die Patagia zu dienen.

Ich habe auch bei *patagiata* die Dehnung der Patagia nicht direkt beobachtet, aber in einem Präparat Andeutungen dafür gefunden, zu welcher Größe sie aufgeblasen werden können. Die Figur 27 zeigt, daß ihre Ausdehnung in diesem Zustande etwa das 5fache des gewöhnlichen Durchmessers beträgt. Mit den langen gespreizten Haaren bilden sie so einen außerordentlich wirksamen Schmuck.

Am Mesothorax ist bei diesen Arten der obere Abschnitt der vorderen Mesopleuren, der der Tegula entspricht und daher als Tegularplatte bezeichnet werden mag, abgegrenzt, schwach vorgewölbt und mit Schuppenhaaren besetzt.

Als weiterer Schmuck kann die schneeweiße Färbung der Behaarung an Kopf und Mesonotum von *cognata* ♂ gelten, da das ♀ dort matt gelblich gefärbt ist. Auch bei *patagiata* ♂ sind Kopf und

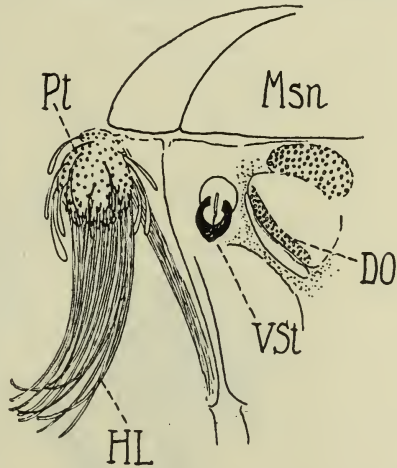


Fig. 26. *Pericoma patagiata* n. sp. ♂, Schmuck- und Duftorgane von der Seite. Vergl. Fig. 25.

Vorderbrust schneeweiß behaart, das ♀ habe ich bisher lebend nicht beobachtet, besitze auch kein Trockenexemplar.

2. Das Duftorgan von *P. cognata* ist am meisten dem von *trivialis* ähnlich. Es besteht aus einem stark faltigen, abstehenden, nach vorn gerichteten, kurz gestielten oder länglichen Bläschen, das distal eine nur wenig eingesenkte Papillenplatte trägt (Fig. 24). Das Organ liegt an der vorderen unteren Ecke des Tegularwulstes und kann wegen seiner Durchsichtigkeit im Präparat leicht übersehen werden.

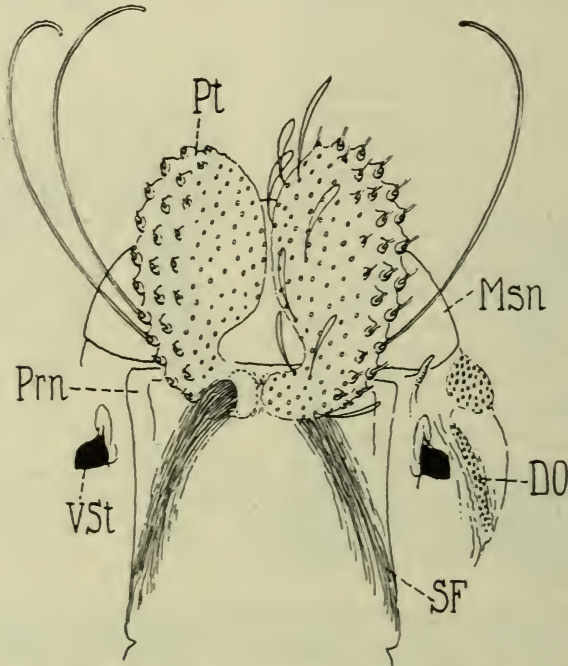


Fig. 27. *Pericoma patagiata* n. sp. ♂. Schmuck- u. Duftorgane von vorn. Die Patagia sind gedehnt und aufgerichtet. Vergl. Fig. 25.

Bei *patagiata* (Fig. 26; 27) ist das Duftorgan wesentlich anders gebaut. Der Tegularwulst ist bei dieser Art sehr klein, länglich-elliptisch; an ihn schließt sich ventralwärts eine unbehaarte, schwach gewölbte, fast dreieckige Platte an, deren nach vorn unten gerichtete Seite eine Einfaltung zeigt. In dieser Falte liegen — wie man bei einem gut durchsichtigen Präparat erkennen kann, der Länge der Falte entsprechend mehrere Reihen von Duftpapillen. Wahrscheinlich wird durch Blutdruck die Falte ausgestülpt.

Welche Verhältnisse bei *annulata* vorliegen, ist mir unbekannt; Tonnoir erwähnt nichts näheres über Organe, die etwa als Duftorgane gedeutet werden könnten.

3. Organe des Berührungsreizes konnten bei *cognata* nicht festgestellt werden. *P. patagiata* besitzt dagegen am 3. Antennenglied außen einige kräftige gebogene Stacheln; auch an den folgenden Gliedern, allmählich zu gewöhnlichen Wirtelhaaren übergehend, sind einige Haare der Außenseite stachelartig oder doch kräftiger als die übrigen Haare. Das 3. und 4. Glied, bisweilen auch 3.—5., sind im Verhältnis zu den andern abnehmend verdickt und etwas verwachsen; auch bei *annulata* sind nach Tonnoir diese 3 Glieder „presque complètement soudées ensemble“ (1919, p. 9).

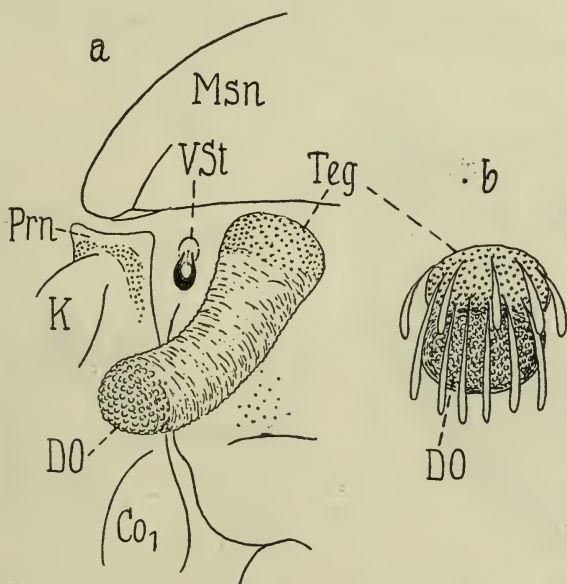


Fig. 28. a) Vorderer Thorax *Pericoma gracilis* Eaton ♂, lateral. Die Tegula ist halb ausgestreckt. Vergr. etwa 95 ×. b) Tegula von *P. gracilis* im Ruhezustande.

Immerhin sind bei dieser Gruppe Stachelbildungen — wie auch Duftorgane — nicht in auffallender Weise ausgebildet. Der Schwerpunkt der sexuellen Reizwirkung scheint in den Patagia mit ihren Haarlocken zu liegen. Die Begattung habe ich leider nicht beobachten können, da die Arten ziemlich selten sind.

IV. Reizorgane der „palustris“-Gruppe.

(*P. palustris* Meigen, *gracilis* Eaton, *alispinosa* n. sp.).

Eaton hat zunächst *palustris* und *gracilis* zu verschiedenen Sektionen gestellt, später jedoch ihre Zusammengehörigkeit erkannt. Ob die von ihm verwendeten Artkennzeichen wirklich eindeutig sind, erscheint mir fraglich. Vermutlich gehören in diese Gruppe eine Anzahl von Arten, deren Unterschiede in der Färbung sehr gering sind. Die

Duftorgane der ♂♂ können daher als wertvoll für die Unterscheidung der Arten gelten.

Von *gracilis* bemerkt Eaton (1895, p. 247): „In the same sex [♂], anterior to the tegulae and on the site of the pupal spiracle, is a small whitish tickened circular disc covered over by a rounded tuft of arched white hair.“ Die Bedeutung dieses Gebildes hat Eaton also nicht erkannt. Tonnoir hat bei *palustris* den mesothorakalen Anhang festgestellt und erwähnt, „que sa cuticule est mince et lisse sauf à l'extrémité qui est densément parsemée de petites papilles“ (1919, p. 17). Im folgenden sind die Organe von *palustris*, *gracilis* und *alispinosa* beschrieben.

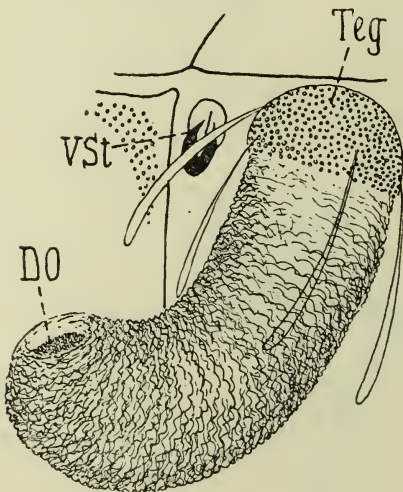


Fig. 29. Tegula von *Pericoma palustris* Meig. ♂, halb ausgestreckt. Vergr. etwa 120 ×.

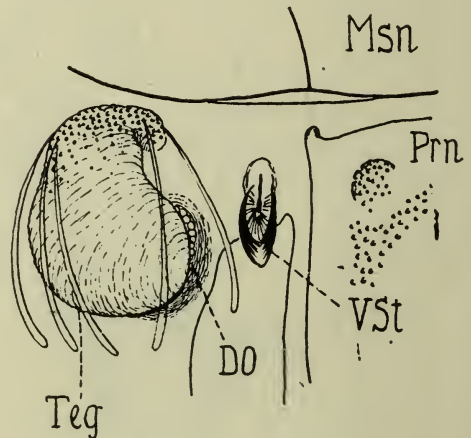


Fig. 30. Tegula und Duftorgan von *Pericoma alispinosa* n. sp. ♂, in der Ruhelage, schräg von vorn. Vergr. etwa 135 ×.

1. Der dehnbare Schmuckanhang dieser Arten ist der Tegula von *Ulomyia* homolog, unterscheidet sich aber in seiner Ausbildung wesentlich von den bisher betrachteten Tegula-Formen. Bei *palustris* und *gracilis* trägt der Anhang an der Spitze die Duftpapillen, nur *alispinosa* hat eine gesondert gelegene Papillenplatte. Bei allen drei Arten ist der größte Teil des Anhangs unbehaart.

Die Tegula von *alispinosa* (Fig. 30; 31) ist im proximalen Teil dorsal dicht mit langen weißen Schuppenhaaren besetzt; sie bildet im übrigen einen stark gefalteten, zarthäutigen Sack, der in der Ruhelage, unter den weißen Schuppen versteckt, etwas schräg nach vorn herabgebogen ist und sich auf die Duftpapillenplatte legt (Fig. 30). Die Tegula kann so stark ausgedehnt werden, daß ihre Länge erheblich mehr als Körperbreite beträgt, und steht in diesem Zustande etwa

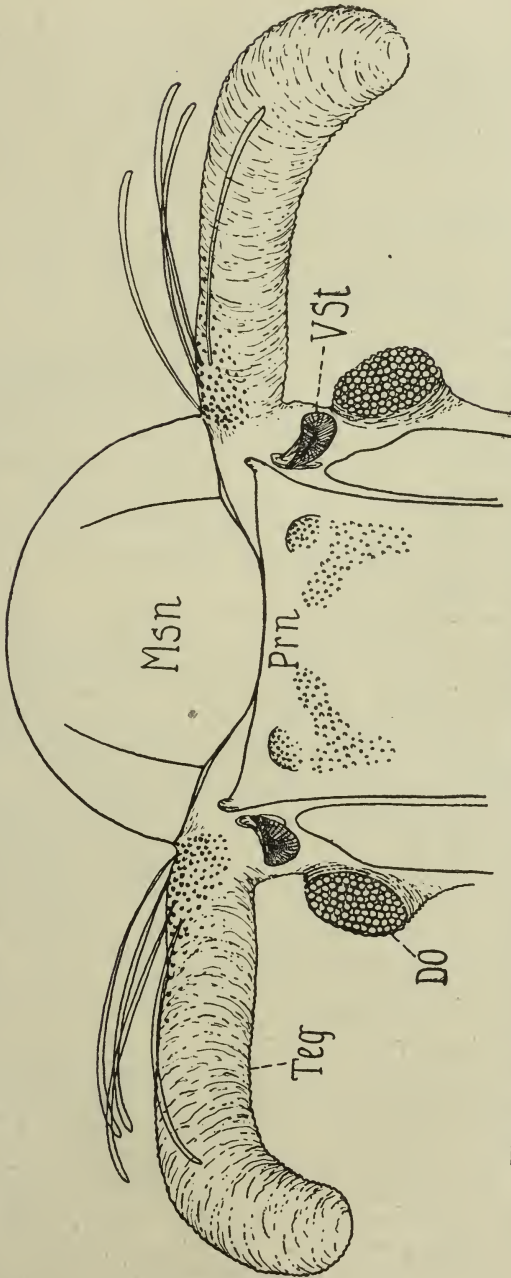


Fig. 31. Vorderer Thorax von *Pericoma alispinosa* n. sp. ♂, von vorn. Die Tegulae sind gedehnt und vom Körper abgespreizt. Vergr. etwa 135 ×.

horizontal vom Körper ab, durch ihre helle Färbung einen wirksamen Schmuck bildend.

Bei *palustris* (Fig. 29) und *gracilis* (Fig. 28) ist der Anhang im allgemeinen ähnlich gebildet, doch ist bei diesen Arten der schuppentragende basale Teil deutlicher abgesetzt und bildet einen etwa halbkreis- oder nierenförmigen, kräftiger chitinisierten Wulst, an den sich nach unten die Basis des eigentlichen Anhangs anschließt. Die Kutikula des Anhangs ist bei diesen beiden Arten außerordentlich stark gefaltet, sodaß ihre Dehnbarkeit offenbar sehr groß ist. Leider habe ich die Imagines in vivo nicht beobachten können. Im Ruhezustande ist die Tegula — wenigstens bei *gracilis* — scheinbar ganz eingezogen und bildet so einen nur wenig vorgewölbten, unter den weißen Schuppenhaaren versteckten Wulst („circular disc“, Eaton).

Man könnte zunächst Zweifel hegen, ob es sich bei den Anhängen von *palustris* und *gracilis* zugleich um eine Schmuckwirkung handelt. Die Verhältnisse bei *alispinosa* lassen aber darauf schließen, daß auch hier den hellen, unbehaarten Schläuchen die Bedeutung eines Schmuckes zukommt. Allerdings scheinen die Tegulae von *palustris* und *gracilis* im gedehnten Zustande sich nicht, wie bei *alispinosa*, weit vom Körper abzuspitzen, sondern mehr bogig nach vorn und unten gewandt zu sein, sodaß die papillentragende Spitze den Geruchsorganen des ♀ genähert ist.

Alle drei Arten zeichnen sich weiter dadurch aus, daß die Stirn bei ihnen in zwei laterale Wülste geteilt ist (Fig. 33). Scheinbar können diese Wülste etwas gedehnt werden und eine Spreizung der auf ihnen dicht angeordneten langen, weißen, etwas schlauchförmigen Haare bewirken. Von diesen Haaren sind je einige am medianen Rande jedes Wulstes kräftiger, ihre Basalringe unterscheiden sich durch ihre Größe erheblich von denen der übrigen Haare.

Schließlich kann als Schmuck die schneeweiße Färbung der Männchen dieser Arten an Kopf und Vorderbrust angesehen werden.

2. Das Duftorgan von *alispinosa* (Fig. 30; 31) besteht aus einer fast kreisförmigen, schwach vorgewulsteten, dicht mit halbkugeligen Papillenbläschen bedeckten Scheibe. Sie liegt ventral von der Tegula und kann scheinbar durch Dehnung etwas vorgestreckt werden. In der Ruhelage ist die „Duftplatte“ — wie schon oben erwähnt — von der Tegula bedeckt, sodaß ein nutzloses Entweichen des Duftstoffes nahezu verhindert wird.

Bei *palustris* und *gracilis* liegt das Duftorgan an der Spitze der Tegula. Bei *palustris* sind die Papillen auf einer kleinen, runden Scheibe vereinigt, die tief in den faltigen Anhang eingesenkt werden kann, sodaß sie im Ruhezustande wohl ganz eingeschlossen ist (Fig. 29). *P. gracilis* (Fig. 28) trägt die Papillen in größerer Anzahl außen auf der halbkugelförmigen Kuppe des Anhangs, kann sie daher nicht so völlig durch Einstülpung schützen. Da aber — wie bereits angedeutet — der ganze Anhang scheinbar ganz eingezogen wird und unter dichten Schuppenhaaren geborgen liegt, dürfte damit ein ausreichender Schutz der Duftorgane bewirkt sein.

3. Als dem Berührungsreiz dienend sind von dieser Gruppe nur die Stacheln hervorzuheben, die sich ventral an der hinteren Analis des Flügels von *alispinosa* ♂ (Fig. 32) vorfinden. Es handelt sich um eine Reihe von starren, spitzen, nach unten vorn gerichteten Stacheln, die, auch wenn der Flügel von den übrigen Haaren entblößt ist, sehr festsitzen und ein gutes Kennzeichen der Art bilden. Nur das proximale Drittel und die Spitze der Ader sind frei von solchen Stacheln.

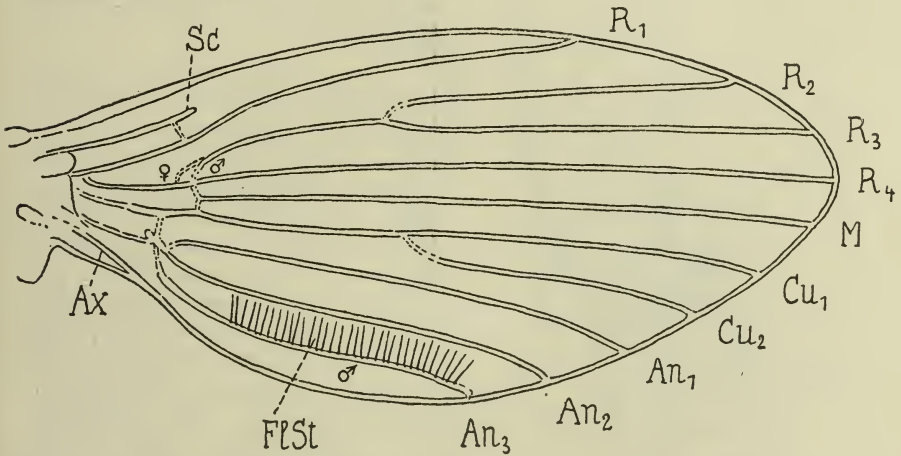


Fig. 32. Flügel von *Pericoma alispinosa* n. sp. ♂. FlSt = Flügelstacheln.

Ich habe die Begattung bei dieser Art nicht beobachtet; es ist aber anzunehmen, daß sie sich in ähnlicher Weise wie bei *Ulomyia* vollzieht. Bei dem Herüberlegen des Flügels an die Seite des ♀ bei der Umarmung dienen die Stacheln vermutlich zur Steigerung des Berührungsreizes, der auf die Beine des ♀ ausgeübt wird.

Die andern beiden Arten ließen mich bisher keine besonderen Organe des Berührungsreizes erkennen.

V. Die Reizorgane der *Clytocerus*-Arten.

(*ocellaris* Meig., *Dalii* Eaton, *rivosa* Tonn., *sordescens* n. sp.)

Für die beiden *Pericoma*-Arten *ocellaris* und *Dalii* hat Eaton (1904) den Gattungsnamen *Clytocerus* in Vorschlag gebracht. Tonnoir beschreibt eine neue kontinentale Art, *rivosa*, die nächste Verwandtschaft mit *ocellaris* zeigt. Ich kann eine weitere Art hinzufügen, *sordescens*, die ebenfalls *ocellaris* nahe steht. Es ist angebracht, nunmehr den Eaton'schen Gattungsnamen in Anwendung zu bringen. Die drei von mir untersuchten Arten *ocellaris*, *sordescens* und *Dalii* zeigen so große Übereinstimmung der morphologischen Merkmale sowohl der Imagines als auch der Larven und Puppen, daß ihrer Zusammenfassung nichts im Wege steht.

1. Die Reizorgane sind bei den drei genannten Arten in nahezu gleicherweise ausgebildet; sie bestehen aus Anhängen des Kopfes und der Antennen (Fig. 34).

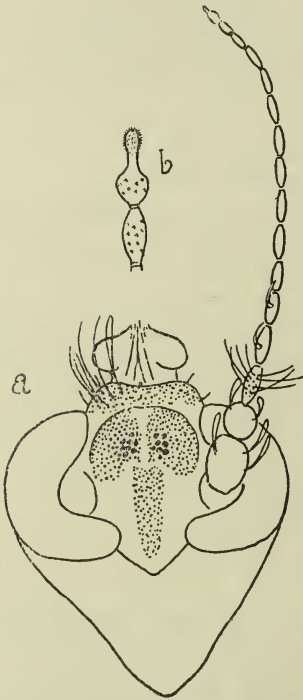


Fig. 33. *Pericoma alispinosa* n. sp. ♂. a) Kopf v. oben. Die Stirn ist in zwei Wülste geteilt und dicht mit langen Haaren besetzt, von denen einige durch ihre Stärke auffallen (durch größere Punkte angedeutet). Vergr. etwa 60 \times . b) Letzte Antennenglieder.

Spitze des fünften Gliedes. Der basale Abschnitt der Borsten erscheint stärker chitinisiert. Die Bedeutung dieses Anhangs ist vorläufig rätselhaft. Die Hypodermis ist im Bereich der Borstengruppe stark verdickt. Vielleicht handelt es sich dabei um Drüsenzellen, sodaß die Borsten als Duftapparat angesehen werden könnten. Aber es ist auch möglich, daß es sich lediglich um einen Schmuck handelt, der dadurch wirksam wird, daß im Kontrast zu der Behaarung der Antennen das Borstenband lebhaft-goldig glänzt, vor allem infolge Reflexwirkung an den Biegungen und Endknöpfchen. Der Bau der Antennen deutet darauf hin, daß die Geißel herabgebogen (eingeknickt) werden kann, sodaß der ursprünglich etwas seitlich dorsal gelegene Anhang nach vorn gerichtet wird. Findet in der Tat bei der Annäherung an das ♀

Auffallende Färbungsunterschiede der Geschlechter sind nicht vorhanden, doch ist bei den ♂♂ die Färbung kontrastreicher, vor allem das Schwarz an Kopf und Beinen tiefer als bei den ♀♀.

Das 1. Antennenglied (Scapus) ist bei den ♂♂ dieser Arten stark keulenförmig verlängert und wenigstens dreimal so lang als das nächste, etwas gestreckt kugelige Glied. Beide Glieder sind meist mit schwarzen Schuppenhaaren besetzt. Auch das dritte, eiförmige, gegenüber den weiter folgenden stark verdickte Glied, trägt an der Außenseite (etwas dorsal)

dunkle, gebogene, schmalere Schuppenhaare. Sie verdecken den basalen Teil einer eigenartigen Gruppe von starren Borsten, die sehr dicht zusammenstehen und eine Art Band bilden, das zunächst nach außen gerichtet sich bald knieförmig umbiegt und fast das vierte Glied berührt, mit den Enden der Borsten sich jedoch wieder nach außen wendet. Die Enden, welche etwas divergieren, sind mit kleinen, außen längsgerillten Knöpfchen versehen und reichen bis fast an die

diese Herabbiegung statt, so könnte auch eine Reizwirkung durch Berührung für den Borstenanhang angenommen werden, doch spricht dagegen, daß die Borstenden nicht über die Wirtelhaare hinausragen.

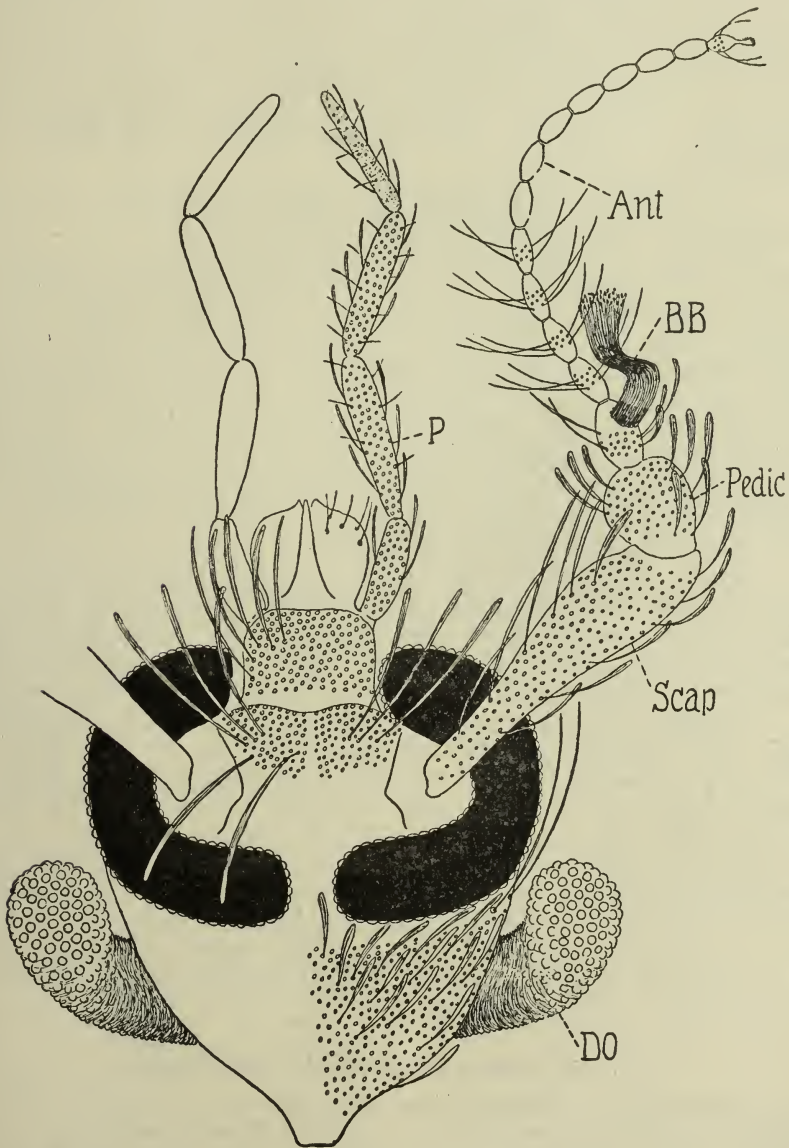


Fig. 34. Kopf von *Pericoma (Clytocerus) ocellaris* Meig., ♂, dorsal. Vergr. 140 \times . Linke Antenne nur angedeutet. BB = Borstenbündel, Pedic = Pediculus, Scap = Scapus.

2. Die eigentlichen Duftorgane entspringen von der basalen Seite des Hinterkopfes im letzten Drittel, gehören also offenbar den lateralen Teilen des hinteren Kopftergits an. Sie bestehen aus je einem zarthäutigen Schlauch, der seitwärts über den Kopfrand hinausragt und in leichter Krümmung sich dorsalwärts wendet. Die Kutikula ist unbehaart und mehr oder weniger gefaltet. Die Anhänge sind also ebenfalls dehnbar, wenn auch nicht in dem Maße, wie die ähnlichen thorakalen Anhänge der vorhergehenden Gruppe. Doch können sie immerhin, wie auch Tonnoir bemerkt, wenigstens die Hälfte der Palpenlänge erreichen.

Da der Kopf nahezu senkrecht nach unten gerichtet ist, zeigt die Spitze des jederseitigen Anhangs nach vorn.

Die Duftpapillen bedecken bei *ocellaris* und *sordescens* den ganzen distalen Teil des Anhangs, an der Spitze etwas dichter angeordnet, an der Außenseite weiter hinabreichend, ohne eine scharfe Grenze ihres Bereiches zu bilden. Sie bestehen aus kleinen kuppelförmigen Erhebungen, die bei *sordescens* etwas höher und deutlicher umgrenzt sind. Bei *C. Dalii* sind die Papillen auf einer distal gelegenen Platte vereinigt, die in den Anhang eingesenkt werden kann. Tonnoir hat auf diesen Unterschied in der Anordnung der Papillen bereits aufmerksam gemacht. Ohne Zweifel liegt die Tendenz zugrunde, die Papillen zu schützen, wie wir sie in gleicher Weise bei den Duftanhängen von *P. gracilis* und *palustris* feststellten.

Eaton hat die Duftorgane bei den von ihm beschriebenen Arten *ocellaris* und *Dalii* übersehen, was verständlich ist, da sie in einem Totalpräparat wegen ihrer Zarthäutigkeit und versteckten Lage zwischen Prothorax und Kopf schwer erkennbar sind und beim Abtrennen des Kopfes leicht verloren gehen oder beschädigt werden.

Dagegen scheint nach einer Bemerkung Eatons, der aber glaubt, daß eine Verwechslung mit *Pericoma notabilis* vorliege, Walker diese Organe gesehen zu haben, da er für *P. ocellaris* angibt: „A clavate appendage of the head, hid in a tuft of hair behind each eye“ (vergl. Eaton, 1896, unter 16, *P. ocellaris*).

Von *Cl. rivosa* erwähnt Tonnoir die Anhänge nicht; es ist aber wohl wahrscheinlich, daß diese Art neben den antennalen Anhängen auch die dieser Gattung eigenen Kopfanhänge besitzt.

3. Besondere Organe, die auf Berührungreiz hindeuten, sind bei diesen Arten — falls man nicht die antennalen Organe dafür ansehen will — nicht vorhanden.

VI. Reizorgane der *Thelmatoscopus*-Gruppe.

(*P. notabilis* Eaton, *albifacies* Tonn., *clavigera* n. sp., *Goetghebueri* Tonn., *Maynei* Tonn., *intermedia* n. sp., *consors* Eaton, *malleolata* n. sp., *soleata* Eaton, *deminuens* n. sp., *nodosa* n. sp., *facicavatica* n. sp.).

Für eine größere Gruppe von Arten seiner 3. Sektion hat Eaton (1904) die Zusammenfassung unter dem Gattungsnamen *Thelmatoscopus* in Vorschlag gebracht. Ich möchte zu dieser Gruppe sechs

neue aus Larven aufgezüchtete Arten stellen. Es muß betont werden, daß die Gruppe, wie sie Eaton umschreibt, wohl nicht einheitlich ist. Auch die von mir hinzugefügten Arten lassen deutlich natürliche Untergruppen erkennen, sodaß es vorläufig angebracht erscheint, den Eaton'schen Namen nur als Gruppenbezeichnung anzuwenden. Tonnoir hat eine Anzahl hierher gehörender Arten beschrieben, aber ihre morphologischen Merkmale nicht scharf genug gekennzeichnet, um eine sichere Beurteilung ihrer Stellung zu ermöglichen.

Wie bei der vorhergehenden Gattung — *Clytocerus* — sind auch bei dieser Gruppe besondere Anhänge auf den Kopf beschränkt; und zwar als borsten- oder stachelartige Anhänge der Antennen und mehr oder weniger keulenförmige Anhänge des Hinterkopfes, die ebenso, wie bei *Clytocerus*, lateroventral inseriert sind. Im einzelnen ist nicht leicht zu entscheiden, welches die eigentliche oder Hauptbedeutung der Anhänge ist.

1. Der Schmuck der Männchen dieser Art wird vorwiegend durch breite, glänzend schwarze Schuppen an Kopf, Thorax, Beinen und Flügeln (Unterseite), vielfach in Kontrast zu schneeweißen oder doch helleren Farben, in mehr oder weniger auffallender Weise bewirkt. Bisweilen ist auch, wie Eaton bei *P. notabilis* bemerkt, ein besonderer, bei Änderung der Stellung stark wechselnder Glanz der Haare vorhanden.

Bei *notabilis* sind Kopf, Taster, Antennenschaft tiefschwarz, vorderer Thorax weiß; bei *albifacies* ist die Behaarung des Kopfes „complementement d'un blanc de neige sur le front et la face“ (Tonnoir, 1919, p. 12). Bei letzterer Art sind auch Scapus und Pedicellus an der inneren dorsalen Seite mit weißen Schuppen bedeckt. Ähnliche Färbung zeigt *clavigera*. Die weißen Haare an Stirn und Scheitel dieser Art verdecken kurze, breite, tiefschwarze Schuppen, auch das vordere Mesonotum ist dicht mit kurzen schwarzen Schuppen besetzt, die durch längere schneeweiße Haare verdeckt sind.

Diese Art einer Kontrastwirkung durch „Grundierung“ oder Untermischung scheint überhaupt bei dieser Gruppe verbreitet zu sein. Tonnoir vermerkt sie noch für *Goetghebueri*: „Les longs poils blancs de thorax dissimulant une vestiture noire formée sur la moitié antérieure d'écaillés et sur la moitié postérieure de poils toujours plus courts que les blancs“ (1919, p. 139). In schwächerer Ausbildung liegt bei *Maynei*, auch bei *intermedia* und *nodosa* dasselbe Verhalten vor.

Das Männchen von *deminuens* ist durch ein breites tiefschwarzes Vertikalband am vorderen Mesonotum ausgezeichnet, das oben in Höhe der Flügelwurzel endet und seitlich von weißlichen Haaren eingesäumt ist.

Bei einigen Arten wird die Ausschmückung des Kopfes vervollständigt durch die meist mit breiten Schuppen bedeckten, teilweise beträchtlich verlängerten Basalglieder der Antennen. Die inneren oder vorderen Schuppen der Basalglieder sind bisweilen verlängert und abgespreizt. Dadurch erscheint, z. B. bei *clavigera*, der Scapus außerordentlich verbreitert und bildet einen dichten, glänzend schwarzen

Schuppenbusch, auf dessen Dorsalseite ein Streifen von weißen Schuppenhaaren liegt. Gewöhnlich sind auch am Pedicellus schwarze Schuppenhaare vorhanden, außerdem aber vielfach an der Dorsalseite dieses Gliedes stark verlängerte, weißlich oder gelblichweiß glänzende lange Stachelhaare vorhanden. Solche Stachelhaare trägt *deminuens* am 4. und 5. Glied. Bei manchen Arten sind auch die Taster dicht buschig mit schwarzen Schuppenhaaren bedeckt.



Fig. 35. Kopf von *Pericoma malleolata* n. sp. ♂, dorsal. Vergr. 120 ×.

2. Die bei einer Anzahl Arten dieser Gruppe an der Ventralseite des Hinterkopfes inserierten Anhänge, die sich durch ihre Behaarung und das Fehlen von Papillen von den Duftanhängen der *Clytocerus*-Arten unterscheiden, sind ohne Zweifel wie jene als Duftorgane anzusehen. Sie mögen nur nebenher auch als Schmuck dienen, indem sie durch ihre meist gelbliche oder weißliche Behaarung auffallen.

Eine primitivere Ausbildung zeigen diese Anhänge bei *malleolata* (Fig. 35). Hier sind zwei kleine, ovale oder birnförmige Anhänge

mit kurzem, schwächer chitinisiertem und dehnbarem Stiel vorhanden, die in der Ruhe dem Kopf anliegen und nur etwas über den Seitenrand desselben hervorragend, bei Dehnung des Stieles mehr seitwärts abstehen. Die Kutikula ist im distalen, verdickten Teile des Anhangs ziemlich kräftig und sowohl am Stiel als auch distal, hier dichter, mit Haarpapillen bedeckt. Im allgemeinen scheinen die Haare mäßig breit zu sein; wie diejenigen an der Spitze des Anhangs beschaffen sind, konnte leider nicht festgestellt werden, da sie bei den wenigen vorhandenen Präparaten fehlten.

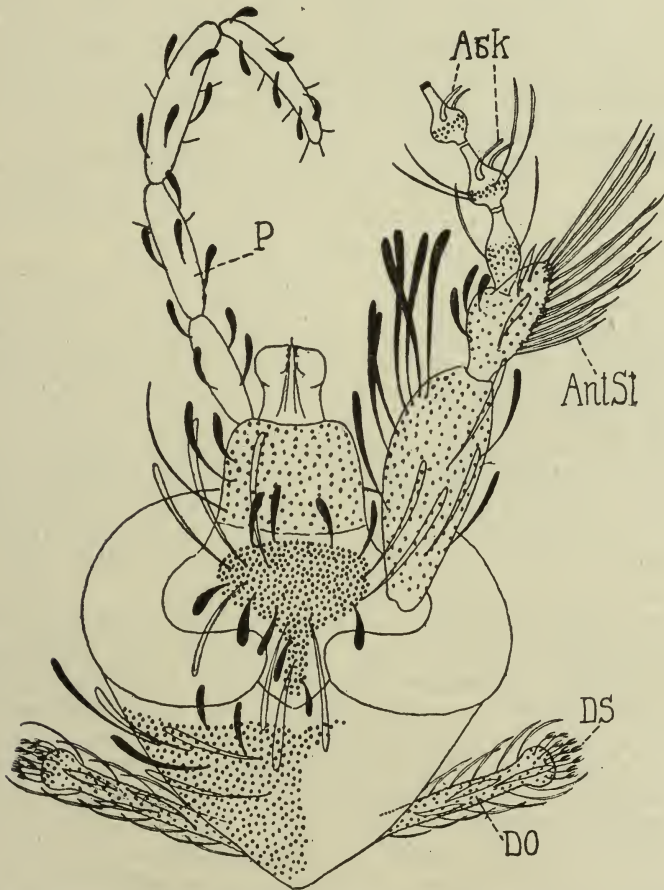


Fig. 36. Kopf von *Pericoma (Thelmatoscopus) clavigera* n. sp. ♂, dorsal. Vergr. 120 ×. DS = Duftsuppen.

Gegenüber diesen Organen von *malleolata* zeigen die etwa keulenförmigen Anhänge anderer Arten eine bedeutende Vervollkommnung. Bei *P. clavigera* (Fig. 36) bestehen sie aus einem langen Stiel und einem nur wenig dickeren rundlichen Endstück. Die Kutikula

ist nur im letzten distalen Teil kräftig, im übrigen ziemlich zart, etwas gefaltet und dehnbar. Doch ist die Dehnbarkeit des Anhangs nicht groß und scheint nur ein starres Aufrichten des Organes zu bewirken. Stiel und Endstück sind mit breiten weißen Schuppenhaaren besetzt, die Spitze trägt eine Gruppe von umgebildeten Haaren, die je aus einem dünnen Stiel und einem distal gezackten, fast blumenkelch-artigen Endknöpfchen bestehen. Längsschnitte lassen erkennen, daß der ganze Anhang langgestreckte, in der Längsrichtung des Anhangs verlaufende und netzartig zusammenhängende Drüsenzellen enthält. Vermutlich werden durch Blutdruck die Räume zwischen den Zellen vollgepreßt, die Anhänge gedehnt und aufgerichtet und die Zellen zur Sekretion veranlaßt. Die weißen Schuppenhaare des Anhangs sowohl als auch die Knopfhaare an der Spitze sind, wie aus ihrem Zusammenhang mit Drüsenzellen geschlossen werden muß, als Duftschuppen aufzufassen.

Tonnoir hat auch bei *P. albifacies* an der Spitze des Anhangs Schuppen „de forme très speciale“ gefunden, „qui sont peut-être des organes sensoriels“ (1919, p. 16). Diese Deutung Tonnoir's ist wohl sicher ein Irrtum.

Ähnliche Anhänge, wie *clavigera* und *albifacies* haben nach Tonnoir auch *notabilis*, *soleata*, *Goetghebueri* und *Maynei*, aber bei diesen Arten sind keine besonders umgeformten Schuppen erwähnt. Von *Goetghebueri* bemerkt Tonnoir, daß die Anhänge „plus développés et moins chitineuse que chez les espèces sous-mentionnées“ sind (1919, p. 139).

Bereits Eaton hat die Anhänge von *notabilis* gesehen, wie ich bereits früher erwähnt habe (1920, p. 280). Er sagt darüber: „Pupal spiracular nipples persistent in the shape of a pair of claviform appendages to the thorax in the ♂ fly, inserted anteriorly one on each side on a level with the insertion of the antennae“ (1896, p. 128).

Keine Kopfanhänge haben von den aufgeführten Arten *P. consors*, *deminuens*, *intermedia*, *nodosa* und *jaqicavatica*. Es wurde bereits oben (p. 51) darauf hingewiesen, daß *deminuens* dafür im männlichen Geschlecht zahlreiche accessorische Askoidalschläuche (Fig. 7) aufweist, die ohne Zweifel als Duftorgane wirken. Bei *intermedia*, *nodosa* und *jaqicavatica* (Fig. 1) sind die Antennen des ♂ mehr oder weniger erheblich stärker ausgebildet als beim ♀, dichter behaart und mit größeren Askoiden versehen.

3. Zu Stacheln umgebildete Haare sind an den Antennen mancher Arten dieser Gruppe vorhanden. Bei *consors* und *malleolata* (Fig. 35) finden sich am 3.—5. Antennenglied zwischen den gewöhnlichen Wirtelhaaren kräftigere Borsten, deren Länge mit den Gliedern zunimmt. Bei *deminuens* (Fig. 7) tragen das 4. und 5. Glied solche Borsten, die bei dieser Art ausgesprochen stachelartig und am 5. Glied auf einem Vorsprung oder Buckel des Knotens inseriert sind. Auf ihre Bedeutung wurde oben bereits hingewiesen (p. 74). *P. notabilis* (also auch wohl *albifacies*) und *Maynei* besitzen am Pedicellus

verlängerte, starre Borsten. In ähnlicher Weise ist bei *clavigera* der Pedicellus mit langen, stachelartigen Borsten versehen. Zugleich ist bei dieser Art, ähnlich wie bei *deminuens* das 5. Glied in geringerem Maße, der Pedicellus dorsal mit einem Vorsprung versehen, der kappenartig das 3. Glied umfaßt und bis etwa an die Mitte dieses Gliedes reicht (Fig. 36). Die Borsten stehen in großer Zahl auf der Außenseite dieses Buckels und auch des Knotens bis fast zur Basis herunter. Sie sind ziemlich lang, starr, aber scheinbar zartwandig; ihre Basis ist verstärkt und in eine tiefe Grube eingesenkt, in deren basale Höhlung scheinbar große Drüsenzellen münden. Da die Borsten zudem im distalen Teil, vor der Spitze, sehr oft Anschwellungen zeigen, liegt die Vermutung nahe, daß die Borsten weniger die Bedeutung von Organen des Berührungsreizes haben, sondern als Drüsenhaare anzusehen sind. Die buckelartige Anschwellung des Knotens (auch bei *deminuens*) läßt sich dann durch das Wachstum der Drüsenzellen erklären. Bis zum Abschluß eingehender Untersuchungen muß jedoch die Frage nach der Bedeutung dieser Gebilde offen bleiben.

VII. Reizorgane der „fusca“-Gruppe.

(*P. fusca* Macq., *auriculata* Hal.).

Diese beiden einander sehr ähnlichen Arten hat Eaton (als V. Sektion von *Pericoma*) in die Nähe der Gattung *Psychoda* gestellt. Ohne Zweifel sind einige Merkmale vorhanden, die auf eine nähere Verwandtschaft hindeuten. Auch die Larven haben ihre langgestreckte Form, besonders das stark verlängerte Analsegment mit manchen *Psychoda*-Larven gemeinsam. In mancher Hinsicht sind aber diese beiden Arten von den *Psychoda*-Arten weit abgerückt. Durch ihre hohe Organisation, die sich schon in der vollendeten Ausbildung der Schmuck- und Duftorgane ausprägt, nehmen sie eine gewisse Sonderstellung ein.

1. Auf Wirkung durch Kontrastfärbung — wenn man von den im ausgestreckten Zustande durch ihre hellere Färbung vielleicht etwas auffallenden Tegulae absieht — haben diese Arten verzichtet. Sie sind durchweg ganz schwarz behaart. Dagegen liegt augenscheinlich die Tendenz vor, durch Massenwirkung dieselbe zu ersetzen. Die dichte, lange Behaarung läßt die Imagines verhältnismäßig groß erscheinen, vor allem ist die Verbreiterung der Flügelfläche beim ♂ auffallend. Die Fransen des Hinterrandes stoßen über dem Abdomen zusammen. Die Verbreiterung des Flügels ist noch dadurch wirksamer gemacht, daß die beiden hinteren Analsäste an der Unterseite dichter mit breiten Schuppenhaaren besetzt sind, vor allem bei *auriculata*. Weniger breite Schuppenhaare tragen übrigens auch die meisten andern Adern im basalen Teil des Flügels an der Ventralseite. Bei *fusca* reichen dorsal die langen Haare der Alula über den verbreiterten Flügelteil hinweg und verdunkeln ihn gewissermaßen. Bei *auriculata* sind am Vorderrand des Flügels die Haare des Costalknotens sehr lang und legen sich im Bogen vor die kurzen

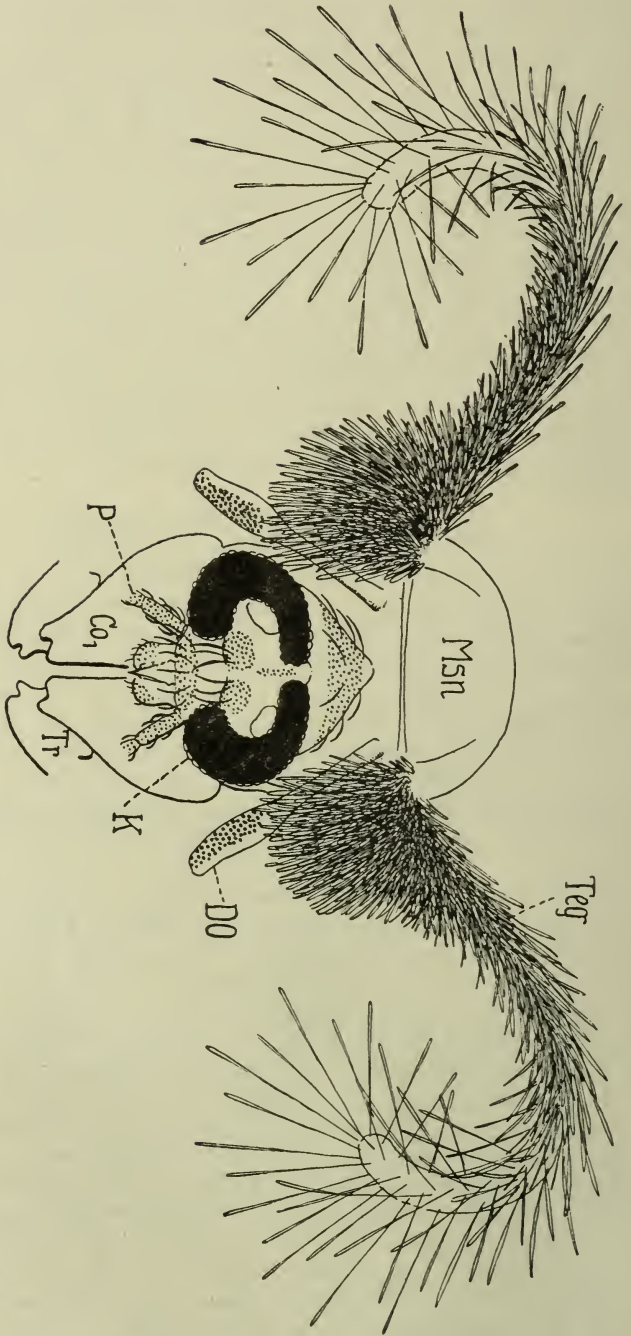


Fig. 37. Vorderer Thorax von *Pericomma fuscum* Macq., ♂. Vergr. etwa 45 ×. Die Tegulae sind gedreht und abgespreizt. Tr = Trochanter.

Haare der Vorderfranse. Auch distalwärts von dem Costalknoten sind die kürzeren Haare der Vorderrandfranse distal in Richtung des Flügelrandes umgebogen. Es entsteht so der Anschein eines dunklen Streifens am Außenrande der Franse, der eine größere Flügelfläche vortäuscht.

Der Kopf ist schwarz behaart, die Taster sehr dunkel dicht beschuppt. Scapus und Pedicellus sind mit ziemlich breiten schwarzen Schuppenhaaren versehen, die am Pedicellus, auf gleicher Höhe endend, eine breite Kelchform bilden. Die übrigen Glieder sind ziemlich dicht mit helleren Wirtelhaaren besetzt, das 3. Glied ist etwas verdickt.

Als besonderen Schmuckanhang besitzen diese Arten außerordentlich stark dehnbare Tegulae. Im Ruhezustande ist bei der ♂-Imago jederseits hinter dem Vorderstigma nur ein dichter Busch abwärts gerichteter glänzend schwarzer Schuppenhaare zu entdecken. Bringt man die lebende Mücke in stark wirkende Fixierungsmittel, so spreizt sie plötzlich die Anhänge zu der überraschenden Länge von mindestens 1 mm aus. Ich habe leider diese Arten nicht bei der Begattung beobachten können, da ich die sehr versteckt im Moder-schlamm lebenden Larven bisher nur selten erbeutete; nehme jedoch als wahrscheinlich an, daß die Stellung der ausgestreckten Tegulae ungefähr der im Fig. 37 wiedergegebenen entspricht. Der proximale Abschnitt der Anhänge trägt in dichter Anordnung breite, teils anliegende, teils nach vorn gespreizte Haare. Distalwärts wird die Behaarung weniger dicht, sodaß die gelbliche Kutikula durchscheint. Die Haare des Endabschnittes sind sehr lang, an den Spitzen verbreitert, etwas heller gefärbt und sperrig abstehend.

2. Die Duftorgane (Fig. 37) gehören dem Prothorax, genauer dem seitlichen Teile des Pronotums an und sind also wohl den Patagia anderer Arten homolog. Sie bestehen aus einer nicht ganz $\frac{1}{2}$ mm langen, starren und nicht dehnbaren Keule, an der man einen dünneren Stiel und einen verdickten Endteil unterscheiden kann. Der Endteil trägt an der dem Kopf zugewandten Seite zahlreiche Duftpapillen. Behaarung fehlt an den Anhängen. In der Ruhe werden die Keulen größtenteils durch die Schuppen der Tegulae verdeckt. Nach Tonnoir sind die Anhänge „*érectiles par afflux sanguin dans leur base*“ (1919, p. 16).

Es sei erwähnt, daß außer diesen Duftorganen an den Antennen accessorische Askoidalschläuche (Fig. 8) vorhanden sind (vergl. oben p. 24 und 38).

3. Besondere Organe des Berührungsreizes scheinen zu fehlen.

VIII. Reizorgane der „*decipiens*“-Gruppe.

(*Pericoma decipiens* Eaton, *ustulata* Walk.)

Auf diese beiden Arten wurde bereits mehrfach bei unserer Untersuchung über die Askoiden (vergl. oben p. 24 und 38) hingewiesen.

Als sekundäres Geschlechtsmerkmal sei von ihnen zunächst hervorgehoben, daß im männlichen Geschlecht die Augen dorsal zusammenstoßen, während sie bei den ♀♀ getrennt sind.

Am auffallendsten sind aber bei beiden Arten die Unterschiede in der Ausbildung der Antennen (Fig. 2; 3). Die Länge derselben beträgt bei den Männchen etwa 3fache, bei den ♀♀ nur doppelte Kopflänge. Entsprechend sind die Knoten beim ♂ wesentlich dicker und robuster als beim ♀, gedrückt kugelig, die Zwischenstücke etwas länger. Am oberen etwas vorgewölbten Rande der Knoten stehen die Askoide. Sie sind bei den ♀♀ 3—6teilig, bei den ♂♂ zu sehr zahlreichen Einzelschläuchen ausgebildet, die einen mehrreihigen Kranz innerhalb des Haarwirtels bilden (Fig. 3). An zwei Stellen ist der Kranz unterbrochen und offenbart damit seine paarige Anlage. Das letzte Glied enthält keine geschlossenen Reihen, sondern verteilte Gruppen von 3—5 Röhren, aus gemeinsamer Basis entspringend.

Infolge ihrer dicht geschlossenen Wirtel fallen die Antennen des ♂, welche gerade gestreckt und nach vorn oben gerichtet sind, im Vergleich zu denen des ♀ sofort als viel kräftiger und dicker in die Augen. Es kann angenommen werden, daß sie zugleich als „Schmuck“ wirken, wenn auch in erster Linie ihre Ausbildung mit der Vervollkommnung der Askoidalorgane zusammenhängt.

Es wurde bereits früher darauf hingewiesen, daß die Askoidalorgane dieser beiden Arten ganz offenbar als sexuelle Reizorgane anzusehen sind. Durch die Vermehrung der Askoidalschläuche ist die Wirkung des Geschlechtsduftes der ♂♂, der somit zum „Reizduft“ geworden ist, erheblich gesteigert.

Als Schmuck finden sich bei *decipiens* weiterhin kurze, glänzend schwarze, breite Schuppenhaare am vorderen Thorax, besonders am vorderen Mesonotum.

Bei *ustulata* fehlt ein derartiger Schmuck. Dafür trägt bei dieser Art der Femur des Vorderbeines zwei Längsreihen von Stacheln. Die vordere Reihe besteht aus kürzeren, kräftigen und gerade abstehenden, die hintere aus längeren, mehr schräg geneigten Stachelhaaren. Ich deute diese Stacheln als Organe des Berührungsreizes, muß allerdings bemerken, daß ich die Begattung nicht beobachtet habe.

IX. Reizorgane sonstiger Arten.

(*P. cornuta* Tonn., *palposa* Tonn., *acuminata* Strobl, *neglecta* Eaton).

Hier sollen noch einige Arten berücksichtigt werden, die in den bisher behandelten Gruppen nicht untergebracht werden konnten.

P. cornuta besitzt nach Tonnoir am 2. Antennenglied einen mit einem dichten Schuppenbusch besetzten Vorsprung, sodaß der Anschein von zwei kleinen Hörnern zwischen den Antennen hervorgerufen wird. Da es sich hier zweifellos um einen Schmuck handelt, gewinnt die Annahme an Wahrscheinlichkeit, daß die von Tonnoir an den Antennen aufgefundenen Organe (vergl. oben p. 19, f.) kein

„organ sensorial“, sondern ein Duftorgan darstellen, das vielleicht aus den Askoidalorganen hervorgegangen ist.

Auch *palposa* und *acuminata* besitzen nach Tonnoir derartige antennale Organe. Von *palposa* bemerkt Tonnoir, daß die Palpen von sehr buschigen Schuppen bedeckt sind „ce qui les fait paraître très gros, surtout le dernier article“ (1919, p. 14).

P. neglecta hat am 3. Antennenglied drei sehr kräftige Stacheln, eine Anzahl mehr borstenförmiger auch am 1. Glied. Das ♂ zeigt nur geringere Färbungsunterschiede gegenüber dem ♀, aber doch Anzeichen von beginnendem Schmuck. Duftorgane konnten nicht festgestellt werden; es sei aber erwähnt, daß das Hypopygium dieser Art eine eigenartige Modifikation (Fig. 39) aufweist, die ich zu einer starken Entwicklung der hypopygialen Reizdrüse in Beziehung bringe. Es wird im folgenden Kapitel noch kurz darauf zurückzukommen sein.

Damit ist im wesentlichen die Zahl der mit Reizorganen ausgestatteten Arten erschöpft.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß weitere Untersuchungen, die für viele bisher nur in wenigen Exemplaren untersuchte Arten unbedingt nötig sind, das bis jetzt gewonnene Bild in mancher Hinsicht ergänzen und vervollständigen werden. Vor allem ist es erwünscht, bei allen Arten genauere Beobachtungen über die Begattung anzustellen, wozu die Zeit eines Einzelnen nicht ausreicht.

7. Kapitel.

Die Drüsen der Genitalanhänge.

Wie wir sahen, dienen die bisher betrachteten Organe des geschlechtlichen Reizapparates dazu, das ♀ vor der Begattung zu erregen.

Nun finden sich aber — wenigstens bei den höher differenzierten Arten — noch weitere Organe, die zweifellos eine Erregung des ♀ bezwecken. Und zwar behandelt es sich um Drüsen der äußeren Genitalanhänge.

Ohne eingehende Untersuchung läßt sich nicht entscheiden, ob diese Organe schon in Funktion treten, bevor die Kopulation beginnt, also zum eigentlichen „Reizapparat“ gerechnet werden können. Zunächst liegt ihre Bedeutung offenbar in einer Reizwirkung während der Begattung. Immerhin erscheint es zur Ergänzung unserer bisherigen Untersuchungen angebracht, etwas näher auf diese Organe einzugehen.

Bei dem ♀ von *Ulomyia* finden sich zwei an der Innenseite der „Subgenitalplatte“ ausmündende Drüsen, die ich wegen ihrer Gestalt als „pilzförmige Drüsen“ bezeichne. Die Frage muß offen bleiben, ob diese Drüsen des ♀ zur Erregung des ♂ dienen, oder ob sie etwa für die Eiablage irgend welche Bedeutung haben. Ich möchte das Erstere annehmen. Ihr Vorkommen, vielleicht in modifizierter Form, auch bei anderen Arten habe ich noch nicht näher untersucht, muß es mir daher versagen, diese Drüsen des ♀ eingehender zu betrachten.

Bei dem ♂ von *Ulomyia* enthält das Endglied der Gonopoden, die „Kralle“, eine große einzellige Drüse. Sie füllt den blasigen Basalteil des Gliedes fast ganz aus, der Kern erreicht den respektablem Durchmesser von etwa 50 μ . Ihrer Lage nach entsprechen die Drüsen der beiden Geschlechter in etwa einander. Die Drüsen des ♂ seien als „Hypopygialdrüsen“ bezeichnet.

An Quer- oder Längsschnitten durch die Kralle des ♂ (Fig. 38) ist erkennbar, daß die Drüsenzelle einen großen „Sekretraum“ bildet, der peripher, nach dem distalen Teil des Gliedes hin, gelegen ist. Das Sekret ist in einem gewissen Stadium stark eosinophil, wird später homogen und heller. Der Kern der Zelle liegt bei einer im Zustande der Sekretion befindlichen Zelle kalottenförmig dem Sekretraum an und zerfällt später. Offenbar wird bei der Sekretbildung nahezu die ganze Zelle aufgebraucht.

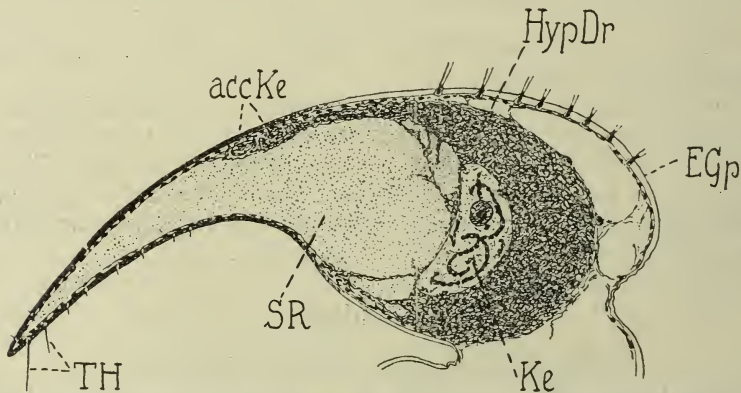


Fig. 38. Längsschnitt durch das Endglied (Kralle) eines Gonopods (EGp) von *Ulomyia fuliginosa* Meig. ♂. Vergr. etwa 400 \times . accKe = accessorische Kerne; HypDr = Hypopygialdrüse, Ke = Kern der Drüsenzelle, SR = Sekretraum, TH = Tasthaare.

Außer dem erwähnten Kern, der nach seinem Verhalten in hohem Maße an der Sekretbildung beteiligt zu sein scheint, finden sich mehr im distalen Teil der Kralle, dorsal oder lateral von dem Sekretraum gelegen, 2 oder 3 weitere — „accessorische“ — Kerne vor, die bedeutend kleiner als der „Hauptkern“ sind. Ihre Bedeutung ist rätselhaft, ebenso, ob sie der Drüsenzelle angehören, in dessen Plasma sie allerdings eingebettet erscheinen, oder selbständig sind.

Der plasmatische Teil der Drüsenzelle umfaßt den ganzen Sekretraum becherartig in der Weise, daß im distalen Teil der Kralle die Sekretmasse ziemlich direkt an die Hypodermis angrenzt. Dorsal liegen der Sekretmasse neben den Hypodermiszellen langgestreckte, spindelförmige Zellen auf, vermutlich Sinneszellen.

Die Kralle ist im basalen Teil dorsal mit langen Haaren besetzt, die weiterhin kleinen hellen Malen Platz machen. Diese nehmen nach der Spitze der Kralle an Zahl zu, besonders an der Unterseite

der Kralle. Die Male tragen in ihrer Mitte je ein sehr zartes Härchen oder Zäpfchen. Kurz vor der Spitze sind einige Male etwas größer und mit kräftigeren Haaren versehen, von denen zwei ventral vor der Spitze gelegene sich durch ihre Länge besonders auszeichnen. Die Haare haben wohl die Bedeutung von Tasthaaren, wenigstens die zwei längeren vor der Spitze.

Wie die Sekretabsonderung erfolgt, konnte nicht mit Sicherheit festgestellt werden, da das dicke und harte Chitin der Kralle bisher keine genügend dünnen Schnitte gestattete. Es ist wahrscheinlich, daß die kurzen Härchen der Male daran beteiligt sind. Aber es ist auch möglich, daß das Sekret direkt durch die Kutikula nach außen dringt, da anscheinend feine Poren das Chitin durchsetzen.

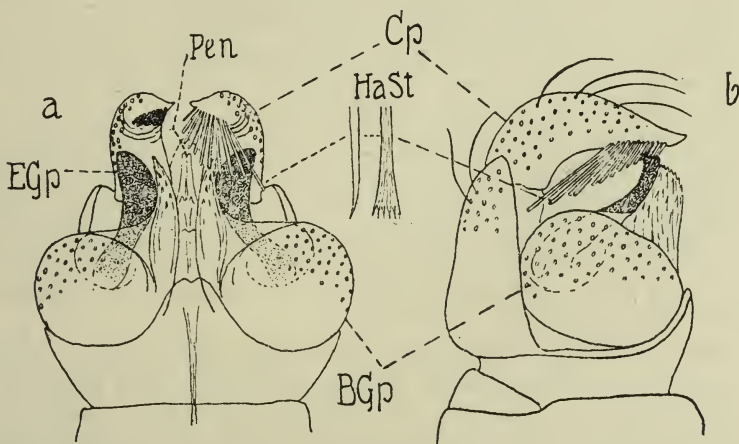


Fig. 39. Hypopygium von *Pericoma neglecta* Eaton ♂, dorsal (a) und lateral (b). Vergr. etwa 120 \times . BGp = Basalglied des Gonopods, Cp = Cercopod, EGp = Endglied des Gonopods, zu einem stark chitinierten, mit zahlreichen Poren (?) versehenen, trichter- oder tütenförmigen Gebilde umgewandelt. Pen = Penis, HaSt = Haltestiftchen des Cercopods.

Diese Bemerkungen über den Bau der Drüse mögen genügen, da eine eingehende Untersuchung des Organes später erfolgen soll. Hier kommt es vornehmlich auf die physiologische Bedeutung der Drüse an.

Um dieser Frage näher zu treten, sei zunächst betont, daß anscheinend die meisten höher differenzierten Arten diese hypopygiale Drüse besitzen. Sehr oft ist bei gut durchsichtigen Präparaten der Drüsenkern schon äußerlich erkennbar. In anderen Fällen läßt die blasige Auftreibung des Basalabschnittes der Kralle darauf schließen, daß die Drüse vorhanden ist. Bei manchen Arten ist statt der Kralle das Basalglied der Gonopoden bauchig erweitert, es ist anzunehmen, daß bei diesen Arten die Drüse in das Basalglied verlagert ist. Ich möchte sogar die eigenartige Umbildung mancher Hypopygien, z. B.

des Hypopygiums der bereits früher (S. 111) erwähnten *P. neglecta* (Fig. 39; vergl. Eaton, 1894, Taf. II, fig. P₉), als Anpassung an eine besonders starke Ausbildung des Organes erklären.

Die Aufgabe des Sekretes ist zweifellos zunächst die, auf die Genitalanhänge des ♀ einen Reiz auszuüben. Wird nun das Sekret als flüssiger Stoff direkt auf die Sinnesorgane der Genitalanhänge des ♀ übertragen, oder handelt es sich um einen sich verflüchtigenen „Duftstoff“?

Es liegt nahe, letzteres anzunehmen.

Daß die zahlreichen Sinneshaare an der Legescheide des ♀ nicht nur reine Tastorgane, sondern wenigstens zum Teil chemoreceptorische Organe sind, darf als sicher gelten. Solche sind schon für die Zwecke der Eiunterbringung zu fordern. Bei den meisten Psychodidenarten werden die Eier einzeln abgelegt. Dabei tastet das ♀ mit der Legescheide das Substrat ab und prüft nicht nur die Konsistenz, sondern zweifellos auch die chemische Beschaffenheit desselben.

Auch an den Cercopoden des ♂, die der Legescheide des ♀ entsprechen, findet sich distal eine Anzahl feiner Sinneszäpfchen, die sicherlich — da eine Berührung mehr oder weniger ausgeschlossen ist — ebenfalls chemoreceptorischer Natur sind. Vermutlich dienen diese Organe des ♂ dazu, dem Hypopygium bei der Ergreifung der ♀ Genitalanhänge durch Geruchsempfindung den Weg zu weisen. Durch diese Annahme würde zugleich die Bedeutung der „pilzförmigen Drüsen“ des ♀ geklärt.

Dem ♀ genügt bei der Eiablage der „Kontaktgeruch“. Daß bei der Begattung eine so innige Berührung erfolgt, daß auch für die Wahrnehmung des ♂ Reizstoffes der Kontaktgeruch ausreicht, ist unwahrscheinlich. Schließlich besteht ja auch — wie wir bereits an anderer Stelle (p. 34) ausgeführt haben — zwischen Kontaktgeruch und Ferngeruch (der eigentlichen Geruchsempfindung) kein wesentlicher Unterschied.

Nehmen wir also an, daß hier — durch die Ausscheidung der Hypopygialdrüse — eine eigentliche Duftwirkung stattfindet, so ergibt sich die Möglichkeit, außer einer Wirkung während der Begattung auch eine solche schon vor Eintritt derselben anzunehmen.

Eine Reizwirkung während der Begattung ist im Tierreich weit verbreitet. Besondere Organe, die zur Steigerung der geschlechtlichen Erregung während dieses Vorganges dienen, bezeichnet man als „Wollustorgane“.

Auch die Hypopygialdrüse der Psychodiden ist zweifellos zunächst ein „Wollustorgan“. Die Bedeutung dieser Organe liegt darin, den Erfolg der Begattung — hier die Aufnahme des Spermas seitens des ♀ — zu gewährleisten und zu steigern.

Außer dieser primären Bedeutung des Organes ist es aber wahrscheinlich, daß das Sekret der Drüse schon vor der Begattung, vor allem bei dem Versuch, zu begatten, eine Reizwirkung ausübt. In diesem Falle würde die Bedeutung darin liegen, das ♀ gefügig zu machen,

die Drüse also zu den Organen des „geschlechtlichen Reizapparates“ gerechnet werden müssen.

Es kann häufig beobachtet werden, daß während der „Werbung“, auch schon vorher, das ♂ sein Hypopygium weit ausgestreckt, die Glieder wiederholt spreizt und langsam wieder zusammenlegt, wobei die Gonopoden stark zittern. Vielleicht haben diese Bewegungen nur den Zweck, den komplizierten Apparat gebrauchsfähig zu erhalten; aber es ist auch möglich, daß das Zittern der Gonopoden mit einer Duftabsonderung im Zusammenhang steht.

Ich halte in der Tat die „Hypopygialdrüse“ der männlichen Psychodiden — wenigstens in ihrer höher differenzierten Ausbildung — für ein sexuelles Reizorgan, dessen wesentliche Bedeutung in einer Reizwirkung vor Eintritt der Begattung liegt.

Wir haben hier eine ähnliche Modifizierung zu einer erweiterten Wirkung vor uns, wie wir sie schon bei den Askoiden (vergl. „*decipiens*“-Gruppe) kennen gelernt haben.

Vielleicht kann die erwähnte *P. neglecta*, die nach ihrem ganzen Habitus gegenüber ihrer nahen Verwandten *P. canescens* höher differenziert erscheint und zwar Organe des Berührungsreizes, aber keine Duftorgane aufweist, durch ihr in eigenartiger Weise umgebildetes Hypopygium als Beweis dafür dienen, daß die Hypopygialdrüse nicht nur ein „Wollustorgan“, sondern ein eigentliches „Duftorgan“ ist.

8. Kapitel.

Theoretische Erörterungen.

Bereits in den früheren Kapiteln ist mehrfach die physiologische Bedeutung sowohl der Sinnesorgane als auch der Reizvorrichtungen berührt worden. Wenn ich hier kurz zusammenfassend — wobei einige Wiederholungen nicht zu vermeiden sind — noch einmal auf die Vorgänge eingehe, bei denen die Reizorgane eine Rolle spielen, so geschieht das aus der Überzeugung heraus, daß eine nähere Erörterung der sich hier ergebenden Gesichtspunkte von allgemeiner Bedeutung ist.

Wohl liegen relativ viele Beobachtungen über die sexuellen Erregungsmittel der Insekten und ihren Einfluß auf den Ablauf der Begattung vor. Aber die Urteile sind so sehr einander widersprechend, daß von einer einheitlichen Auffassung bisher nicht die Rede sein kann. Die Ursache dieses Mangels ist nach meiner Ansicht darin zu suchen, daß entweder die Beobachtungen nicht mit genügender Sorgfalt angestellt wurden, oder aber die Urteile von falschen Voraussetzungen ausgingen.

Den Anspruch erheben, durch die hier versuchte Analyse der Reize, Empfindungen und Reaktionen eine endgültige Lösung der Probleme herbeizuführen, um die es sich hier handelt, hieße ihre Schwierigkeit verkennen.

Vielleicht mögen aber die nachfolgenden, auf das wesentliche beschränkten Erörterungen dazu beitragen, die Probleme zu ver-

einfachen. Ich bemühe mich, die Tatsachen rein physiologisch zu erklären, ohne mit dem physiologischen Ablauf „identische“ oder „parallele“ psychische Vorgänge oder Fähigkeiten zu Hilfe zu nehmen.

Die Frage der „geschlechtlichen Zuchtwahl“ soll nur kurz gestreift werden. Wie bereits eingangs betont, gedenke ich die Entstehung und Entwicklung der Reizorgane eingehender zu behandeln im Zusammenhang mit einer Untersuchung ihrer morphologischen Bedeutung, durch die erst die nötige Grundlage für die Erörterung phylogenetischer Fragen gewonnen werden kann.

I. Die sexuellen Äußerungen als „instinktive Bewegungen“.

Prüfen wir zunächst einmal die Frage, ob das Verhalten der Geschlechter vor der Begattung, die Bereitschaftsäußerungen und die Werbung, weiterhin auch die Eiablage, als „Handlung“ oder als „instinktive Bewegung“ aufzufassen sind. Als „Handlung“ bezeichnet Driesch (1909, p. 51) „jede tierische Bewegung, deren Besonderheit von der individuellen Lebensgeschichte ihres Vollbringers derart abhängt, daß diese Besonderheit nicht nur, wie sich später herausstellen wird, an die Besonderheit des aktuellen Reizes, sondern auch an die Besonderheit aller Reize der Vergangenheit und ihrer Effekte geknüpft ist.“ Dem gegenüber ist für die Auffassung von Bewegungen als „Äußerung des Instinktes“ maßgebend, „daß sie und ihre Spezifität schon das erstemal, wo sie überhaupt geschehen, vollendet ablaufen“ (Driesch, 1909, p. 36). Mit andern Worten bezeichnet Minkiewicz (1909, p. 184) im Anschluß an Herbert Spencer den Instinkt als „eine Reihe organischer so mit einander verbundener Reflexe, daß die Hervorbringung eines derselben mit unwiderstehlicher Macht die Auslösung der darauf folgenden verursacht.“

Es braucht nicht betont zu werden, daß nach dieser Definition das Verhalten unserer Imagines als „instinktive Bewegung“ bezeichnet werden muß. Es verläuft bei der betreffenden Art durchaus gesetzmäßig. Eine „Erfahrung“, das Kennzeichen der eigentlichen „Handlung“, spielt bei dem individuellen Ablauf dieser Vorgänge keine Rolle.

Nun sehen wir aber, wie sich — ob sprunghaft oder allmählich, ist hierbei nicht von Bedeutung — aus ursprünglich einfachen Bewegungen schließlich jene komplizierteren Vorgänge, die in der „Umarmung“ gipfeln, entwickelt haben. Jede Entwicklung setzt Plastizität voraus, sowohl bei dem Individuum, als innerhalb der Art.

Daß eine solche „plastische“ Formation der Instinktbewegungen vorhanden sein muß, wird verständlich, wenn wir folgende Erwägung anstellen. Die Auslösung der instinktiven Bewegung wird — wie wir noch sehen werden — durch innere und äußere Reize veranlaßt. Beide Reize sind aber nicht starr, jener ist durch die Konstitution des Individuums, dieser durch das Verhalten der anderen

Imago — von sonstigen äußeren Einflüssen sei abgesehen — bedingt. Kräftigere Konstitution verursacht stärkeren inneren Reiz, damit lebhaftere Reaktion; „Sprödigkeit“ des ♀ zwingt zu stets neuen Bewegungen, die schon mit Rücksicht auf ihre Wiederholung eine gewisse plastische Gestaltung haben müssen. Diese hinwiederum ist beeinflusst durch die qualitative Differenzierung des nervösen Zentralorganes des Individuums. Das Endziel steht fest, die instinktive Bewegung wird — solange die Reize dauern — bis zur Erreichung des Effektes fortgesetzt.

Wie die Modifikation bzw. Vervollkommnung der Bewegungsform im einzelnen entstanden ist, ob durch Zufall oder aus inneren Ursachen heraus, ist natürlich mit Sicherheit nicht zu entscheiden. Es liegt keine Veranlassung vor, irgend welche „Denktätigkeit“ als regulierenden Faktor vorauszusetzen. Selbst dann nicht, wenn wir annehmen, daß etwa ein ♂, welches zum erstenmale durch eine „Umarmung“ besonderen Erfolg erzielte, diese bei dem nächsten ♀ wiederholt. Es genügt hier die Annahme eines physischen Gedächtnisses, eines „Engramms“ (Semon, 1908), um die Wiederholung einer erfolgreichen (nützlichen) neuen Instinktbewegung und ihre Verallgemeinerung zur Gesetzmäßigkeit zu verstehen.

Wohlgemerkt: zunächst nur bei dem Individuum!

Ob es möglich ist, die Vererbung einer im Imaginalleben individuell erworbenen neuen Eigenschaft zu erklären, ist eine Frage, die meines Erachtens größte Schwierigkeit bereitet. Soviel ich urteilen kann, sind die sämtlichen Keimzellen des ♂ zu derselben Zeit — bei Eintritt der „Bereitschaft“ — ausgereift, jedenfalls wird ihre „sensible Periode“ vorüber sein. Es liegt daher die Annahme, daß ihr Idioplasma nachträglich mit einem neuen „Reproduktionsvermögen“ (Hertwig, 1916) ausgestattet werde, offenbar außerhalb des Bereiches der Möglichkeit.

Mehr Wahrscheinlichkeit darf daher die Auffassung beanspruchen, daß für die Modifikation der Instinktäußerungen innere Ursachen in Betracht kommen. Man vergleiche dazu meine Ausführungen am Schlusse des Kapitels.

II. Die „Reize“.

Vor allem Driesch (1909, p. 38) hat darauf hingewiesen, „daß nur die einfachen und elementaren Agentien der Natur Reize der Instinkte darstellen können. Die Reize instinktiver Bewegungen können Licht von verschiedener Wellenlänge oder Wärme oder Feuchtigkeit oder chemische Verbindungen sein, aber niemals spezifische typische Körper.“

Auch Demoll (1917, p. 215) sagt: „Die Ererbtheit des Instinktes läßt von vorneherein erwarten, daß er nur durch einfachste Reize ausgelöst werden kann.“ hält es aber für ratsamer, zunächst entsprechende Versuche abzuwarten, welcher Art diese Reize sind.

Versuchen wir daher kurz, die Reize zu analysieren, die bei den Instinktbelegungen der Psychodiden — wir meinen hier damit nur die geschlechtlichen Funktionen — als auslösend und bestimmend in Betracht kommen.

a) Innerer Reiz durch Reifung der Geschlechtsprodukte.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß die zunächst eintretende Äußerung des Instinktes, die „Bereitschaftserklärung“, aus Ursachen heraus erfolgt oder wenigstens durch Ursachen beeinflusst wird, die im Innern der Imago liegen. Mit Forel (1910, p. 166) anzunehmen, daß immer „Empfindungen, auch bei den niedersten Tieren, die Vorbedingung zum Ablauf eines Instinktes“ sind, ist nur dann angängig, wenn wir die „Empfindung“ ganz allgemein, nicht als Wirkung eines Sinnenreizes, sondern als Ausdruck für jede durch einen Reiz bedingte „Nervenwelle“ (Neurokym, Forel) auffassen.¹⁾

Zwar stehen mir keine unbedingt sicheren Beobachtungen zur Verfügung, daß die Imagines ihre Bereitschaft äußern, wenn jeder Außenreiz ausgeschaltet ist, weil die Entscheidung darüber naturgemäß schwierig oder unmöglich ist. Bei den ♂♂ habe ich wiederholt die Beobachtung gemacht, daß sie ihre Bereitschaft äußerten, auch wenn kein ♀ vorhanden war. Jedenfalls beweist schon die Tatsache, daß die ♀♀ erst dann ihre Bereitschaft äußern, wenn sie reif sind, eine Korrelation der Keimdrüsen zu der fraglichen Instinktbelegung. Manche Erscheinungen aus dem Instinktleben der Insekten — wie z. B. der zum Anlocken des ♀ dienende Pendelflug von *Hepialus hecta* (vergl. oben S. 11 und 13) — lassen sich wohl überhaupt nur als Reaktion auf inneren Reiz erklären. Auch der Instinkt der Eiablage ist zweifellos durch innere Reize beeinflusst.

Es erhebt sich allerdings hier eine Schwierigkeit. Versuche von Oudemans, Kellogg, Meisenheimer u. a. (vergl. Plate, 1913, p. 319 ff.) haben ergeben, daß auch bei kastrierten Insekten oder selbst solchen, denen Keimdrüsen des anderen Geschlechtes implantiert wurden, nicht nur die normalen sekundären Geschlechtsmerkmale zur Ausbildung kamen, sondern auch die „sexuellen Instinkte nicht im geringsten beeinträchtigt“ waren. Seitdem wir durch die bereits oben (S. 29) erwähnten Untersuchungen Geyer's (1913) erfahren haben, daß „das gesamte Soma bei ♂ und ♀ geschlechtlich differenziert ist“, läßt sich die Ausbildung der normalen Geschlechtsmerkmale auch bei Kastration oder Implantation einigermaßen erklären. Schwieriger ist es, der geschlechtlichen Differenzierung des Somas einen Einfluß auf den Ablauf der Instinktbelegungen einzuräumen. Zumal dann, wenn — wie in unserem Falle — gewisse Äußerungen erst bei Eintritt eines bestimmten Zustandes der Keimdrüsen eintreten, also der Ablauf der — wenn auch praeformierten — Instinktbelegungen

¹⁾ Aus dieser Definition ergibt sich auch, weshalb ich nicht von „Trieb“, sondern von einem „inneren Reiz“ spreche.

von zeitlichen Reizen reguliert wird, die dem Soma als solchen wohl nicht eigen sind.

Vielleicht kommen zur Auslösung bestimmter Instinkte auch Reize in Betracht, die von den Geschlechts-Anhängen ausgehen. Ich erinnere daran, daß bei den Psychodiden die äußeren Kopulationsorgane sowohl mit Drüsen, als auch mit Sinnesorganen ausgestattet sind (p. 111 ff.).

Jedenfalls steht es fest, daß ein inneres Regulativ der sexuellen Instinkte vorhanden sein muß. Worin es besteht, darüber wissen wir nichts Sicheres. Bei den Psychodiden kommt mit größter Wahrscheinlichkeit die Reifung der Geschlechtsprodukte als bestimmender Faktor in Betracht.

Neue experimentelle Untersuchungen über diese Frage, die dringend erwünscht sind, haben die hier erörterten Gesichtspunkte, insbesondere den zeitlichen Ablauf der Instinkte, eingehender zu berücksichtigen.

b) Der Geruchsreiz.

Der Reiz, der auf die als Geruchsorgane bezeichneten Nervenendigungen erfolgt, ist chemischer Natur. Als wesentlich kommen für unsere Untersuchungen in Betracht: Geschlechtsduft, Bereitschaftsduft, Reizduft und der für die Eiablage maßgebende Duft, wobei als „Duft“ jede nicht als unangenehm, d. h. abschreckend wirkende chemische Substanz bezeichnet sei. Es ist bereits mehrfach von diesen Reizarten die Rede gewesen, sodaß wir uns hier kurz fassen können.

Welcher Art die Reizsubstanz ist, kann natürlich nicht entschieden werden. Es liegt der Annahme nichts im Wege, daß primär der Duft eine Substanz ist, die zu der Nahrung (hier der Larve) in Beziehung steht (vergl. *Coenomyia* und *Gastrophilus*, S. 19). Besonders gilt das für den Geschlechtsduft.

Es wurde oben (S. 38) als möglich hingestellt, daß die qualitative Empfindung der Geruchsorgane, etwa des ♀, sich nach der Begattung ändert, und die andere Annahme, daß nur die durch den Reiz hervorgerufene, von inneren Ursachen beeinflusste Reaktion sich ändert, d. h. qualitativ derselbe Reiz und dieselbe Reizempfindung zunächst die Bereitschaft, später die Eiablage auslöst, als unwahrscheinlich betrachtet. Die Untersuchung hat mit ziemlicher Sicherheit ergeben, daß es sich um qualitativ verschiedene Reize handelt, daß vor allem Geschlechtsduft, Bereitschaftsduft und Reizduft differente Substanzen darstellen (vergl. S. 29 ff., 58). Das scheint schon aus der Anlage besonderer Drüsen hervorzugehen.

Wenn auch durch die Annahme differenter Qualitäten diese Reize eine gewisse Komplikation erfahren, so ist es dennoch berechtigt, sie als relativ einfache Reize zu bezeichnen, die der erwähnten von Driesch ausgesprochenen Bedingung entsprechen.

Die große Bedeutung der Geruchsorgane im Tierreich steht außer Frage und mit der Tatsache im Einklang, daß auch von den Reizorganen der Psychodiden die „Duftorgane“ offenbar das Primäre sind.

c) Der Gesichtszreiz.

Die auf den Gesichtssinn wirkenden Reize sind gegenüber den Geruchsreizen wesentlich höher differenziert. Es ist nicht leicht, ihre Bedeutung als instinktauslösender Faktor näher zu analysieren.

Um das zu erkennen, braucht nur an das von Kerner (1905, p. 140 ff.) geschilderte Verhalten der Yucca-Motte (*Pronuba yucca-sella*) erinnert zu werden, ein Beispiel instinktiver Bewegungen, das auch Demoll (1917, p. 214) heranzieht. Nach der Begattung fliegt das ♀ eine Yuccablüte an, sammelt Pollen zu einem größeren Ballen und fliegt damit zur nächsten Blüte. Hier bohrt es den Fruchtknoten an, legt ihre Eier ab und klettert auf die Narbe herauf, um den Pollenballen hineinzustopfen und damit die Blüte zu befruchten.

Demoll nimmt an, daß hier nicht „das Bild der Yuccablüte, sondern deren Geruch den Auslösungsreiz darstellt. Denn wie sollte die Vorstellung einer Yuccablüte ererbt präformiert sein, und ohne diese Präformation wäre eine optische Einwirkung der Blume auf das Tier nicht recht vorstellbar, da die Blüte von jedem Standort aus betrachtet ein anderes Bild bietet, mithin die Auslösung sich nicht auf ein einziges, bestimmtes Bild festgelegt haben kann“ (p. 215).

In der Tat liegt hier ein großes Problem vor. Wenn auch angenommen werden kann, daß für das Aufsuchen der Blüte nur der Geruchsreiz in Betracht kommt, so ist nicht einzusehen, wie die Motte bei ihrer instinktiven Beschäftigung innerhalb der Blüten ohne Mitwirkung anderer Reize auskommen kann.

Untersuchen wir bei den Psychodiden die auf das Auge wirkenden Reize näher, so können wir Farben, Kontraste, Formen und Bewegungen als Reizarten unterscheiden.

1. Daß die Farbe als solche bei den Insekten als Reiz wirkt, ist durch von Frisch (1914) bewiesen, wenngleich es nicht an gegenständlichen Auffassungen fehlt. Für die Psychodiden liegt, wie bereits früher erwähnt wurde, kein Anlaß vor, einen Farbensinn zu fordern. Dagegen muß angenommen werden, daß Helligkeitswerte, vor allem reines Weiß, in besonderem Maße einen Reiz ausüben, wahrscheinlich jedoch nur auf kurzen Entfernungen. Nach Forel (1910, p. 12) haben wir es beim Insektenauge „mit einem relativen Grad der Deutlichkeit zu tun, die ihr Maximum direkt vor dem Auge erreicht.“

Reines Weiß, wie überhaupt ein bestimmter Helligkeitswert, kann wohl als einfacher Reiz bezeichnet werden.

2. Kontraste, d. h. helle Farben neben dunklen, sind gleichfalls als einfache Reize aufzufassen. Es ist hierbei gleichgültig, in welcher Richtung der Reiz erfolgt, daher die Ererbbarkeit bzw. Präformierung der Empfindung für derartige Reize erklärbar. Jedenfalls ist die Tatsache, daß Kontraste bei den ♂♂ in so hohem Maße zur Ausbildung gekommen sind, ein Beweis für ihre Reizwirkung. Es wird später noch näher darauf eingegangen werden.

3. Schwieriger liegt die Frage, wie die Form als Reiz wirkt. Die Ausbildung von besonderen „Schmuckformen“ läßt darauf schließen, daß irgend eine ererbte Reizwirkung besteht. Die Fähigkeit der Insekten für das Erkennen von Formen wird verschieden beurteilt. Für die Bienen hat v. Frisch (1914) einen Formensinn festgestellt.

Als auslösend für eine instinktive Bewegung kann die Form als solche jedenfalls kaum in Betracht kommen.¹⁾ Vielmehr ist anzunehmen, daß nicht die Form, sondern ihre „Intensität“ den Reiz darstellt, also nicht die plastische Gestaltung (etwa der Schmuckanhänge, sondern die durch sie bewirkte Vergrößerung des Gesamtbildes.

4. In hohem Maße wirken Bewegungen als Reiz. Es kommen hier nicht nur das Hin- und Herlaufen des ♂, seine kurzen Flüge, sondern vor allem auch die plötzliche Entfaltung des Schmuckapparates und des Herüberlegen des Flügels als Bewegungsreiz in Betracht (vgl. oben p. 73 f.).

Daß, wie das Auge der meisten Tiere, auch das Insektenauge in besonderer Weise durch Bewegungen gereizt wird, ist durch Versuche sichergestellt (Exner, 1875). Und zwar ist es eine Wahrnehmung von Bewegungen an sich, die hier vorliegt, deren bewirkender Reiz also nicht an individuelle Objekte gebunden ist. In diesem Sinne verstanden, ist die Bewegung ein „einfacher“ Reiz.

Es ist jedoch zu beachten, daß Bewegung stets an einem Objekte haftet und daher der Reiz mit einem andern kombiniert ist, sodaß aus der Kombination eine verschiedenartige Reaktion resultieren kann.

d) Der Gefühlsreiz.

Neben dem Geruchssinn ist der Tastsinn der Insekten zu den niederen Sinnen zu rechnen. Bei allen Insekten mit härterem Chitinpanzer (im allgemeinen allen Imagines) ist der Tastsinn lokalisiert auf besondere Nervenendorgane, die Tasthaare. Ob bei den Psychodiden mehr oder weniger das ganze Haarkleid sensibel ist, bedarf noch näherer Untersuchung; bei allen Haaren, die gelenkig eingefügt sind, also keine bloßen Kutikularfortsätze darstellen, kann eine gewisse Sensibilität angenommen werden. Jedenfalls sind aber besondere Haare, meist von etwas starrer Beschaffenheit, als besonders empfindliche Tastorgane ausgebildet.

Die Reize, mit denen wir es hier zu tun haben, werden durch Berührung wirksam. Die überwiegende Mehrzahl der Berührungsorgane der ♂♂ befinden sich an den Antennen. Es ist anzunehmen, daß der Reiz auf die Antennen des ♀ wirkt. Da es feststeht, daß die Haare der Antennen in besonderem Maße sensibel sind, steht dieser Auffassung nichts entgegen. Die Berührungsorgane an den vorderen Oberschenkeln und der unteren Flügelfläche scheinen auf die Tastorgane an den Beinen des ♀ zu wirken. Wir dürfen die vielfach an den Beinen ausgebildeten stärkeren Borsten oder längeren Haare wohl durchweg als Tastorgane ansprechen, da im allgemeinen alle Extremitäten mit solchen ausgestattet sein müssen.

¹⁾ Vielleicht ist die flächenhafte Form anzunehmen.

Es wurde die Vermutung ausgesprochen (S. 74), daß die „Umarmung“ als solche schon einen Berührungsreiz darstellt. Seine Wirkung erstreckt sich auf einen weiteren Bereich und dürfte vor allem die Tasthaare, die sich am Kopf befinden, beanspruchen. Starre, längere Haare oder Borsten sind besonders am Clypeus, am hinteren Augendeckel sowie an den Tastern bei allen Imagines vorhanden.

Auf den Berührungsreiz, der während der Kopulation durch Ergreifen der Genitalanhänge erfolgt, soll hier nicht näher eingegangen werden.

Es wurde schon früher angedeutet, daß über den Berührungsreiz, in dem hier vorliegenden Sinne, bisher von den Insekten wenig bekannt ist. Im allgemeinen ist zweifellos der Berührungsreiz ein „abschreckender“ Reiz, der Fluchtreflex auslöst. Wo, wie bei den Ameisen und anderen Insekten, gegenseitige Berührung vorkommt („Antennensprache“, vergl. oben S. 12), ist es fraglich, ob es sich um reinen Berührungsreiz handelt, oder aber der Kontaktgeruch dabei eine Rolle spielt.

In dem hier vorliegenden Falle handelt es sich vermutlich um einen ausschließlich mechanischen Reiz. Ein solcher kann als einfachste Reizart betrachtet werden.

Hinsichtlich seiner Wirkung ist zu berücksichtigen, daß er mit anderen Reizen kombiniert oder ihnen koordiniert ist; daß die Imago, wenn der Reiz erfolgt, bereits in hohem Maße unter der Einwirkung anderer Reize steht. Man kann in etwa den „Umarmungsreiz“ mit dem Berührungsreiz, der bei der Kopulation erfolgt, auf eine Stufe stellen. Damit wird die Wirkung des Reizes verständlich.

Aus Vorstehendem ergibt sich, daß bei den hier in Betracht kommenden Reizen es sich im allgemeinen um solche handelt, die wir unbedenklich als „einfach“ ansprechen können. Auch die auf das Auge wirkenden Reize, wenn wir im wesentlichen die „Intensität“ der Farben, Kontraste, Formen und auch Bewegungen als Reiz annehmen, sind als relativ einfache aufzufassen. Es liegt kein Anlaß vor, der Imago als solcher, also einem „spezifischen, typischen Körper“, irgend welche Reizwirkung zuzuschreiben.

III. Die „Reizempfindung“.¹⁾

Wenn Forel (1910) sagt, „daß die Insekten im großen und ganzen die gleichen Reize empfinden wie wir, und daß ihre durch Licht, Berührung, chemische Reize, Erschütterungen, Wärme, Kälte ausgelösten Empfindungen den entsprechenden Empfindungen in uns selbst zwar sicher nicht gleich, aber wahrscheinlich von ihnen auch nicht fundamental verschieden sind“ (l. c. p. 385), so muß dazu bemerkt werden, daß wir über das Wesen der Empfindung, vor allem der niederen Tiere, nichts wissen können. Es ist nur die Reaktion, die auf einen Reiz hin erfolgt, unserer Beobachtung zugänglich, nicht

¹⁾ Vergl. die Anmerkung zu p. 27.

die Empfindung selbst, wie Forel selbst es auch in seinen einleitenden Bemerkungen betont (l. c. p. 2).

Wenden wir diese Erwägung auf unseren Fall an, so erhellt, daß Ausdrücken wie „Schmuck“ und „Duft“ nur insofern Berechtigung zukommt, als durch sie die resultierende Reaktion veranschaulicht wird. Wir vermögen nicht zu beurteilen, welche Art von Empfindung durch den Reiz ausgelöst wird.

Rein physiologisch betrachtet, ist die „Empfindung“ die Umsetzung einer Energieform in eine andere, die „Nervenerregung“, die als „Nervenwelle“ weitergeleitet wird.

Wenn wir sagen, die Empfindung ist „angenehm“ oder „abschreckend“, so müssen wir uns hüten, damit die Annahme eines Bewußtseinsvorganges oder eines Affektzustandes (in anthropomorphem Sinne) zu verbinden, für dessen Vorhandensein kein Beweis vorliegt.

Es kann natürlich nicht meine Aufgabe sein, hier auf die Physiologie und Psychologie der Empfindungsvorgänge näher einzugehen. Es sei nur betont, daß versucht werden muß, bei instinktiv erfolgenden Reaktionen Reiz und Empfindung auf möglichst einfache Basis zurückzuführen. Hierin ist Driesch (vergl. oben) unbedingt zuzustimmen.

Hinsichtlich der Geruchs- und Tastempfindung bereitet das keine erhebliche Schwierigkeit; auch dann nicht, wenn wir etwa das „Gesetz der spezifischen Energie“ der entsprechenden Sinneszellen nicht als allgemein gültig anerkennen wollen. Ich verweise hier auf meine früheren Ausführungen über die Physiologie der Geruchsorgane (S. 25 ff.).

Jedenfalls muß — um das nochmals zu betonen — aus dem Verhalten der Imagines gefolgert werden, daß bestimmte Erregungszustände der Sinneszellen den verschiedenen Reizarten adäquat, von vorneherein oder in bestimmter Folge auf diese abgestimmt sind. Es ist nicht wahrscheinlich, daß die Geruchskegel des ♀ etwa den Geschlechts- oder Reizduft eines artfremden ♂ überhaupt empfinden. Ebenso muß der eigene Duft der Imago für sie selbst ohne jede Wirkung sein, weil andernfalls die Lage der Geruchsorgane zwischen den Ascoiden nicht zu erklären wäre.

Ist somit einerseits eine bestimmte qualitative Differenzierung der Geruchsorgane der Imago sehr wahrscheinlich, so liegt andererseits der Annahme nichts im Wege, daß dasselbe Geruchsorgan auf qualitativ verschiedene Reize (die verschiedenen Duftarten) reagiert, indem diese entweder sich ergänzende (übergeordnete) oder gesteigerte Erregungszustände bewirken (vergl. S. 31). Immerhin bleiben es relativ einfache Empfindungen, um die es sich hier handelt.

Etwas anders liegen die Verhältnisse bei dem Gesichtssinn. Hier wechseln die Reize dauernd, also auch die Empfindungen.

Versuchen wir, die auf dem Gesichtssinn beruhenden Empfindungen als instinktauslösend zu erklären, so kann es nur durch die Annahme geschehen, daß lediglich ganz bestimmte Empfindungen zu bestimmten Reaktionen führen. Es sei auf die Untersuchungen

von Minkiewicz (1909) über den „Chromotropismus“ bei Tieren, insbesondere Crustaceen, verwiesen, die zu einer vereinfachten Auffassung der ererbten Empfindung von bestimmten Farben als Reiz zu führen scheinen. Für andere Objekte der Gesichtsempfindung, soweit sie die Voraussetzung zu lebensnotwendigen Reaktionen darstellen, ist ohne Zweifel ein ähnlicher „Tropismus“ anzunehmen.

Ich habe oben versucht, den Gesichtsseizen eine möglichst einfache Form zu geben. Was bedeuten aber „Kontrast“ und „Intensität“, von denen die Rede war, als Reiz? Beide sind keine „Energieform“, können also an sich keine Reizwirkung ausüben.

Diese Bezeichnungen sind nur in dem Sinne gebraucht und zu verstehen, als mit ihnen die Steigerung einer bestimmten Reizart zur Erreichung höchstmöglicher adäquater Erregung zum Ausdruck gebracht werden soll. Also etwa so, daß ein allgemein oder teilweise auf Weiß abgestimmtes Auge durch möglichst reines Weiß in eine höhere, erst in diesem Zustande reflexauslösende, Erregung versetzt wird. Dasselbe gilt für die „Form“ oder „Bewegung“; bei der letzteren besteht die Steigerung wohl wesentlich in einer Häufung der Reize.

Legen wir den Empfindungen des Gesichtssinnes diese Auffassung zugrunde, so zwingt auch der „Schmuck“ als Reiz nicht zur Annahme sehr komplizierter Empfindungsvorgänge, deren Ererb- und Präformiertsein damit einigermaßen dem Verständnis näher rückt.

Die Tastempfindung, um solche handelt es sich bei der Aufnahme von mechanischen Berührungsreizen, ist als durchaus einfacher Natur anzusehen. Ich wies schon darauf hin, wie die Wirkung des Berührungsreizes, die sonst einen Fluchtreflex auslöst, in diesem Falle erklärt werden kann.

IV. Die „Reaktion“.

Wenden wir uns jetzt noch kurz den Erscheinungsformen der instinktiven Bewegung — den auf innere und äußere Reize hin erfolgenden Reaktionen — zu, so kommen als für unsere Untersuchung wichtig vor allem die „Bereitschaft“, die „Sprödigkeit“ und die „Erregung“ in Betracht.

Ich habe bereits mehrfach über diese Reaktionszustände oder Vorgänge mich zu äußern Gelegenheit gehabt und möchte hier nur einigen grundsätzlichen Bemerkungen Raum geben.

a) Die „Bereitschaft“.

Sie stellt jenen in bestimmten Äußerungen sich offenbarenden Zustand der Imago dar, der im wesentlichen durch die Reifung der Geschlechtsprodukte (oder andere, uns unbekanntere innere Faktoren) hervorgerufen und beeinflusst wird.

Es wurde schon betont, daß Äußerungen der Bereitschaft möglich sind ohne vorhergegangene Einwirkung äußerer Reize oder Reiz-

empfindungen. Damit ist auch für die Auffassung der letzteren als rein physiologische Vorgänge eine Grundlage gewonnen. Es liegt in der Tat kein Anlaß vor, irgend welche psychischen Momente für die Bereitschaftsäußerungen in Betracht zu ziehen. Den Einwirkungen oder Reizen, die von den Geschlechtsdrüsen oder anderen inneren Ursachen ausgehen, sind am nächsten die chemoreceptorisch vermittelten Reize der Duftdrüsen des anderen Geschlechtes verwandt. Damit steht im Einklang, daß Bereitschaftsäußerungen, die nicht spontan erfolgen, durch den Duftreiz ausgelöst werden. Der Duftreiz ist aber offenbar nur dann von einer Wirkung, wenn sowohl die Sinneszellen den Zustand der Aufnahmefähigkeit — der „Reizstimmung“ —, als auch die Umschaltunzentren den Zustand der „Reaktionsstimmung“ erlangt haben.

b) Die „Sprödigkeit“.

Wir sehen bei dem ♀ auch in solchen Fällen, in denen bereits Äußerungen der Bereitschaft erfolgt sind, durchaus nicht immer ohne Weiteres eine „Gefügigkeit“, die Kopulation über sich ergehen zu lassen. Es sind offenbar weitere Einwirkungen auf die „Reaktionsstimmung“ nötig, bis der Endeffekt eintritt.

Wir sind auch hier imstande, die Vorgänge rein physiologisch zu erklären. Es handelt sich zweifellos um ein auf biochemischen Umsetzungen beruhendes Wachsen der Reaktionsstimmung. Ist diese Stimmung bereits weit fortgeschritten, so genügen geringe Reize, um die Reaktion auszulösen.

Auf diese Weise erklären sich vielleicht alle jene Versuche und Beobachtungen (vergl. Th. H. Morgan, 1909, p. 516 ff; Plate, 1919, p. 292 ff), die einen geringen Einfluß äußerer Reize — der „Reizorgane“ — auf die Gefügigkeit des ♀ zu beweisen scheinen und Anlaß zu der Behauptung gegeben haben, daß vor allem den Schmuckorganen und Schmuckfarben keinerlei Bedeutung für die Begattung zukomme.

Es ist in jedem Einzelfalle bei Untersuchungen über diese Frage zu prüfen, wie die „Bereitschaft“ des ♀ verläuft. Nach meiner Ansicht kann das Problem der „Sprödigkeit“ nur durch die angedeutete Auffassung einer Lösung näher geführt werden.

Um es noch einmal kurz auszuführen: Die „Reaktionsstimmung“ des ♀ löst zunächst die Bereitschaftsäußerungen aus, bedarf aber einer weiteren Steigerung, um den Begattungsreflex zu betätigen. Diese Steigerung kann schon durch innere Ursachen in dem Maße bewirkt werden, daß geringe Außenreize — hier der Duft des ♂ — genügen, um den Endreflex auszulösen. Ist der Zustand dieser Stimmung nicht soweit fortgeschritten, so sind weitere Außenreize — verstärkte Duftreize, Erregung des Gesichtssinnes, schließlich Berührungsreize — erforderlich, um den Begattungsreflex zu erreichen.

Der Ablauf dieser „Reaktionsstimmung“ ist also zunächst wesentlich beeinflußt durch den Ablauf der inneren „Reifung“, einen Faktor, der in der Konstitution der betreffenden Art begründet ist.

c) Die „Erregung“.

Wie der Zustand und die Äußerungen der „Erregung“ aufzufassen sind, ergibt sich bereits aus dem Vorstehenden. Die Erregung ist lediglich der Ausdruck der „Reaktionsstimmung“ wie die Sprödigkeit und zeigt wie letztere eine Steigerung in der Auflösung von Reflexen, die auf rein physiologische Ursachen — Einfluß innerer und äußerer Reize — zurückgeführt werden kann.

Wenn Plate (1913, p. 295) sagt: „das ♀ sieht die sexuelle Erregung des Männchens und wird davon selbst ergriffen; je intensiver das ♂ seine Erregung äußern kann, desto leichter geht sie auf das ♀ über“, so führt das leicht zu einer falschen Vorstellung. Von einem „Sehen der Erregung“ kann wohl nicht die Rede sein, da mit diesem Ausdruck sich ein psychisch-intellektueller Begriff verbindet, den anzunehmen kein Grund vorliegt. Nach Forel (1910) besitzen die Insekten „einzelne Kategorien von Gefühlen und Affekten, die je nach Art, Gattung und Familie mehr oder weniger stark entwickelt sind“ (S. 166). Er nennt als solche Zorn, Angst, Entmutigung, Eifersucht, Zuneigung und Tölkühnheit; bezeichnet es aber zugleich „als selbstverständlich, daß wir uns von der speziellen subjektiven Art und Weise, wie Insekten ihre Gefühle empfinden, kein deutliches Bild zu machen vermögen“ (p. 167). Hiernach ist es doch wohl richtiger, von vorneherein nicht von „Affekt“-Zuständen bei Insekten zu reden! Jedenfalls haben die Beobachtungen an Psychodiden keinen Anlaß gegeben, solche anzunehmen. Die „Erregung“ ist ein physiologischer Vorgang, der keinerlei Einfluß eines Affektes, also eines psychischen Vorganges oder Zustandes, erkennen läßt. Das geht schon daraus hervor, daß bei hoch gesteigerter „Reaktionsstimmung“ Männchen mit einander oder an der Glaswand des Zuchtgefäßes (vergl. oben p. 75) zu kopulieren versuchen.

V. Die „geschlechtliche Zuchtwahl“.

Die Ausbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale, die das ♂ vor dem ♀ auszeichnen, versuchte Darwin (1875) durch die „geschlechtliche Zuchtwahl“ zu erklären.

Umstritten ist von seiner Theorie vor allem die Bedeutung der „Reizorgane“ des ♂, deren Wert für die „Wahl“ des Weibchens, wie schon erwähnt, vielfach angezweifelt wird (vergl. Plate, 1913, p. 288).

Von einer „Wahl“ des ♀, wenn damit ein intellektuelles Vergleichen der werbenden Männchen und Bevorzugen eines besonders zusagenden zum Ausdruck gebracht werden soll, kann in der Tat — wenigstens bei den Insekten — nicht die Rede sein.

Aber es besteht nach dem oben Gesagten kein Zweifel, daß den Reizorganen eine große Bedeutung bei der Werbung um die Gefügigkeit des ♀ zuerkannt werden muß.

Um das zuzugeben, ist man nicht gezwungen, ein bewußtes Werben, d. h. Anwenden der Reizmittel, seitens des ♂ und ein bewußtes Wählen seitens des ♀ anzunehmen. Wenn eingewandt wird, daß abgeflogene, also ihres Schmuckes beraubte Schmetterlingsmännchen — auch für die Psychodiden trifft das zu — gerade so gut zur Kopula zugelassen werden, wie intakte, so ist dazu zu bemerken, daß einmal nach den obigen Ausführungen die „Reaktionsstimmung“ des ♀ maßgebend ist für die Zulassung, außerdem aber das ♂ in der Regel nicht durch eine Reizart besonders ausgezeichnet ist, sondern weitere Reizmittel besitzt, um das ♀ zu erregen. Die „Reizorgane“ sind nur eine Manifestation der besseren Konstitution des Individuums; ein der Reizorgane teilweise verlustig gegangenes ♂ kann schon auf Grund schärferer Sinnesorgane oder schnellerer Beweglichkeit einen Vorteil vor Geschlechtsgenossen gewinnen, indem es als erstes zur Stelle ist.

Hesse (1910, p. 489 ff.) nimmt an, daß die „Zieraten, die Farbenpracht und Farbenfülle, nur ein Ausfluß des Überschusses sind, der infolge der geringeren materiellen Leistungen bei dem ♂ vorhanden ist, und daß sie sich unabhängig von einer Wahl durch die Weibchen bilden können. Sie entspringen der durch den Überschuß gesteigerten Variabilität der Männchen.“ Eine ähnliche Auffassung hat schon Wallace (1889, Kap. X) vertreten. Sie könnte allenfalls die morphologischen Vorbedingungen für die Entstehung der Reizorgane bei dem einen Geschlecht erklären; es ist aber einzuwenden, daß die Erbfaktoren, auf denen die sekundären Geschlechtsmerkmale beruhen, in jedem Geschlecht gekoppelt, mit andern Worten, nicht dem Geschlecht, sondern der Art eigen sind. Plate sieht daher die Ansicht von Wallace als widerlegt an (1913, p. 336). Keinesfalls kann sie als Erklärung für die phylogenetische Entwicklung der Organe genügen.

Doflein (1914, S. 512) fügt seinen bereits an anderer Stelle (S. 13) zitierten Äußerungen über die Bedeutung der Werbewebungen — die übrigen Reizmittel sind von demselben Gesichtspunkte aus zu betrachten — einige Andeutungen über die mögliche Entstehungsursache jener Bewegungsformen an: „Somit kann es vollkommen unter dem Einfluß der natürlichen Zuchtwahl geschehen sein, daß diese Gewohnheiten sich herausgebildet haben. Infolge des Ersatzes der Gewaltanwendung und des Kampfes durch sie mußte eine Menge von Verletzungen und Todesfällen den betreffenden Tierarten erspart werden. Somit war die Basis gegeben, welche ihre Entwicklung wenigstens erlaubte. Es scheint mir aber nicht sehr wahrscheinlich, daß wir letztere allein durch natürliche Zuchtwahl erklären können.“ Zweifellos birgt die Ansicht Doflein's, daß der „Selbsterhaltungsinstinkt“ des ♀ gegenüber dem Verhalten des ♂ eine wichtige Rolle spielt, sehr viel Wahres in sich. Dieser Selbsterhaltungsinstinkt des ♀

muß durch die Reizmittel des ♂ bzw. die durch sie bewirkte Erregung des ♀ überwunden werden. „Natürlich ist dabei an einen vollkommen unbewußten Vorgang zu denken. Die Betäubung, die wir als Folge der Handlungen der Männchen bei den Weibchen vielfach beobachten konnten, unterdrückt jene für das Individuum wichtigeren Instinkte.“ (l. c. S. 511.) Auch die „Sprödigkeit“ der Psychodidenweibchen — die ich oben (S. 125) von einem andern Gesichtspunkte aus betrachtet habe, — steht letzten Endes unter dem Einfluß des Selbsterhaltungsinstantes. Ich erwähnte bereits, daß durchweg Berührungsreiz bei einem Insekt Fluchtreflex auslöst. Dieser Fluchtreflex muß zunächst ausgeschaltet werden. Wir kommen dann aber auch aus dieser Erwägung heraus zu der Annahme einer gewissen „Wahl“ der Männchen, denn es wird dasjenige Männchen, welches über die vollkommensten Reizmittel verfügt, natürlich den anderen in der „Betörung“ des Weibchens voraussein. Ob übrigens die Annahme, daß Gewaltanwendung eine Menge von Verletzungen und Todesfällen hätte mit sich bringen müssen, verallgemeinert werden kann, erscheint mir doch sehr fraglich.

Aus dem Vorstehenden erhellt, wie schwierig die Frage nach den Ursachen für die Entstehung und Ausbildung der Reizorgane und der Werbehandlungen liegt. Die Feststellung, daß zweifellos die Männchen, deren Reizorgane eine vollkommeneren Ausbildung aufweisen, im Vorteil gegenüber Geschlechtsgenossen sind, könnte zu gunsten der Zuchtwahltheorie sprechen. Trotzdem schließe auch ich mich der Ansicht Doflein's an, daß die Zuchtwahl allein nicht genügt, um die fraglichen Bildungen zu erklären.

Ohne hier endgültig zu dem Problem Stellung nehmen zu wollen, möchte ich einige Gesichtspunkte anführen, die mir als wesentlich erscheinen und vielleicht eine Erklärung ermöglichen.

1. Die Annahme, daß die sekundären Geschlechtsmerkmale der Ausdruck eines „Kraftüberschusses“ sind, ist durchaus nicht von der Hand zu weisen. Aber dieser Überschuß liegt nicht in dem Geschlecht, sondern in der Art, und ist vermutlich in erster Linie begründet in der Lebensweise der Larven.

2. Die Entstehung der Reizorgane aus der Darwin'schen „Zufallstheorie“ zu erklären, dürfte große Schwierigkeiten bereiten. Alle Anzeichen deuten darauf hin, daß eine gewisse „Praedisposition“ zur Ausbildung dieser Organe vorliegt, daß der „Kraftüberschuß“ sich bereits vorhandener Anlagen bedient. Als solche wären zu nennen: Neigung zur Sekretion von Duftstoff, die vielleicht mit der Ernährung der Larven im Zusammenhang steht; Neigung zur Ausbildung von Schuppenhaaren; phylogenetisch ererbte Tendenz zur Bildung bestimmt gelegener Anhänge. Möglicherweise hat den Anstoß zur Ausbildung der Drüsen und Anhänge an Kopf und Thorax eine nach dem Vorderkörper hin gerichtete Steigerung des Blutdruckes gegeben, wenigstens liegt für die dehnbaren Anhänge die Annahme nahe (vergl. S. 77), daß ihre Ausbildung durch den Blutdruck gefördert wurde.

3. Die bei manchen Pflanzen beobachtete „Mutation“ — soweit sie auf direkter Veränderung des Idioplasmas beruht

(vergl. Hertwig, 1916, p. 365 ff.) — erstreckt sich in der Regel auf ganz bestimmte Merkmale und zeigt in der Veränderung dieser Merkmale eine steigende Tendenz. Hierin ist mehr als ein bloßer Zufall zu erkennen. Ich werde später von den Beobachtungen an Psychodidenmaterial einige Fälle anführen, die als Anzeichen einer ähnlichen — man kann sagen „lokalisierten“ — Mutation gedeutet werden können. Betrachten wir hier als Beispiel nur die verschiedenen Veränderungen, die die Flügelform bei den Männchen von *Ulomyia fuliginosa*, *U. incurva* und *P. fusca* zeigt. Bei allen diesen Arten liegt das Bestreben einer Verbreiterung der Flügelfläche vor, deren Auswirkung allerdings nur bei dem einen Geschlecht in die Erscheinung tritt.

Also wahrscheinlich nicht der „Zufall“, sondern die — nach meiner Ansicht bestimmt (orthogenetisch) gerichtete — Mutabilität der Psychodiden als „Ausdruck eines verborgenen Zustandes oder einer verborgenen Tendenz“ (Hertwig, 1916, p. 633) ist als Ursache für die Entstehung der Reizorgane anzusehen.

4. Offenbar steht die Entwicklung der Reizorgane in Korrelation zu dem Verhalten des anderen Geschlechtes, wie sich dies aus dem früher Gesagten mit großer Eindringlichkeit ergibt. Es kann vielleicht angenommen werden, daß die höhere Differenzierung einer Art, die sich bei dem ♂ in der Vervollkommnung des Reizapparates ausprägt, bei dem ♀ eine größere „Sprödigkeit“ (vielleicht infolge Verzögerung der Reifung) zur Folge hatte.

Diese Annahme würde auch die Änderung des männlichen Instinktes (der Werbebewegungen) erklärlich machen.

5. Die Bedeutung der „sexuellen Zuchtwahl“, die zu leugnen nach dem oben Gesagten kein Anlaß vorliegt, ist meines Erachtens darin zu suchen, daß durch sie die Erhaltung der vollen Wertigkeit der Art gewährleistet wird, vor allem gewisse Merkmale — hier die „Reizorgane“ — auf der Höhe ihrer prospektiven Potenz erhalten bleiben. So stärkt gewissermaßen die Zuchtwahl die Grundlage, auf der die Weiterentwicklung fußt.

6. Daß die Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl allein nicht ausreicht, um die Ausbildung und Entwicklung der Organe zu erklären, ergibt sich aus einer Gegenüberstellung der bereits mehrfach genannten, nahe verwandten und neben einander vorkommenden Arten *P. nubila* und *trivialis*. Wie schon gesagt, lassen sich die Larven und ♀♀ dieser beiden Arten kaum oder überhaupt nicht unterscheiden. Dagegen ist das ♂ von *nubila* gegenüber dem von *trivialis* ganz auffallend geschmückt. *Trivialis* ist die häufigere, überall verbreitete Art, *nubila* erhielt ich bisher (mit *trivialis* zusammen) nur wenige Male. Ohne Zweifel ist *trivialis* die Stammform von *nubila*.¹⁾ Wenn wir nicht für *nubila* eine lokale Entwicklung bis zur heutigen Form annehmen

¹⁾ Es ist noch näher zu untersuchen, ob nicht das *nubila*-♂ überhaupt nur eine unter besonderen Bedingungen auftretende Mutante der Stammform *trivialis* ist.

wollen, was ich für unmöglich halte, müßte dann nicht die „Zuchtwahl“ längst jenes kümmerlich ausgestattete *trivialis*-♂ ausgemerzt haben?

In der Tat eine Frage, aus der deutlich die Unzulänglichkeit der Zuchtwahltheorie erhellt und eine gewisse Berechtigung jener Anschauungen sich ergibt, die das „Werden der Organismen“ aus außerhalb des Machtbereiches der Selektion liegenden Ursachen zu erklären suchen. Ich sage „gewisse“ Berechtigung; denn ganz die Bedeutung der Selektion leugnen, hieße unser Streben nach Erkenntnis eines Hilfsmittels berauben, dessen wir doch wohl in manchen Fällen nicht ganz entraten können.

Darwin selbst betrachtete seine Theorie — im Gegensatz zu manchem seiner Nachfolger — nicht als „allmächtiges“ Prinzip. Daß sie ein solches nicht sein kann, unterliegt heute keinem ernstlichen Zweifel. „Je tiefer man in das wirkliche Geschehen eindringt, umso mehr sieht man ein, daß wir noch weit von dem Moment entfernt sind, in dem wir das Geschehen durch einige einfache Prinzipien erklären können. — Die neue Biologie sucht langsam aufbauend erst die Grundlagen zu schaffen, auf welche in Zukunft eine solche generelle Theorie einmal gestützt werden kann“ (Doflein, 1911, p. 149).

Anmerkung während des Druckes. In einem inzwischen in der Naturw. Wochenschrift (1922, a) veröffentlichten Aufsatz habe ich die hier nur kurz angedeuteten Erklärungsmöglichkeiten etwas ausführlicher behandelt. Ich habe besonders darauf hingewiesen, daß es schwierig ist, die frgl. Bildungen etwa durch das Lamarck'sche Prinzip der Gebrauchswirkung zu erklären. Den dort angeführten Gründen sei hier noch der Hinweis auf die Schmuckmerkmale der Flügel (*Ulomyia* usw.) hinzugefügt, deren Ausbildung m. E. durch irgendwelche funktionelle Bewirkung oder auch Steigerung des Blutdruckes wohl kaum beeinflußt sein kann. „Psychische“ Faktoren hier zu Hülfe zu nehmen, erscheint mir gleichfalls unzulässig. Wie soll etwaige „Bedürfnisempfindung“ der ♂-Imago oder ein „Organintellekt“ zu einer Verbiegung des Flügelvorderrandes oder einer Einfaltung der Flügelfläche führen? Oder zu einer Vergrößerung der Flügelfläche, wobei der verbreiterte Flügelteil durch dunkle Haare oder Schuppen noch besonders hervorgehoben und dazu am Vorderrande eine weitere Verbreiterung nur vorgetäuscht wird (*auriculata*)? Wenn andererseits es sich zeigt, daß derartige Flügelmerkmale gerade oder sogar — wie wahrscheinlich — nur bei solchen Arten vorhanden sind, die mit den Flügeln besondere Manipulationen vornehmen, ihre Flügel bei der Werbung (Umarmung) dem ♀ gewissermaßen ad oculos demonstrieren, so sind wir nachgerade gezwungen, hier eine gewisse Beziehung zwischen Instinkt und morphologischem Merkmal wenigstens in der Art zu postulieren, daß wir von der Annahme einer „Zufälligkeit“ dieser Übereinstimmung absehen. Hier liegt es in der Tat nahe, der sexuellen Zuchtwahl einen Einfluß auf die Ausbildung der betr. Schmuckmerkmale (solche sind

es zweifellos) einzuräumen. Aber es bleibt zu berücksichtigen, daß die Annahme einer allmählichen Entwicklung uns veranlassen muß, den Selektionswert der Bildungen zu bezweifeln, die Annahme eines sprunghaften Entstehens — gerade bei diesen ganz bestimmten Arten — doch wieder notwendig auf innere Bildungsfaktoren zurückführt.

Ich habe an genannter Stelle, etwas abweichend von der oben vertretenen Annahme einer orthogenetisch gerichteten Mutabilität, versucht, die Entwicklung des Reizapparates unter Zuhilfenahme der Zuchtwahlwirkung aus a priori unbestimmt gerichteten, d. h. in diesem Sinne „zufälligen“, aber auf inneren Ursachen infolge äußerer Bewirkung beruhenden und durch phylogenetisch ererbte Potenzen in ihrer Ausbildung beeinflussten Abänderungen zu erklären. Das letzte Wort kann in dieser Frage erst dann gesprochen werden, wenn weitere genaue Beobachtungen an möglichst zahlreichen Arten vorliegen, zugleich aber auch — wie ich bereits oben eingangs meiner „theoret. Erörterungen“ bemerkte — die fragl. Eigentümlichkeiten eingehend auf ihren morphologischen bzw. phylogenetischen Wert geprüft worden sind.

Zusammenfassung und Schluß.

Soweit es die Untersuchung ergab und zuließ, habe ich bereits an verschiedenen Stellen die Resultate derselben kurz zusammengefaßt. Es sei hier nur auf die wichtigsten Ergebnisse dieser Arbeit hingewiesen.

1. Die Geruchsorgane der Psychodiden-Imagines zeigen erheblichere Unterschiede in der Zahl und Ausbildung nur hinsichtlich der Arten, nicht der Geschlechter. Die biologisch-physiologische Betrachtung lehrt, daß die Geruchsorgane des ♂ wohl ausschließlich der Wahrnehmung des Geschlechts- und Bereitschaftsduftes, diejenigen des ♀ der Perception gewisser weiterer Reizarten dienen. Es muß als wahrscheinlich angenommen werden, daß die Geruchsorgane qualitativ bestimmten Reizarten adäquat sind, verschiedene Reizarten additive oder übergeordnete Wirkungen hervorrufen, und bei dem ♀ die Qualität der Reizempfindung nach der Begattung eine Umbildung erfährt (2. Kap., B, II; 5. Kap.; 8. Kap.).

2. Die vielgestaltigen hyalinen Schläuche an den Antennen aller Psychodiden und auch anderer Dipteren — die „Askoide“ — sind nicht als Sinnesorgane, sondern als Sekretorgane aufzufassen. Sehr wahrscheinlich handelt es sich in ihnen um Organe des „Geschlechtsduftes“. Bei manchen Psychodiden-Männchen sind die Askoide durch Vergrößerung oder Hinzutritt accessorischer Schläuche vor denen des ♀ ausgezeichnet und in den Dienst der geschlechtlichen Erregung des ♀ getreten. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß die Askoide aus Sinnesorganen hervorgegangen sind (2. Kap.).

3. Alle Psychodiden-Imagines besitzen am Metathorax dicht über der hinteren Flügelwurzel ein behaartes, zapfenförmiges Organ, das „Epipterygalorgan“, das durch eine als „Verschlußapparat“ eingerichtete Faltung der hinteren Flügelbasis geschützt ist. Das Organ steht zu bestimmten Äußerungen der Imago in Beziehung, die nach Eintritt der Geschlechtsreife („Bereitschaft“) erfolgen. Die „Bereitschaftsäußerungen“ bestehen im allgemeinen bei dem ♀ in einem kurzen Flügelschlagen, bei dem ♂ in zitternden Bewegungen der Flügel oder des ganzen Körpers. Das Epipterygalorgan ist als das Organ des „Bereitschaftsduftes“ zu deuten (3. Kap.; 5. Kap.).

4. Zahlreiche Psychodiden-Männchen sind mit besonderen Reizorganen (Erregungsorganen) ausgestattet. Die Ausbildung dieser Organe zeigt verschiedene Grade der Vervollkommnung. In seiner höchsten Differenzierung umfaßt der „sexuelle Reizapparat“ außer allgemeiner „Schmuckfärbung“ durch meist weiße oder schwarze Behaarung auffallende dehbare „Schmuckanhänge“, starre oder dehbare „Duftorgane“ und stachelartige Bildungen als Organe des „Berührungsreizes“ (4. Kap.; 6. Kap.). Zu diesen eigentlichen Reizorganen treten außer den sekundär bei manchen ♂♂ höher entwickelten „Askoidalorganen“ (s. o.) bei vielen Arten besondere Reizdrüsen der Genitalanhänge (7. Kap.).

5. Die Ausbildung des sexuellen Reizapparates steht in engem Zusammenhang mit den Vorgängen vor der Begattung, der „Werbung“ des ♂, die bei den hochdifferenzierten Arten in einer mit der Entfaltung des Schmuck- und Duftapparates verbundenen innigen Berührung der Vorderkörper der beiden Imagines — der „Umarmung“ — ihren Höhepunkt findet (5. Kap.).

6. Der Zusammenhang zwischen Werbebewegungen und Ausbildung des Reizapparates prägt sich in der Weise aus, daß die verschiedenartige Differenzierung des Werbungsvorganges bei einzelnen Arten im Einklang steht mit der Differenzierung des Reizapparates dieser Arten (5. Kap.). Aus diesem Zusammenhang läßt sich die funktionelle Bedeutung der einzelnen Organe erkennen.

7. Als wesentlich für die Auffassung der physiologischen Bedeutung des Reizapparates muß die Erkenntnis angesehen werden, daß die „Sprödigkeit“ des ♀ ein Zustand mangelnder Reife ist, daß diese „Reife“ beeinflusst wird sowohl von inneren Faktoren als zweifellos auch äußeren Reizen (5. Kap., 8. Kap.). Die „Gefügigkeit“ des ♀ zur Kopulation tritt ein, sobald durch innere oder innere und äußere Reize die „Reaktionsstimmung“ zum Ablauf des instinktiven Begattungsreflexes erreicht ist. Hieraus erklärt sich zwanglos die „Wahl“ des ♀.

8. Wenn auch der „geschlechtlichen Zuchtwahl“, deren begriffliche Auffassung sich aus Vorstehendem ergibt, ein gewisser Einfluß auf die Ausgestaltung der Reizorgane eingeräumt

werden kann, so läßt sich doch weder die Entstehung der Reizorgane noch auch ihre vollendete Ausbildung durch sie erklären. Für die Entstehung ist wahrscheinlich eine auf inneren Anlagen beruhende Neigung zu bestimmt gerichteter Mutation als maßgebend anzusehen (8. Kap.).

Es gibt zwei Wege, um in das Wesen der Äußerungen organischen Lebens und der Gestaltung lebender Organisation einzudringen, das Experiment und die direkte Beobachtung.

Seit dem Ausgang des vorigen Jahrhunderts hat die experimentelle Biologie eine Fülle von Problemen der Lösung näher geführt. Sie wurde die bevorzugte Methode biologischer Forschung. Und doch hat schon einer ihrer ersten Vorkämpfer, Thomas Hunt Morgan (1909, p. 1), zugegeben, daß „uns viele Probleme der Biologie überhaupt nur als Objekt direkter Beobachtung zugänglich sein“ werden.

In der Tat müssen wir uns hüten, den Wert direkter Beobachtung der Organismen in dem natürlichen Ablauf ihrer Lebensäußerungen und der empirisch-biologischen Erforschung der Beziehungen zwischen Lebensweise, Lebensäußerung und Organisation zu unterschätzen.

Unsere Untersuchungen über den Reizapparat der Psychodiden dürften — wie ich hoffe — den Nachweis erbracht haben, daß auch die direkte Beobachtung uns der Erkenntnis tierischer Lebens- und Organisationsverhältnisse wesentlich näher zu führen vermag. Von größter Wichtigkeit ist dabei, wie es sich gezeigt hat, die Anwendung der vergleichenden Methode.

Erinnern wir uns kurz, was ich über die Larven der Psychodiden sagte. Alle jene Arten, deren Larven kurzlebig, sehr beweglich und in ihren äußeren Lebensbedingungen nicht sehr begünstigt sind, entbehren jeglicher Vervollkommnung ihrer Organisation, soweit sich solche in der Ausbildung besonderer sekundärer Geschlechtsmerkmale offenbart. Dagegen lassen jene Larven, die langlebig, sehr träge, durch vollendete Anpassung und günstige Lebensbedingungen bevorzugt sind, aus ihrer dem Moder entstiegene Puppe eine köstlich geschmückte, mit raffinierten Reizorganen ausgestattete Imago entschlüpfen. Was liegt näher als die Annahme, daß die Höhe der Organisation, die diese Imagines verraten, ein Ausdruck des Überschusses an Lebensenergie ist, den die Larven erwarben!

Die Untersuchung hat gezeigt, daß die gesamte Organisation der Imago auf das eine Ziel hindeutet, die Fortpflanzung und Erhaltung der Art. Auch die sexuellen Reizorgane in ihrer vollkommenen Ausbildung sind nicht der Ausfluß einer Spielerei, einer Laune organischer Gestaltung. Sie stehen ganz im Dienste jener einen Aufgabe.

„La larve des insectes métaboles est un organisme exclusivement adapté, par des modifications cénogénétiques, aux fonctions de nutrition et de croissance individuelle; elle grandit en restant presque semblable à elle même; et en l'absence d'une dépense intensive, elle accumule en réserve dans ses tissus la majeure partie de ses aliments surabondants. L'imago est au contraire essentiellement un organisme reproducteur; toutes ses fonctions sont subordonnées à la formation des produits sexuelles, à l'accouplement, à la ponte; et pourainsi dire vieilli au moment même où il se constitue, cet organisme sexué meurt après l'accouplement de ses fonctions prépondérantes“ (Pérez, cit. n. Deegener, 1909, p. 31).

Literaturverzeichnis.

Bugnion, E. Hexapoda. In: Handb. d. Morph. d. wirbell. T. v. A. Lang. Bd. IV, Jena 1913/14.

Child, Charles Manning. Ein bisher wenig beachtetes antennales Sinnesorgan der Insekten, mit besonderer Berücksichtigung der Culiciden und Chironomiden. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 58, 1894.

Cummings, Bruce F. Scent Organs in Trichoptera. Proc. Zool. Soc. London, 1914.

Darwin, Charles. Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl. Übers. v. Carus. Bd. I, 1875.

Deegener, P. Das Duftorgan von *Hepialus hecta* L. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 71, 1902.

Derselbe. Das Duftorgan von *Phassus Schamyl* Chr. 1. Anatom.-histol. Teil. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 78, 1905.

Derselbe. Die Metamorphose der Insekten. Leipzig und Berlin, 1909.

Derselbe. In: Handbuch der Entomologie v. Chr. Schröder. Jena 1913.

Dell, J. A. The structure and life-history of *Psychoda sexpunctata* Curt. Trans. Ent. Soc. London, 1905.

Demoll, Reinhard. Die Sinnesorgane der Arthropoden, ihr Bau und ihre Funktion. Braunschweig, 1917.

Doflein, Franz. Die Stellung der modernen Wissenschaft zu Darwins Auslesetheorie. In: Die Abstammungslehre usw., Jena, 1911.

Derselbe. Das Tier als Glied des Naturganzen. In: Hesse, R. und Doflein, Fr., Tierbau und Tierleben in ihrem Zusammenhang betrachtet. Bd. II, 1914.

Driesch, Hans. Philosophie des Organischen. Leipzig, 1909.

Eaton, A. E. A Synopsis of British Psychodidae. Ent. Monthly Mag., 1893/94.

Derselbe. Supplement to „A Synopsis of Brit. Psych.“ The Entom. Monthly Mag., 1895—98.

Derselbe. New Genera of European Psychodidae. The Entom. Monthly Mag., 1904.

Exner, Sigmund. Über das Sehen von Bewegungen und die Theorie des zusammengesetzten Auges. Sitzber. Acad. Wiss., 72. Bd. 3. Abt., Wien, 1875.

Derselbe. Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig und Wien, 1891.

Jacobfeuerborn, H. Die Psychodiden und ihre Metamorphose. Sitzber. Mediz.-Naturw. Ges., Münster i. W., 1913.

Feuerborn, Heinrich Jacob. Duftorgane bei den Schmetterlingsmücken. Zool. Anz. Bd. 51, 1920.

Derselbe. Der Dipterenflügel nicht meso-, sondern metathorakal? Eine neue morphogenetische Deutung des Dipteren thorax. Zool. Jahrb., Bd. 42. Abt. f. Anat., p. 529 ff., 1921.

Derselbe. Das Problem der geschlechtlichen Zuchtwahl im Lichte neuer Beobachtungen. Naturw. Wochenschr. Neue Folge XXI. Bd. No. 1. 1922 (a).

Derselbe. Das Labialsegment, die Gliederung des Thorax und die Stigmenverteilung der Insekten in neuer Beleuchtung. Zool. Anz. LIV. Bd., p. 49 ff. 1922 (b).

Forel, A. Das Sinnesleben der Insekten. München, 1910.

Freiling, Hans Heinrich. Duftorgane der weiblichen Schmetterlinge nebst Beiträgen zur Kenntnis der Sinnesorgane auf dem Schmetterlingsflügel und der Duftpinselfäden der Männchen von Danais und Euploea. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 92, 1909.

v. Frisch, Karl. Der Farbensinn und Formensinn der Biene. Zool. Jahrb., Abt. Allg. Zool. Bd. 35, 1914.

Geyer, K. Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung der Insektenhaemolymph und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 105, 1913.

Giesbrecht, W. Crustacea. In: Handb. d. Morphol. d. wirbell. T. v. A. Lang. Bd. IV, Jena, 1913.

Grünberg, K. Diptera, Zweiflügler. In: Brauer, Die Süßwasserfauna Deutschlands, Heft 2 A, 1910.

Hertwig, Oskar. Das Werden der Organismen. Eine Widerlegung von Darwins Zufallstheorie. Jena, 1916.

Hesse, R. Der Tierkörper als selbständiger Organismus. In: Hesse, R. u. Doflein, F., Tierbau und Tierleben in ihrem Zusammenhang betrachtet. Bd. I, 1910.

Hirt, Otto. Die Duftleinrichtungen der Neotropiden. Zool. Jahrb. Abt. Anat. 30. Bd. 1910.

Illig, K. G. Duftorgane der männlichen Schmetterlinge. Zoologica, Heft 38, Stuttgart 1902.

Kerner von Marilaun, Anton. Pflanzenleben, II. Bd., Leipzig u. Wien, 1905.

Kertész, K. Katalog der Palaearktischen Dipteren. Bd. I. Orthorhapha nematocera, Budapest, 1903.

Kieffer, J. J. Bemerkungen zur Arbeit des Herrn Dr. Speiser über die Dipteren-Gruppe der sogenannten Heleinae. Zool. Jahrb., Abt. Syst., 30. Bd., 1911.

Koch, Albert. Anatomische Untersuchungen an *Psychoda albipennis*. Ein Beitrag zur Kenntnis der Psychodidae. Jen. Zeitschr. Bd. 51, Heft 2, 1913.

Kolbe, H. J. Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin, 1893.

Leunis, Joh. Synopsis der Tierkunde. III. Aufl. v. H. Ludwig. Hannover, 1886.

Leydig, F. Die Hautsinnesorgane der Arthropoden. Zool. Anz. Bd. 9, 1886.

Marcus, Über Geruchsorgane bei decapoden Krebsen aus der Gruppe der Galatheiden. Zeitschr. wiss. Zool., Bd. 97, 1911.

De Meijere, J. C. H. Über die Prothorakalstigmen der Dipterenpuppen. Zool. Jahrb., Abt. Anat., 15. Bd., 1902.

Miall, Louis C. and Walker, Norman. The life-history of *Pericoma canescens* (Psychodidae). Trans. Ent. Soc. London, 1895.

Minkiewicz, Romuald. Versuch einer Analyse des Instinkts nach objektiver vergleichender und experimenteller Methode. Zool. Jahrb., Abt. Syst., Bd. 28, 1909.

Morgan, Thomas Hunt. Experimentelle Zoologie. Deutsche Ausgabe, 1909.

Morgan, Lloyd C. Instinkt und Gewohnheit. Deutsch v. M. Semon, 1909.

Plate, Ludwig. Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. In: Handbücher der Abstammungslehre, Bd. I, 1913.

Prochnow, Oskar. Die Organe zur Lautäußerung. In: Handbuch der Entomologie v. Schröder, Chr. 1913.

Riedel, M. P. Beitrag zur Kenntnis der Dipterenfauna des Niederrheins. Ent. Zeitschr. Jahrg. 32, No. 23.

Röhler, Ernst. Zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane der Dipteren. Zool. Anz., Bd. 30, 1906.

Rössig, H. Von welchen Organen der Gallwespenlarven geht der Reiz zur Bildung der Pflanzengalle aus. Zool. Jahrb., Abt. Syst., 20. Bd., 1904.

Schenk, O. Die antennalen Hautsinnesorgane einiger Lepidopteren und Hymenopteren. Zool. Jahrb., Abt. Anat., Bd. 31, 1911.

Schiner, J. R. Fauna austriaca. Die Fliegen (Diptera), I. Teil, Wien, 1862.

Schröder, Chr. Handbuch der Entomologie. 1913.

Semon, Richard. Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens. Leipzig, 1908.

Stobbe, R. Die abdominalen Duftorgane der männlichen Sphingiden und Noctuiden. Diss., Berlin, 1911.

Tonnoir, A. Contribution à l'étude des Psychodidae de Belgique. Ann. Soc. Entom. d. Belg. LIX, 1919, p. 8—17, p. 136—140, LX, 1920, p. 180—187.

Urbahn, E. Abdominale Duftorgane bei weiblichen Schmetterlingen. Jen. Zeitschr. Bd. L, Heft 2, 1913.

Vogel, R. Über die Innervierung der Schmetterlingsflügel und über den Bau und die Verbreitung der Sinnesorgane auf denselben. Zeitschr. wiss. Zool., 98, 1911.

Derselbe. Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Wirkungsweise der Duftschuppen bei Pieriden. Zool. Anz. Bd. 36, 1910.

Wallace, A. R. Darwinism. London 1889.

Wandolleck, Benno. Über die Fühlerformen der Dipteren. Zool. Jahrb., Abt. Syst., Bd. 8, 1895.

Weber, M. Biologie der Tiere. In: Nußbaum, Karsten, Weber, Lehrb. d. Biologie, 1911.

Wille, Johannes. Biologie und Bekämpfung der deutschen Schabe (*Phylodromia germanica* L.). In: Monogr. z. angew. Entomologie, Beihefte z. Zeitschr. f. angew. Ent., No. 5 (Beiheft I zu Bd. VII) Berlin 1920.

Ziegler, E. Der Begriff des Instinkts einst und jetzt. Jena, 1910.

Zuelzer, Marg. Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung von *Psychoda sexpunctata* Curtis, der Schmetterlingsmücke. In: Mitt. Königl. Prüfungsamt f. Wasserversorg. und Abwässerbeseit., Heft 12, 1909.

Über eine neue Form von *Mus spicilegus* (*Mus spicilegus Heroldi* m.) von der Ostseeküste.

Von

Dr. Anton Krause, Eberswalde.

Der Güte des Herrn Dr. Werner Herold zu Swinemünde, der der Fauna von Usedom sein besonderes Interesse zugewendet hat, verdanke ich die Zusendung einer Reihe Mäuse, die mich ganz besonders interessiert haben. Dem Entdecker dieser Maus, die eine neue Rasse der 1918 von mir für Deutschland nachgewiesenen Art *Mus spicilegus* darstellt, möchte ich zuvor auch an dieser Stelle für die Überlassung der Bearbeitung des beachtenswerten Materials meinen Dank sagen. Die neue Form sei *Mus spicilegus Heroldi* genannt.

Das Verzeichnis der bisher bekannten Rassen der in Rede stehenden Art und der betroffenen Literatur ist folgendes:

1. *Mus spicilegus spicilegus* Petenyi 1882, Hungarian Mice, Termész. Füzetek, 1881/1882, p. 114; Ungarn.

2. *Mus spicilegus lusitanicus* Miller 1909, Twelve new European Mammals, Ann. and Magazin of Nat. Hist., Vol. III, 8. Ser.; Portugal.

3. *Mus spicilegus hispanicus* Miller 1909, l. c., Spanien, Majorca, Minorca.