© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

756

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Zur Kenntniss der Respirationsorgane wasserbewohnender Lepidopteren-Larven.

Von

Dr. phil. **H. Rebel** in Wien.

Hierzu Tafel 1.

Einleitung.

Die Thatsache, dass einzelne Lepidopteren-Arten ihre postembryonale Entwicklung im Wasser, also in einem der genannten Insectenordnung im Allgemeinen durchaus fremden Medium zurücklegen, hat schon die Aufmerksamkeit von Forschern wie Réaumur und De Geer auf sich gelenkt. Natürlich war es sowohl die Beschaffenheit der Respirationsorgane als die Art der Athmung, deren Erforschung bereits damals das meiste Interesse in Anspruch nahm, da man hier mit Recht einen morphologischen und physiologischen Gegensatz zu der grossen Mehrzahl jener Formen erwarten durfte, bei denen der ganze Lebenscyclus sich unter den Bedingungen einer freien Luftathmung abspielt.

Wenn trotz der weit zurückreichenden Anfänge dieser Forschungen dasselbe Thema zu weitern Untersuchungen Anlass giebt, so hat dies nach verschiedenen Richtungen hin seine wissenschaftliche Begründung.

Vor allem hat sich die Zahl der hier in Betracht kommenden Formen durch die Erweiterurg der descriptiven Kenntnisse so bedeutend vermehrt, dass man mit Rücksicht auf die Formen der Tropen, wo insbesondere die Hydrocampiden eine so reiche Vertretung finden, eigentlich erst am Anfang der Erkenntniss von Lepidopteren-Arten mit aquatischen Larven steht. Ja selbst unter den

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

in Europa vorkommenden Arten blieb für die interessanteste derselben, welche den Rang einer eigenen Subfamilie (*Acentropodidae*) beanspruchen darf, bis vor Kurzem auch nur die äussere Morphologie der Raupe unbekannt.

Bei einigen andern, in ihrer Larvenentwicklung schon längst beschriebenen einheimischen Arten genügen die vorhandenen alten Angaben den gesteigerten wissenschaftlichen Anforderungen nicht mehr, so dass auch hier der weitern Forschung ein Gebiet geöffnet bleibt.

Wenn auch die ehemals bestandene Hoffnung, dass man in den Lepidopteren-Larven mit aquatischer Lebensweise unmittelbare Zeugen für die Phylogenie dieser Ordnung erblicken dürfe, als irrig nachgewiesen wurde und als abgethan zu betrachten ist, da sämmtliche hier in Frage kommende Arten nur Anpassungsformen an stark geänderte biologische Verhältnisse darstellen, so bietet doch das eingehende Studium derselben werthvolle Gesichtspunkte für die Beurtheilung der ganzen Ordnung: die Kenntniss des Besondern gestattet auch hier einen Vergleich des Allgemeinen.

Angeregt durch die hier anzutreffenden biologischen Verhältnisse, habe ich mich bereits seit längerer Zeit eingehender mit der Tracheenmorphologie von Raupen mit aquatischer Lebensweise beschäftigt, wobei ich eine wesentliche Förderung in den schönen Arbeiten G. W. Müller's fand. Vor allem war ich bestrebt, vorhandene Lücken in diesem speciellen Gebiete auszufüllen, was mir auch bei zwei Arten durch den Besitz einschlägigen Materials ermöglicht wurde.

In zweiter Linie habe ich dann versucht, eine vergleichende Darstellung der bisher bekannt gewordenen morphologischen Typen der Respirationsorgane aquatischer Lepidopteren-Larven zu geben, da eine solche Uebersicht bisher vermisst wurde und die Angaben in der Literatur sich zumeist nur auf eine oder die andere der hier in Betracht kommenden Organisationstypen beschränken.

Nachstehende Arbeit zerfällt sonach in drei Theile: 1) in eine specielle Untersuchung der Tracheenmorphologie der Larve von *Acentropus niveus* Oliv.; 2) in ergänzende Bemerkungen über die Raupe von *Parapoynx stratiotata* L. und 3) in die erwähnte vergleichende Darstellung der hier in Betracht kommenden Respirationsorgane.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

I. Zur Tracheenmorphologie der Larve von *Acentropus niveus* Oliv.

Wie bereits Eingangs erwähnt, war über die Larve dieser durch den Dimorphismus der weiblichen Imago [1]) und durch die weit gehende Anpassung derselben an das Wasserleben besonders bemerkenswerthen europäischen Art noch zur Zeit des Erscheinens der bekannten Arbeit Palmén's (11) die irrige Ansicht verbreitet, dass die Raupe gleich jener von *Parapoynx* durch Kiemen athme. Fast gleichzeitig mit dem Erscheinen letzt genannter Arbeit wurde erst von Ritsema (13) auf Grund Jahre langer mühevoller Zuchtversuche eine vollständige Biologie von *Acentropus* veröffentlicht, wodurch auch sichere Nachrichten über die Raupe bekannt wurden. Danach ist dieselbe kiemenlos, mit Stigmen versehen und lebt in einem leichten Gespinnst auf verschiedenen Arten von Potamogeton. Nähere Angaben über die Athmungsorgane der Raupe werden in dieser, sich nur mit der äussern Morphologie und Oekologie der Art beschäftigenden Arbeit nicht gemacht.

Trotz dieser authentischen Mittheilungen Ritsema's finden sich selbst in der neuern Fachliteratur, wie bei Sorhagen (14, p. 32), Zacharias (17, II, p. 91, Anm.) und Anderen, doch noch die alten Angaben von der Kiemenathmung der Raupe wiederholt, so dass schon von diesem Gesichtspunkte aus eine specielle Untersuchung der Respirationsorgane von *Acentropus* geboten schien.

Meine Aufmerksamkeit war schon seit Langem, allerdings vorerst aus faunistischem Interesse, auf die Art gerichtet, von der ich das erste in der Monarchie bekannt gewordene Exemplar in Südböhmen erbeutete [2]). Auch gelang es mir in der Folge mit Unterstützung meines verehrten Freundes Herrn Prof. Dr. O. Simony, im Jahre 1891 sowohl die Raupe als im darauf folgenden Jahre den Falter in beiden Geschlechtern (das ♀ jedoch nur in der vollständig

1) Die Zusammengehörigkeit der vollständig geflügelten Form des ♀ (*hansoni* Stph. = *latipennis* Möschl.) mit jener nur mit Flügelrudimenten versehenen Form (*garnonsii* Curt.) wird von keiner Seite mehr angezweifelt. In Uebereinstimmung mit dem anderwärts beobachteten Wechsel geflügelter und ungeflügelter Formen steht die Thatsache, dass auch bei *Acentropus* das vollständig geflügelte ♀ nur im Herbst auftritt, also in jener Jahreszeit, wo die Auswahl von günstigen Stellen für die zur Ueberwinterung bestimmten Nachkommen unter Umständen eine erhöhte Locomobilität des mütterlichen Thieres erforderlich machen kann.

2) In: Verh. Zool.-bot. Ges. Wien, 1889, p. 295.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

geflügelten Form) bei Wien (Kaiserwasser) aufzufinden. Mein damaliger Versuch, die Raupe in einem Aquarium zu ziehen, misslang, da die mitgenommenen Ranken der Futterpflanze (Potamogeton crispus) bald in Fäulniss übergingen. Wenngleich ich eine Untersuchung der Respirationsorgane der Raupe, welche ich im Jahre 1891 in Mehrzahl gefunden hatte, nicht vornahm, so hatte ich doch Gelegenheit, selbständige biologische Beobachtungen auzustellen und mich von der vollständigen Uebereinstimmung des Aussehens der Raupe mit den Angaben RITSEMA's zu überzeugen.

Im Vorjahre hatten alle meine bis in den Spätherbst unternommenen Versuche, wieder in den Besitz von lebenden Raupen zu gelangen, keinen Erfolg, da die betreffende Fundstelle durch Entfernen der die Schiffahrt hindernden Wasserpflanzen gänzlich verändert und ein gleich günstiger Standort von Potamogeton nicht aufzufinden war.

Meine Hoffnung, durch eine eingehendere Untersuchung der Athmungsorgane von *Acentropus* die vorhandene Lücke in der Literatur ausfüllen zu können, schien getäuscht, als ich im Herbst des verflossenen Jahres vom National-Museum in Budapest eine Lepidopteren-Art zur Bestimmung eingesandt erhielt, welche von dem Präparator J. PÁVEL Ende Juni 1894 in grosser Zahl sowohl als Raupe wie als Falter auf einem Teich im Bade Paličs bei Maria-Theresiopel aufgefunden worden war. Ich erkannte darin sofort *Acentropus niveus.*

Meiner Bitte um Ueberlassung diesbezüglichen Materials wurde bereitwilligst entsprochen, so dass ich auf diese Weise in den Besitz von mehr als 20 vollständig erwachsenen Raupen von *Acentropus* und eines Puppengehäuses gelangte, welches letztere aber, wie die nachträgliche Untersuchung ergab, nur die Exuvien mehr enthielt.

Dieses Material gelangte, in verdünntem Alkohol aufbewahrt, in meine Hände. Ein Theil desselben wurde nun behufs Anfertigung von Schnittserien zuerst in absoluten Alkohol gebracht und hierauf zum Zweck der Einbettung in Paraffin vorerst theils in Terpentinöl, theils in Chloroform gelegt. Leider trat hierbei eine so bedeutende Schrumpfung der Objecte ein, dass an eine Einbettung nicht weiter gedacht werden konnte. Erst bei ganz allmählichem, durch 8 Tage fortgesetztem Zusatz von Chloroform zu den in Alkohol befindlichen Objecten gelang es endlich, die Raupen, ohne dass eine Deformation eintrat, in reines Chloroform zu bringen und sodann die Einbettung vorzunehmen. Bei Anfertigung der Schnittserien mittels Mikrotoms

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

unterstützte mich mein werther Freund und College Dr. R. Sturany, dem ich hiermit meinen herzlichen Dank ausspreche. Eine Totofärbung musste wegen der obgedachten Gefahr der Schrumpfung unterbleiben, und es wurden nur Schnittfärbungen vorgenommen.

Es sei gleich hier bemerkt, dass die Untersuchung nach Mikrotomschnitten mir nur wenig Einsicht in die Ausbreitung der Tracheen verschaffte, da vornehmlich nur der Verlauf der auch auf andere Weise leicht erkennbaren Tracheenlängsstämme hierdurch ersichtlich wurde. Hingegen waren einzelne Schnitte, welche gerade einen Stigmenast resp. dessen Lumen trafen, von grösstem Werth für die Erkenntniss des feinern Baues des Stigmas und des Tracheenverschlussapparats.

Ein weiterer Theil des Materials wurde nach Ueberführung in Chloroform ganz oder in Handschnitten in Glycerin gebettet, wobei bei einzelnen Präparaten eine vorausgegangene Aufhellung durch Nelkenöl sich als vortheilhaft erwies. Schliesslich muss ich noch einer trocken präparirten *Acentropus*-Raupe gedenken, welche ich als einziges Relict meines vergeblichen Zuchtversuches aus dem Jahre 1891 besass und welche die merkwürdige Tracheenverzweigung im ersten Thorakalsegment in überraschender Weise erkennen liess.

Ich gehe nunmehr zur Beschreibung der von mir gefundenen Stigmen- und Tracheenorganisation der erwachsenen Raupe von *Acentropus niveus* Oliv. über und will rücksichtlich der äussern Morphologie der Raupe nur noch bemerken, dass diese eine Länge von 12—14 mm erreicht, ziemlich merklich dorsoventral comprimirt ist und auch den Kopf mehr nach vorn als nach unten gerichtet zeigt.

Gegen das Hinterende ist der Körper der Raupe spindelartig verjüngt. Das Integument zeigt eine stellenweise in Querriffen angeordnete Structur, welche sich meist warzenartig gestaltet (Fig. 4). Diese Structur der Cuticula entspricht also im Allgemeinen jener von *Hydrocampa nymphacata* L. in den ersten Häutungsstadien (Müller 9, p. 619, fig. 1). Die Raupe ist vorzugsweise am Rücken grünlich oder gelblich weiss pigmentirt und mit einzelnen in regelmässigen Längsreihen stehenden Borsten bekleidet. Die chitinigen Theile des Kopfes, der Mundwerkzeuge und Extremitäten sind honigbraun.

Da eine allgemeine Orientirung über das Aussehen der Raupe hiermit gegeben erscheint, kann ich auf die ausführlichen Mittheilungen Ritsema's über diesen Gegenstand verweisen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Stigmen. Die Raupe besitzt 9 Paar offene Stigmen, welche in nachfolgender Anordnung auftreten: das 1., kleine und daher ziemlich schwer aufzufindende Stigmenpaar liegt am Prothorax etwa in Mittelhöhe, jedoch dem Hinterrand viel mehr genähert als dem Vorderrand des Segments. Zweifellos hat auch hier eine secundäre Verlagerung des Thorakalstigmas Platz gegriffen, auf welchen Umstand aber aus Mangel von Untersuchungsmaterial, welches successiven Entwicklungsstadien angehören müsste, nicht eingegangen werden konnte. Das 2. und 3. Thorakalsegment besitzt nicht einmal die Anlage von Stigmenästen, also noch viel weniger ein Stigma selbst.

Die übrigen 8 Stigmenpaare gehören dem Abdomen an und liegen streng segmental. Sie finden sich knapp unter der Mitte des 4. bis 11. Segments. Ihre Grösse nimmt bis zum 9. Segment beträchtlich zu, so dass die am 8. und 9. Segment gelegenen Stigmen die grössten sind, während jenes am 11. Segment wieder sehr klein ist und hierin annähernd mit jenem des Prothorax übereinstimmt. Sämmtliche Stigmen besitzen ein chitinöses, nach innen dachförmig abfallendes Peritrema (Lippenrand) und einen wohl ausgebildeten Reusenapparat (Fig. 4). Sie entsprechen also in dieser Hinsicht dem bei Krancher (5, p. 512, II d) für Lepidopterenlarven im Allgemeinen angegebenen Stigmentypus. Was speciell den Reusenapparat anbelangt, so ist der Lippenrand des Stigmas an seiner ganzen inneren Peripherie mit einer dichten Bekleidung chitinöser Borsten, welche bekanntlich als Schutz gegen das Eindringen von Fremdkörpern in das Lumen des Stigmenastes dienen, versehen, so dass bei Daraufsicht nur ein enger Spalt als freies Lumen erscheint (Fig. 4), während an Schnitten ein beträchtlicherer Abstand zwischen den Enden der Borsten sichtbar wird (Fig. 6). Im Zusammenhang mit dem Bau der Stigmen will ich gleich hier den Tracheenverschlussapparat besprechen, wobei ich bemerke, dass es mir nur an einer Schnittserie, welche das Lumen eines Stigmas am 6. Abdominalsegment traf, gelungen ist, denselben mit einiger Sicherheit zu deuten.

Seine Lage im Stigmenast entspricht ebenfalls der von Landois (7) und Krancher (5) für Lepidopterenlarven im Allgemeinen angegebenen Stelle, nämlich unmittelbar hinter dem Reusenapparat des Peritremas, wo eine merkliche Verengung der Trachee resp. des Stigmenastes stattfindet. Die 3 hier in Betracht zu ziehenden Schnitte, (Fig. 5, 6 und 7), welche in der Serie unmittelbar auf einander folgen,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

lassen in Fig. 5 *Vb* deutlich den mit auffallend langen, fast concentrisch angeordneten Borsten besetzten Verschlussbügel, unmittelbar hinter dem Peritrema gelegen, erkennen. Das an der obern Wand des Lumens, bereits an der Hypodermis anliegende, fast quadratisch erscheinende Gebilde (Fig. 5 *Vh*) dürfte ein Stück eines Verschlusshebels sein, wo allerdings dann das Vorhandensein von zwei Muskelbändern anzunehmen wäre, während die Schnittserie nur ein solches an der entgegengesetzten Seite des Lumens zeigt (Fig. 7 *Vm*). Die in Fig. 5 im Lumen des Tracheenastes selbst liegenden Körper scheinen nicht mehr dem Verschlussapparat anzugehören oder könnten andern Falls nur dislocirte Theile desselben vorstellen, was mit Rücksicht darauf, dass chitinöse Gebilde beim Schneiden mit dem Mikrotom trotz der grössten Sorgfalt doch vielfach Störungen in ihrer Lagerung erfahren, erklärlich wäre. Fig. 6 zeigt nun gerade vor dem Lumen des Stigmas liegend das etwas stärker gezeichnete Verschlussband (Fig. 6 *Vbd*), während scheinbar auf dem oberen Theil des Peritremas aufliegend ein Stück des bereits vorhin als Verschlusshebel gedeuteten Gebildes sichtbar ist. In Fig. 7 endlich ist sehr deutlich der die untere Wand des Lumens theilweise bedeckende, an der Hypodermis inserirte Schliessmuskel erkennbar, dessen Querstreifung jedoch hier nicht wahrnehmbar wird. Das unter dem Muskel liegende chitinöse Gebilde dürfte einem zweiten Verschlusshebel angehören.

Hiermit erscheint das Vorhandensein der wesentlichsten Stücke eines Tracheenverschlussapparats nachgewiesen, und wenn auch durch weitere Untersuchungen bei *Acentropus* vielleicht eine specielle Gestaltung des Quetschapparats, worauf das Vorhandensein eines zweiten Verschlusshebels hinzudeuten scheint, nachweisbar wäre, erscheint doch die Uebereinstimmung mit dem Bau des Verschlussapparats bei Lepidopterenlarven im Allgemeinen dargethan.

Tracheenverlauf. Wie aus Fig. 1 ersichtlich ist, wo der Verlauf der Haupttracheenstämme einer *Acentropus*-Raupe nach einem Glycerinpräparat schematisch dargestellt erscheint, durchzieht je ein seitlich gelegener mächtiger Längsstamm fast den ganzen Körper der Raupe. Der Beginn des einheitlichen Längsstammes ist erst nach dem Prothorakalstigma zu suchen, da im Prothorax eine merkwürdige, später zu besprechende Theilung des Längsstammes stattfindet, nach dessen Wiedervereinigung derselbe erst seinen ununterbrochenen Lauf nimmt.

Das Lumen des Längsstammes ist oft von beträchtlicher Stärke,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

namentlich vom 4. bis 6. Abdominalsegment, wo die grössten Stigmen liegen. Die Endigung des Längsstammes im hintern Körperende findet in Form einer Bifurcation im letzten Abdominalsegmente statt.

Was die weitere Tracheenverzweigung anbelangt, so müssen in dieser Hinsicht Kopf, Prothorax, die beiden übrigen Thorakalsegmente und der Analabschnitt gesondert betrachtet werden, während das 1. bis 8. Abdominalsegment, welche unter einander eine weitgehende Uebereinstimmung zeigen, eine einheitliche Darstellung rücksichtlich ihres Tracheenverlaufs zulassen. Der Einfachheit halber empfiehlt es sich, zuerst die Tracheenvertheilung in einem der oben bezeichneten Abdominalsegmente, wo gewiss annähernd primäre Verhältnisse zu suchen sind, näher zu betrachten, womit dann auch das Schema für die Tracheenvertheilung im Abdomen überhaupt (mit Ausnahme des Analabschnittes) gegeben erscheint.

Aus dem Längsstamme entspringt nun in jedem der bezeichneten Segmente, unmittelbar der Einmündung des Stigmenastes gegenüber, ein starker Querast, welcher nach einer Krümmung seinen Lauf nach vorwärts nimmt und in feiner, capillarartiger Verzweigung längs der Medianlinie der Ventralseite sich verliert. Seine Ausläufer mögen vor allem zur Versorgung der starken Muskelbänder der Ventralseite dienen und in den mittlern Segmenten auch die sehr langen Sericterien umgeben.

Ein zweiter, etwas schwächerer Ast entspringt direct aus dem Stigmenast[1]), macht analwärts eine etwas stärkere Krümmung als der vorbeschriebene Ventralast und zieht dann diesem ziemlich parallel zum Darmrohr. Er stellt demnach den sogenannten Visceralast dar.

Ein dritter (in der Fig. 1 nicht eingezeichneter) dorsaler Ast entspringt an der Einmündungsstelle des Stigmenastes in den Längsstamm, giebt bald nach seinem Ursprung einen Zweig gegen das Kopfende ab und theilt sich dann mehrfach, namentlich zur Versorgung des Rückengefässes und der dorsalen Muskelbänder.

In den eben besprochenen Abdominalsegmenten ist keine Anastomose oder Commissur der Tracheenäste wahrnehmbar; falls doch eine solche vorhanden sein sollte, würde dieselbe nur in den capillarartigen Tracheenenden zu suchen sein.

1) In Fig. 1 ist seine Ursprungsstelle unterhalb des Längsstammes aus dem Stigmenast zu denken.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Um gleich hier das Wenige, was mir über den Tracheenverlauf im Endabschnitte des Abdomens bekannt wurde, abzuthun, sei bemerkt, dass noch vor der Bifurcation des Längsstammes eine dorsalwärts des Enddarmes gelegene, schwer aufzufindende Commissur der Längsstämme selbst auftritt, welche, wie aus dem weiter zu schildernden Verlauf der Tracheenäste hervorgeht, die einzige unmittelbar zwischen den beiden Längsstämmen selbst stattfindende Verbindung darstellt. Nach der Bifurcation tritt eine büschelweise Auftheilung der Tracheenenden ein.

Weitaus das interessanteste Bild bietet der Tracheenverlauf im Prothorakalsegment. Zur Erkennung desselben diente mir in erster Linie das vorerwähnte Trockenpräparat einer Raupe, an deren Integument sämmtliche Tracheenäste haften geblieben waren, so dass sich der charakteristische Verlauf derselben vollkommen erkennen liess.

Bei Verfolgung des Tracheenlängsstammes findet man, dass derselbe unmittelbar nach seinem Eintritt in das Prothorakalsegment einen dorsalen Ast (Fig. 2 d_1) abgiebt, welcher nach rückwärts seinen Verlauf nimmt und hauptsächlich zur Versorgung der vorderen dorsalen Partie des Mesothorax dient.

Das Hinüberreichen eines Tracheennebenstammes in ein anderes Segment zeigt auch hier, wie weit die ursprünglich segmental gewesene Tracheenanordnung durch die secundäre Bauart des Thorax beeinflusst wurde.

Nach weiterer Abgabe eines mehr visceral ziehenden Astes (Fig. 2 *v*) tritt nun eine Theilung des Längsstammes ein. Sein dorsaler Theil nimmt gleich darauf den Stigmenast auf, welcher zu dem vorerwähnten einzigen Stigma des Vorderkörpers führt, giebt hierauf einen schwachen, dann einen stärkeren Dorsalast ab (Fig. 2 d_2 und d_3) und krümmt sich hierauf stark nach abwärts. Der ventrale Theil des Längsstammes giebt zwei Tracheenäste von ungleicher Stärke und Länge in die vordere Extremität ab, verlauft dann ziemlich parallel dem dorsalen Theil des Längsstammes und krümmt sich zur Wiedervereinigung mit demselben gegen das Vorderende des Prothorax nach aufwärts. Vor und nach der Wiedervereinigung giebt der Längsstamm je einen Tracheenast zur Versorgung des Kopfes ab.

Es erübrigt jetzt noch, das Verhalten der dorsalen Ausläufer der Prothorakaltracheen näher zu betrachten, welche in ihrem Verlauf die zweite mir bekannt gewordene Anastomose im ganzen Tracheensystem der Raupe zeigen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wie aus Fig. 3 ersichtlich ist, giebt der erste im Prothorax entspringende dorsale Ast (Fig. 2 d_1 und Fig. 3 d_1), welcher seine Hauptausbreitung im Mesothorax gewinnt, auch wieder einen dorsalen Ausläufer an den Prothorax ab (Fig. 2 d_1, β). Dieser tertiäre Ast geht nun mit dem dorsalen nach rückwärts ziehenden Ausläufer des Astes d_3 eine kreuzweise Anastomose in der Art ein, dass gleichsam ein Tracheenknotenpunkt ins letzte Drittheil der Medianlinie des Prothorax zu liegen kommt (Fig. 3 *K*).

Auffallend ist, dass hier erst eine Anastomose zwischen Tracheenästen dritten Grades stattfindet, welche allerdings eine noch relativ beträchtliche Stärke aufweisen. Zweifellos lässt diese Tracheenanordnung im Prothorax eine starke Concentration erkennen, was in der Stigmenlosigkeit sowohl des Kopfabschnittes, als der beiden übrigen Thorakalsegmente seine Erklärung findet.

Was die beiden hintern Thorakalsegmente anbelangt, so erfährt in denselben der Längsstamm keine weitere Theilung; die beiden weitern Brustbeine werden in analoger Weise zum Prothorax mit je 2 Tracheenästen versorgt. Im Mesothorax entspringt kein stärkerer dorsaler Ast aus dem Längsstamme, da sowohl der vorerwähnte Prothorakalast als auch die Hauptverzweigung eines im Metathorax entspringenden Astes in dieses Segment herüberreichen. Das 3. Brustsegment (Metathorax) besitzt überdies noch zwei stark ramificirte dorsale und wie der Mesothorax einen ebensolchen ventralen Ast. Ueber die in diesen Segmenten schwer zu constatirende viscerale Tracheenausbreitung konnte ich mir keine Klarheit verschaffen.

Ebenso wenig ist es mir gelungen, über die feinere Tracheenvertheilung im Kopfe bestimmte Anhaltspunkte zu gewinnen. Das Eintreten der vorerwähnten zwei Tracheenäste als Ausläufer des Längsstammes (Fig. 2) und eines Ausläufers des Dorsalastes des Prothorax lässt eine diesem wichtigen Körperabschnitt entsprechend reiche Tracheenversorgung erkennen, deren letzte Auftheilung an die einzelnen Organe nur mehr ein histologisches Interesse bieten dürfte. Ein Querschnitt, im letzten Drittheil des Kopfes geführt, liess nur die Lumina der beiden aus dem Längsstamme entspringenden Aeste erkennen.

Mit vorstehenden Angaben wäre bereits der Tracheenverlauf der *Acentropus*-Raupe in seinen Hauptzügen dargethan, und es lässt derselbe nunmehr eine allgemeine Betrachtung zu. Die vorbeschriebene Lagerung und Zahl der offenen Stigmen steht in voller Ueberein-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

stimmung mit dem bei Lepidopteren-Larven im Allgemeinen anzutreffenden Typus des peripneustischen Tracheensystems (Palmén 11, p. 90). Danach ist auch an dem Umstand, dass die Raupe von *Acentropus* in ihrer Athmung auf die atmosphärische Luft angewiesen ist, nicht zu zweifeln, da ein andrer Modus der Athmung bei Vorhandensein eines offenen Tracheensystems von vorn herein ausgeschlossen erscheint. Die Schwierigkeit, welche sich dieser zwingenden Annahme auf den ersten Blick entgegenstellt, liegt darin, dass von keinem der seit Ritsema zahlreicher gewordenen Beobachter der *Acentropus*-Raupe das Vorhandensein eines wasserdichten Gespinnstes, in welchem die Raupe etwa nach Analogie jener der Gattung *Hydrocampa* leben könnte, angegeben wird. So weit meine eigenen Erfahrungen reichen, traf ich die Raupe allerdings nicht frei im Wasser, sondern meist in einem Blattwinkel von Potamogeton eingezwängt, welcher überdies durch Gespinnstfäden zusammengezogen war. Auch das Vorhandensein besonders mächtig entwickelter Spinndrüsen, welche über die halbe Körperlänge der Raupe reichen, deuten auf die Nothwendigkeit einer regen Secretion der Spinnorgane, wie auch die mehr horizontal nach vorn gerichtete Stellung des Kopfes, wodurch scheinbar ein orthognather Typus entsteht, auf das Leben der Raupe in einem Gespinnste hinweist.

Rücksichtlich der Athmung bei der Larve von *Acentropus* wird daher Müller (9, p. 629) mit der Vermuthung, dass alle im Wasser lebenden Schmetterlingsraupen für ihre Athmung auf den von den Wänden ihres Wohngehäuses abgeschiedenen Sauerstoff angewiesen sind, auch hier das Richtige vorausgesagt haben, denn es ist kaum daran zu zweifeln, dass nach Analogie der Larven einiger im Wasser lebenden Coleopteren-Gattungen (wie *Donacia*) auch bei *Acentropus* das Gehäuse, in welchem die Larve lebt, durch Luft erfüllt wird, welche nach Verletzung luftführender Gänge der Nahrungspflanze aus dieser ausströmt und das Wasser in der Wohnstelle der Raupe allmählich verdrängt.

Die vorerwähnte Hautbeschaffenheit der erwachsenen *Acentropus*-Raupe, welche wesentlich von jener der erwachsenen Raupe von *Hydrocampa nymphaeata* (mit welcher sonst eine grosse morphologische Uebereinstimmung besteht) abweicht, scheint allerdings die Gefahr des Nasswerdens bei der Raupe von *Acentropus* in viel höherm Grade zu ermöglichen, als es bei *Hydrocampa* der Fall sein kann (Müller, 9, p. 621).

Für die Annahme, dass bei *Acentropus* in weiterer Analogie

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mit *Hydrocampa* das Raupenleben in eine frühere Periode der Hautathmung und eine spätere Periode der Stigmenathmung zerfällt, fehlen bisher sichere Anhaltspunkte.

Während des Wechsels der Futterpflanze, wo die Raupe, wie ich selbst beobachten konnte, sich frei von einem Blatt auf das andere begiebt, tritt zweifellos eine Sistirung der Athmung ein, welcher Annahme, mit Rücksicht auf das grosse Lumen der Tracheenlängsstämme, welche dem gemäss eine Zeit hindurch als Luftreservoir dienen können, und mit Rücksicht auf den nachgewiesenen Tracheenverschlussapparat weder eine morphologische noch physiologische Schwierigkeit entgegensteht.

Ueberraschend für *Acentropus* bleibt es immerhin, dass bei einer Art, wo die Anpassung an das Wasserleben im Imaginalzustand die höchste Vollendung unter den Lepidopteren erreicht hat, doch keine Hemmungserscheinungen in der offnen Tracheenorganisation der Raupe eingetreten sind und der ursprünglich peripneustische Typus der Lepidopteren-Larven beibehalten wurde.

Acentropus ist, wie dies bereits Palmén (11, p. 77) richtig erkannt hat und auch Walter (15, p. 772 und 794) auf Grund eingehender Untersuchung der Mundtheile der Imago bestätigt, demnach nur als extreme imaginale Anpassungsform unter den Lepidopteren zu betrachten, welche jedoch, wie ich eben nachweisen konnte, einen phyletisch alten Typus in ihrer Tracheenmorphologie bewahrt hat.

II. Ergänzende Bemerkungen über die Raupe von *Parapoynx stratiotata* L.

Diese in morphologischer Hinsicht durch den Besitz von Tracheenkiemen auffallende und in der Literatur oft erwähnte Raupe hat seit der classischen Beschreibung ihres Entdeckers De Geer (4), dessen Angaben dann in mehr oder weniger ausführlicher Weise bei allen Nachfolgern Aufnahme fanden, eigentlich nur noch durch W. Buckler (2) eine zweite Originalbeschreibung erfahren. Weder die Mittheilungen De Geer's [1]), noch weniger jene Buck-

1) „Ces filets ou ces espèces d'ouïes, pl. 37, fig. 5 *o o. r r*, sont placées vers les deux côtes du corps de la Chenille, mais il y en a aussi quelques unes *ss* qui ont leur attache plus proche du milieu du dos; leur couleur est blanche et très-transparente. Elles sont arrangées par touffes ou par paquets, c'est à dire que trois ou quatre de ces filets s'unissent en une seule tige, qui est incorporée dans la peau de la

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

LER's [1]) geben jedoch genauen Aufschluss über die Anordnung resp. Vertheilung der Tracheenkiemen am Körper der Raupe, so dass MÜLLER (9, p. 627) anlässlich der Beschreibung einer nahestehenden brasilianischen *Parapoynx*-Larve sich mit Recht beklagen konnte, indem er sagt: „Wie aus der Figur [DE GEER's] ersichtlich, finden sich die Kiemen ebenfalls am vordern und hintern Segmentrande, doch sollen sich an jedem Segmente 6 oder 8 Kiemenbüschel finden, ohne die einfachen, unverzweigten, eine Angabe, deren Richtigkeit ich einigermaassen bezweifle." — Da mir nun aus der Larvensammlung des K. K. Naturhistorischen Hofmuseums eine grössere Zahl vollständig erwachsener, in Alkohol conservirter Raupen von *Parapoynx stratiotata* L, welche durch G. R. v. FRAUENFELD im Prater bei Wien auf Stratiotes aloides (der Grösse, 20—23 mm, nach zu urtheilen, offenbar nach der Ueberwinterung) gesammelt worden waren, zur Verfügung standen, benutze ich im Nachfolgenden die Gelegenheit, die vorhandene Lücke in der Beschreibung DE GEER's in der angedeuteten Richtung zu ergänzen.

Bei 10 untersuchten *Parapoynx stratiotata*-Raupen fand ich nun nachfolgende Anordnung der Tracheenkiemen, wobei ich bemerke, dass bekanntlich Kopf und Prothorax keine Tracheenkiemen besitzen

---

Chenille; ou ce qui revient au même, que la tige fig. 6 *a b* de chaque paquet qui est unie au corps, se divise en trois ou quatre ramifications *c d e f*.

Quelques unes de ces tiges ne jettent que trois branches fig. 5 *o o s s* et d'autres en produisent quatre, *r r* et fig. 6; mais on en voit aussi qui sont tout-à-fait simples, qui ne se divisent point en ramifications; ces ouïes simples sont pourtant en moindre quantité. Le nombre des paquets d'ouïes sur chaque anneau n'est pas fixe, on en voit six sur quelques anneaux et huit sur d'autres, sans compter celles qui sont simples; mais le premier anneau du corps fig. 5 *p p*, en est entièrement destitué. Tous ces filets se terminent en pointe, qui vue à la loupe paroit être assez déliée, mais le microscope fait voir que leur extrémité n'est point si déliée ni si fine que l'est celle des poils des Chenilles, qu'elle est un peu arrondie. D'ailleurs les filets sont applatis, autant que j'ai pu voir et ils sont d'une substance membraneuse et flexible, comme ceux des Vers des Mouches papillonnacées".

1) „The skin is soft and smooth, and furnished with eight rows of flexible branchiae composed of tufts of six or less slender fleshy filaments of unequal length tapering to rather fine points, and all radiating from a short thick basal stem, and occupying the positions of the usual warts or spots seen so distinctly in an *Agrotis* larva, otherwise, to the unassisted eye, they remind one of the spines of some butterfly larvae."

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und dass ich mich für die Bezeichnung des Insertionsverhältnisses der von MÜLLER (9, p. 626) gebrauchten Terminologie bediene.

Ein Medianschnitt, durch die Raupe geführt, würde nun jede Körperhälfte mit 3 Längsreihen von Tracheenkiemen in der Weise besetzt zeigen, dass die oberste Längsreihe nur wenig unter die Rückenmittellinie zu liegen kommt (= suprastigmale MÜLLER's); die zweite Längsreihe findet sich dicht unter der für die Lage der Stigmen in Anspruch genommenen Linie (= infrastigmale MÜLLER's). Die dritte Tracheenkiemenreihe liegt noch tiefer, knapp über der Basis der Beine (= pedale MÜLLER's). Eine schematische Darstellung der Tracheenkiemen-Anordnung für das 2. und 3. Abdominalsegment giebt Fig. 8 in seitlicher Ansicht.

In voller Uebereinstimmung mit den weitern Befunden MÜLLER's bei der brasilianischen *Parapoynx*-Art fand ich in der suprastigmalen und infrastigmalen Reihe des 2. bis 11. Segments je zwei Tracheenkiemen hinter einander in der Weise stehen, dass die erste dem vordern, die zweite dem hintern Segmentrande stark genähert ist. In der suprastigmalen Reihe ist die vordere Tracheenkieme jedoch etwas höher am Segment inserirt als die hintere. In der pedalen Reihe ist bei sämmtlichen Raupen nur eine etwas nach der Segmentmitte gelegene Tracheenkieme vorhanden.

Was die Zusammensetzung der Tracheenkiemen rücksichtlich der Anzahl der fadenförmigen Anhänge, welche, büschelweise auf gemeinsamem Stamme stehend, eine Tracheenkieme bilden, betrifft, so lässt sich dieselbe aus dem folgenden für die rechte Körperhälfte einer erwachsenen Raupe gegebenen Schema leicht entnehmen:

	Segment	Suprastigmale		Infrastigmale		Pedale
		anterior	posterior	anterior	posterior	
Thorax	2	6	4	5	5 (6)	—
	3	6 (5)	4	3 (4)	5	6 (5)
	4	6	4	3	6	6 (5)
Abdomen	5	5	5	3	6	6
	6	4	5	3	6	6
	7	4	5	4	6	5
	8	4	5	4	6	5
	9	4	5	4	5	5
	10	3	4	3 (1)	5	4
	11	2 (1)	3	2	5	3
	12	—	—	—	1	—

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Diese Zahlenverhältnisse sind jedoch bei der Raupe von *Parapoynx stratiotata* keineswegs constant, wie dies auch Müller (8, p. 196; 9, p. 626) bei andern mit Tracheenkiemen versehenen Raupen gefunden hat.

Nicht bloss, dass die Ramificationen der Tracheenkiemen in frühern Entwicklungsstadien der Raupe geringere sind, worauf ich noch zu sprechen komme, sind dieselben selbst innerhalb desselben Häutungsstadiums individuellen Verschiedenheiten unterworfen. Ja es treten sogar an ein und demselben Individuum nicht selten bilaterale Asymmetrien auf, was in dem vorangegangenen Schema durch die in Klammern beigesetzten Zahlen, welche sich auf Abweichungen der linken Körperhälfte beziehen, berücksichtigt ist.

Was die individuellen Abweichungen anbelangt, welche ich an dem vorhandenen Material constatiren konnte, so waren dieselben nicht bedeutender als die im Schema bemerkten bilateralen Asymmetrien, weshalb ich es auch unterlasse, weitere Individualschemen für die erwachsene Raupe zu geben.

Constant ungetheilt, d. h. nur aus einem Faden bestehend, ist nur die rückwärtige Tracheenkieme der Infrastigmal-Reihe am 9. Abdominalsegment. Wo sonst ungetheilte Tracheenkiemen auftreten, beruhen sie gewiss nur auf unvollkommener Ausstülpung des respirirenden Integuments, da der Stamm der Tracheenkieme in solchen Fällen meist seine gewöhnliche, mehreren Fäden entsprechende Stärke behält.

Für eine jüngere Form der Larve von *Parapoynx stratiotata* liegen mir mehrere anlässlich des Suchens nach *Acentropus*-Raupen im Herbst v. J. gefundene Larven vor, nach deren einer das nachfolgende Schema (s. S. 16) entworfen ist, woraus hervorgeht, dass bei gleicher Anordnung der Tracheenkiemen wie im erwachsenen Zustand die Verästlung derselben eine geringere ist und namentlich eine Theilung derselben in 6 Fäden nirgends auftritt.

Eine bestimmte Tendenz in der Theilungsanordnung der Tracheenkiemen scheint in sämmtlichen Entwicklungsstadien der Raupe dahin zu gehen, dass in der suprastigmalen und infrastigmalen Reihe die erste (dem vordern Segmentrand näher liegende) Tracheenkieme gegen die Thorakalsegmente das Maximum ihrer Theilung erreicht, während in denselben Längsreihen die zweite (dem hintern Segmentrand näher liegende) Tracheenkieme ihr Theilungsmaximum erst in den mittlern Abdominalsegmenten erfährt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

	Segment	Suprastigmale		Infrastigmale		Pedale
		anter.	poster.	anter.	poster.	
Thorax	2	4	3	4	3	—
	3	4	3	4 (3)	4	4
Abdomen	4	4	4	3	5 (3)	4 (5)
	5	4	4	3	5	5
	6	3	5	3	5	5
	7	3	5	3	4	5
	8	4	3	3	4	3
	9	3	4	2	4	3
	10	3	3	2	4	2
	11	2	3	1	4	2
	12	—	—	—	1	—

Was demnach den vorerwähnten Einwurf MÜLLER's gegen die Angaben DE GEER's anbelangt, so ist derselbe nach vorstehender Untersuchung als vollständig begründet zu bezeichnen; denn DE GEER, welcher, wie aus dem Text hervorgeht, ebenfalls die erwachsene Raupe von *Par. stratiotata* vor sich hatte, giebt einerseits die Zahl der Aeste einer Tracheenkieme zu gering an, indem er als Maximum nur 3—4 nennt, andrerseits spricht er von 6—8 Bündeln auf jedem Segment, was sich wohl nur daraus erklärt, dass er, gleichzeitig beide Seiten eines Segments im Auge habend, keine Unterscheidung zwischen vorderer und hinterer Tracheenkieme innerhalb derselben Reihe machte und so die Zahl 6 erhält, während die Angabe 8 andrerseits doch auf getrennter Zählung der auf den mittlern Segmenten ziemlich weit von einander abstehenden Tracheenkiemen der Suprastigmal-Reihe beruhen dürfte.

Bei Vorlage des Materials habe ich gleichzeitig einen weitern von DE GEER im Unklaren gelassenen Punkt, nämlich ob die bei der Raupe von *Parapoynx* trotz der Tracheenkiemen vorhandenen Stigmen ein Lumen besitzen oder nicht, ins Auge gefasst und versucht darüber Klarheit zu gewinnen, wiewohl es bereits PALMÉN (11, p. 67) nach vielfacher Analogie nicht zweifelhaft war, dass die Stigmen im Leben der Raupe nicht zur Athmung dienen und demnach auch kein Lumen haben dürften.

Die betreffende Stelle aus DE GEER hat bereits PALMÉN (11, p. 66—67) wörtlich citirt, so dass ich mich auf die Mittheilung meiner

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

eignen Untersuchung beschränken kann. Sämmtliche erwachsenen 10 Raupen zeigen an den Stellen, wo beim peripneustischen Typus die Stigmen anzutreffen sind, einen sehr kleinen, schwarzen, punktartigen Querstrich, welcher auf dem 2.—4. Abdominalsegment etwas deutlicher sichtbar ist, immerhin aber sehr klein bleibt. Was die Ringe betrifft, in welchen diese Stigmen nach De Geer stehen sollen, so ist diese Angabe dahin aufzufassen, dass das Integument auf allen Abdominalsegmenten um die erwähnten Stigmenpunkte einen schwachen Hautwall von hellerer Färbung bildet, welcher gleichsam das fehlende Peritrema vertritt. Bei starker Vergrösserung entsprechender Präparate zeigt es sich, dass die Stigmenpunkte schwarze Pigmentflecke der Oberhaut sind, welche den Mündungen der angelegten Stigmenäste vollständig entsprechen und welchen jedes Lumen fehlt. Da bisher eine durch Untersuchung begründete Bestätigung der Ansicht Palmén's ausstand, glaubte ich diesen Punkt nicht unerwähnt lassen zu sollen.

III. Uebersicht über die bisher bekannt gewordenen Typen der Respirationsorgane bei Raupen mit aquatischer Lebensweise.

Der Aufenthalt in Wasser bei Lepidopteren-Larven kann nach der geringen Zahl von Arten, bei welchen ein solcher bisher bekannt wurde, nur als biologischer Ausnahmefall gegenüber der grossen Zahl jener Formen angesehen werden, wo das Larvenleben sich ohne directe Beziehung zu diesem Medium abwickelt.

Selbstverständlich sind zu letzterer Gruppe auch alle jene Lepidopteren-Arten zu zählen, deren Raupen endophag in Sumpf- und Wasserpflanzen leben, wo also, wenn auch ein grosser Theil der Entwicklung factisch unter dem Wasserspiegel vor sich geht, doch jede Veranlassung zu einer Anpassung der Respirationsorgane an dieses Element fehlt.

Die bisher bekannt gewordenen Lepidopteren-Larven mit wirklich aquatischer Lebensweise gehören nur 3 Familien resp. Subfamilien [1]) an: den *Arctiidae*, *Hydrocampidae* und *Acentropodidae*. Die beiden letztern stehen in näherer Verwandtschaft zu einander

1) Auf eine von H. A. Hagen (in: Psyche, Vol. 5, p. 113) mitgetheilte Notiz des Barons v. Reizenstein, wonach letzterer in Louisiana eine grosse Sphingiden-Raupe auf flottirenden Nymphaea-Blättern angetroffen und auch ein Schwimmvermögen derselben beobachtet haben will, konnte nicht näher eingegangen werden, da ausführlichere Mittheilungen darüber noch nicht erfolgt zu sein scheinen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und werden zu den Pyraliden, die erstere zu den Bombyciden im ehemaligen Sinne gerechnet.

Um mit den Arctiiden zu beginnen, so beschränkt sich in dieser Familie das Vorkommen aquatischer Raupen allein auf das Genus *Palustra* Bar, von welchem bisher 6, sämmtlich dem neotropischen Faunengebiete angehörige Arten bekannt wurden, deren Raupen ausnahmslos in schwach fliessenden Gewässern frei an den Blättern diverser Wasserpflanzen, wie Mayaca, Syena etc., leben.

Die vor zwei Decennien erfolgte Entdeckung der ersten hierher gehörigen Art machte durch die besondere Lebensweise der Raupe einiges literarisches Aufsehen, das auch in der Folge, als mehr Arten mit übereinstimmender Biologie bekannt wurden, sich nicht verminderte. Ohne auf die zahlreichen Publicationen von Bar, Berg, Burmeister, Guène und Andern näher eingehen zu wollen, sei nur bemerkt, dass eine anatomische Untersuchung der larvalen Respirationsorgane nur durch Laboulbène (6) nach einer einzigen in Alkohol conservirten Raupe erfolgte, wonach die dem Familiencharakter gemäss dicht behaarte Raupe ein grosses Prothorakalstigmenpaar und 8 sehr kleine Abdominalstigmenpaare besitzt, welche letztern ganz unter der Behaarung verborgen sind. Unter den Abdominalstigmen ist das letzte, am 8. Abdominalsegmente gelegene, das relativ grösste.

Ueber die Art der Athmung berichtet Berg (1, p. 43), welcher die eingehendsten biologischen Studien mit *Palustra*-Raupen zu machen Gelegenheit hatte:

„Ihre Athmung geht durch gleichbeschaffene Tracheen vor sich, wie bei den Landraupen. Die Stigmen zeigen keine besondern Abweichungen von den letzteren; sie sind nur verhältnissmässig kleiner und ihr Peritrema weniger erhaben. Die zur Respiration erforderliche Luft trägt die Raupe auf ihrem Rücken, zwischen den Bürsten und Warzen. Die Luft bildet daselbst Bläschen, die durch die langen, über den Rücken ausgebreiteten Haare zusammengehalten werden. Von Zeit zu Zeit kommt die Raupe an die Oberfläche des Wassers, um die Luft zu erneuern, wobei sie das Hinterende herausstreckt.“

Unterstützt wird diese Art der Luftversorgung durch die eigenthümliche Beschaffenheit des Haarkleides, dessen Bürsten- und Warzenhaare in verschiedener Weise bei den einzelnen Arten kolbig verdickt, befiedert oder bedornt erscheinen, wodurch ein Zurückhalten der Luft am Körper erleichtert wird.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Bekanntlich findet sich dasselbe Princip der Anlegung eines Luftreservoirs ausserhalb der Luftwege auch bei einigen Coleopteren-Gattungen, deren Imagines im Wasser leben, in verschiedener Weise realisirt.

Die Raupen von *Palustra* bewegen sich in aalförmiger Bewegung schwimmend im Wasser fort, wo auch die Häutungen stattfinden. Ausserhalb des Wassers vermögen die Raupen natürlich wohl zu athmen, nehmen aber keine Nahrung zu sich. Die Verpuppung sämmtlicher *Palustra*-Raupen erfolgt ausserhalb des Wassers. Die Puppe ist von normaler Beschaffenheit der Arctiiden.

Es kann somit kein Zweifel bestehen, dass die Raupen des Genus *Palustra* vollkommen dem peripneustischen Typus entsprechen und dass auch eine bisher ausstehende Untersuchung ihrer innern Tracheenmorphologie kaum ein abweichendes Resultat ergeben würde.

Bei dieser Arctiiden-Gattung wurde einfach dadurch, dass die ursprünglich zum Schutz dienende Haarbekleidung nunmehr als Lufthälter verwendet wird, gerade für jene Zeit der Entwicklung, wo der Art die meisten Gefahren drohen, ein Aufenthalt im schützenden Wasser ermöglicht. Ein leicht erreichbarer Functionswechsel in der Bekleidung des Integuments hat hier einen für die Erhaltung der Art gewiss günstige Lebensweise ermöglicht, ohne dass es einer Abweichung von dem angestammten Tracheentypus und der ursprünglichen Art der Athmung bedurft hätte.

Während unter den Arctiiden die aquatische Lebensweise der Raupe auf eine Gattung beschränkt und die Lösung der Respirationsaufgabe einheitlich durch das Princip des äussern Luftreservoirs gelöst erscheint, ist bei den Hydrocampiden für die Larven der Aufenthalt im Wasser als Regel anzusehen und treten hier auch verschiedene Typen der Respirationsorgane auf, von welchen wahrscheinlich bisher erst ein Bruchtheil bekannt wurde. Die Hydrocampiden finden sich in allen Faunengebieten vertreten und werden in zahlreiche Gattungen getheilt. Es liegt ausserhalb des Plans vorliegender Arbeit, auch nur eine generische Uebersicht der hierher gehörigen Formen und ihrer geographischen Verbreitung[1]) zu geben, um so mehr als nur von Vertretern der Gattungen *Nymphula* Schrank, *Hydrocampa* Latr., *Cataclysta* Hb., *Parapoynx* Hb. und

1) Die wichtigsten hierher gehörigen Gattungen aus fremden Faunengebieten wären: *Ambia* Wlk. (indo-mal.), *Aulacodes* Gn. (trop. cosmop.), *Oligostigma* Gn. (indomal-neotrop.), *Cymoriza* Gn. (Ind.), *Margarosticha* Led. (Ambon, Austral.), *Talanga* Moore (Ind.).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

einer nahe stehenden Gattung Beschreibungen früherer Entwicklungsstadien vorliegen.

Von den letzt genannten auch in Europa vertretenen Gattungen sind *Cataclysta* und *Parapoynx* in der warmen Zone aller Welttheile verbreitet, und auch Arten des Genus *Hydrocampa* sind aus Indien, Japan, Australien, Nord- und Süd-Amerika bekannt.

Was vorerst das Genus *Nymphula* SCHRANK anbelangt, so ist die Raupe einer hierher gehörigen Art (*stagnata* DON.) durch BUCKLER (3) ohne besondere Berücksichtigung ihrer Athmungsorgane bekannt gemacht worden. Nur so viel geht mit Sicherheit aus der Beschreibung hervor, dass die Raupe kiemenlos ist und in der Jugend minirend, erwachsen hingegen in einem aus zwei Blättern verfertigten Sack an Sparganium lebt. In letzterem Stadium ist sie zweifellos nach Analogie der nahe verwandten Gattung *Hydrocampa* eine Vertreterin des peripneustischen Typus, und es bleibt nur die Frage noch zu lösen, ob nicht auch bei *Nymphula* in den erten Häutungsstadien Hautathmung mit apneustischem Typus auftritt.

Für eine Art der zweiten Gattung *Hydrocampa* LATR. (*nymphaeata* L.) hat bereits RÉAUMUR (12) die ersten Angaben über die Raupe gemacht, jedoch erst MÜLLER (9) blieb es vorbehalten eine vollständige Aufklärung über die Respirationsorgane und ihre physiologische Function in allen Häutungsstadien zu erbringen. Danach findet ein bisher nicht bekannt gewesener Wechsel der Athmung, sowohl in morphologischer als physiologischer Beziehung statt, indem die Raupe in der Jugend sämmtliche Stigmenäste verklebt zeigt, also apneustisch ist und nur eine allgemeine Hautathmung besitzt, wobei die Cuticula dorsalwärts eine schwach höckrige Structur zeigt. In diesem Zustand erfolgt auch die Ueberwinterung. Nach derselben tritt eine Aenderung in der Beschaffenheit der Cuticula und mit ihr auch in den Tracheen und der Athmung ein. Erstere erhält conische, mit einer Rinne versehene Höcker, welche das Wasser hindern, den Körper der Raupe zu benetzen, und denselben stets mit einer Luftschicht umgeben halten. Die Stigmen sind jetzt offen, es findet eine Luftathmung statt, der Typus ist peripneustisch geworden.

Eine weitere, zu *Hydrocampa formosalis* CLEM. gehörige Raupe beschreibt PACKARD (10). Danach scheint diese Larve, welche in einem aus Blattausschnitten verfertigten Sacke an *Menyanthes trifoliata* lebt, im Allgemeinen mit jener von *Hydrocampa nymphaeata* übereinzustimmen, nur erwähnt PACKARD auf der Rückenhöhe des

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

vorletzten und letzten Abdominalsegments eine eigenthümliche, verschliessbare Spaltbildung[1]), welche aber in keiner Beziehung zum Tracheensystem zu stehen scheint, da sich an den gewöhnlichen Stellen des Abdomens 8 Stigmenpaare finden. Die der Arbeit PACKARD's beigegebenen Abbildungen sind (schon nach dem Bild der Imago zu schliessen) ungenau und gestatten keine weitere Deutung. Ueber die Jugendstadien der Raupe werden keine Mittheilungen gemacht.

Was die dritte Gattung, *Cataclysta* HB., anbelangt, so hat sich ebenfalls bereits RÉAUMUR (12) mit dem Aussehen und der Lebensweise der Larve der einzigen europäischen Art (*lemnata* L.) beschäftigt. Dieselbe gleicht in morphologischer und biologischer Hinsicht fast ganz jener von *Hydrocampa,* nur in der Construction des Wohngehäuses bestehen erhebliche Unterschiede. Auch hier hat erst MÜLLER (9, p. 628) einen Wechsel von der anfänglichen Hautathmung zur Stigmenathmung im Lauf der Larvenentwicklung nachgewiesen und damit die Parallele zu *Hydrocampa* auch in diesem wichtigen Punkt vervollständigt. Die Hautathmung umfasst bei *Cataclysta* aber eine kürzere Periode, indem sie nur bis zur zweiten Häutung reicht.

Die von MÜLLER (8 und 9) weiter als brasilianische *Cataclysta* beschriebenen Raupen gehören, schon nach dem Besitz von Tracheenkiemen zu urtheilen, anderen Gattungen an.

Für die vierte Hydrocampiden-Gattung *Parapoynx* HB. möchte ich nicht bloss den Besitz von Tracheenkiemen überhaupt, sondern insbesondere deren triseriale Anordnung, wie sie im vorangegangenen Abschnitt für *Par. stratiotata* ausführlicher erörtert wurde, für charakteristisch halten, da dieselbe Anordnung der Tracheenkiemen bei zwei weiteren Arten aus ganz verschiedenen Faunengebieten nachgewiesen wurde, somit einem allgemeinen Typus entspricht. Die beiden weitern *Parapoynx*-Arten, von welchen eine übereinstimmende Raupe bekannt wurde, sind *Par. oryzalis* WOOD-MASON (16) und eine derzeit unbestimmte Art Brasiliens (MÜLLER, 9, p. 625).

Bei *Parapoynx* währt der apneustische Typus durch das ganze Larvenleben, da auch die junge Larve bereits Tracheenkiemen, wenn auch in geringerer Anzahl, besitzt.

---

1) „The end of the body, dorsal view, showing a large cleft which can be closed by two lateral fleshy lobes and a posterior fleshy bead; on the succeeding segment is a smaller cleft; the spiracles are seen on the sides of the same segments.“ (PACKARD, 10, p. 825.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Als weiterer Typus in der Tracheenmorphologie der Hydrocampiden-Larven ist hier jener anzuführen, welcher von MÜLLER bei der brasilianischen *Pyropalis* GN. angetroffen wurde; diese Art wurde bisher zum Genus *Cataclysta* HB. gestellt, womit sie aber sowohl nach der Morphologie des Falters als namentlich wegen des Besitzes larvaler Tracheenkiemen nicht vereint bleiben kann. Was sie von *Parapoynx* trennt, ist die biseriale Anordnung der Tracheenkiemen, welche in zwei Gruppen auftreten, wovon die obere Gruppe in der Seitenkante (wo sich Dorsal- und Ventralfläche treffen), die untere am Rand der Bauchplatte inserirt ist.

Eine weitere morphologische Besonderheit besitzt diese der Athmung durch Tracheenkiemen entsprechend apneustische Larve darin, dass ihr (geschlossenes) Prothorakalstigmenpaar stark ventralwärts verschoben ist[1]). Bei Anlegung des complicirt gebauten und mit Luftcanälen versehenen Gehäuses soll aus dem Prothorakalstigmenpaare Luft ausgeschieden werden, was (die Dauer des Verschlusses der übrigen Stigmen vorausgesetzt) für dieses Stadium der Larve einen bisher nicht constatirten propneustischen Typus ergäbe.

Schliesslich sind hier noch einige fraglich gebliebene Raupen aus Brasilien zu erwähnen, welche ebenfalls nur eine biseriale Anordnung der Tracheenkiemen besitzen, bei welchen aber die obere Längsreihe in eine vordere und hintere Partie getheilt erscheint (MÜLLER, 8, p. 209). Sie dürften wahrscheinlich nicht einmal generisch mit der vorangehenden *Pyropalis* GN. zu vereinen sein.

Als letzte Familie kommen die Acentropodiden hier in Betracht, deren zahlreiche beschriebenen Formen, wie spätere Forschungen ergaben, nur einer Art (*niveus* OLIV.) angehören, welche bisher ausserhalb des europäischen Faunengebiets nicht angetroffen wurde. Ich kann rücksichtlich des peripneustischen Typus der erwachsenen Raupe auf die im ersten Abschnitt gegebenen ausführlichen Mittheilungen verweisen.

Aus vorstehender kurzer Uebersicht über die wichtigsten Typen der bekannt gewordenen Respirationsorgane bei wasserbewohnenden Raupen ergiebt sich, dass die Anpassung an das Wasserleben in sehr verschiedenem Grade modificirend auf den angestammten peripneustischen Typus der Lepidopterenlarven einwirkte.

---

1) Das Auftreten eines hier beobachteten zweiten, stets verschlossen bleibenden Thorakalstigmenastes an der Grenze zwischen Meso- und Metathorax nimmt MÜLLER für alle Lepidopterenlarven in Anspruch. (MÜLLER, l. c. p. 199.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Im einfachsten Falle tritt gar keine Veränderung in der Tracheenmorphologie ein, schon ein Functionswechsel in der äussern Haarbekleidung führt zum Ziel, die Raupe bleibt peripneustisch (*Palustra*).

In andern Fällen verkleben sich in der Jugend der Larve die Stigmenäste, eine blosse Hautathmung reicht für das geringe Respirationsbedürfniss der Jugendstadien aus (*Hydrocampa*, *Cataclysta*). Mit fortschreitendem Wachsthum und erhöhter Assimilationsthätigkeit genügt jedoch die Hautathmung nicht mehr, es erfolgt die Rückkehr zum peripneustischen Typus, wobei gleichzeitig eine Veränderung der Cuticular-Structur eintreten kann, die dann denselben Zweck erfüllt wie das Haarkleid bei *Palustra*.

Als dritter Hauptfall, welcher phylogenetisch jünger als der zweite sein dürfte, wird dem gesteigerten Athmungsbedürfniss durch Ausstülpungen des respirirenden Integuments nachgekommen, also wie so häufig durch Flächenvergrösserung dem physiologischen Bedürfnisse entsprochen. Auch hier dürfte Anfangs in den Jugendstadien eine blosse Hautathmung bestanden haben und erst allmählich die in spätern Häutungstadien erworbenen Tracheenkiemen auch in frühere Entwicklungsstadien der Raupe verlegt worden sein, was die successive Zunahme der Tracheenkiemen im Laufe der Ontogenese erklärlich macht (*Parapoynx*).

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass sämmtliche obgedachte Formen der Respirationsorgane nur der verschiedene Ausdruck für ein und dasselbe Anpassungsverhältniss sind, welches in unabhängiger Weise in ganz verschiedenen Lepidopteren-Familien auftrat.

Wenn eine hohe Uebereinstimmung im Imaginalstadium allein einen genealogischen Rückschluss gestattet, so möchte ich allerdings bereits für die Stammform der Hydrocampiden eine aquatische Lebensweise der Raupe als primär vermuthen, woraus sich die gerade in dieser Familie so mannigfach auftretenden Formen der Respirationsorgane, welchen in systematischer Beziehung zweifellos eine generische Bedeutung zukommt, erklären würden.

Was *Acentropus* anbelangt, so wird hier erst die noch ausstehende Untersuchung der ersten Häutungsstadien der Raupe weitere Aufklärung bringen und dann vielleicht einen Schluss über die muthmaassliche Abzweigung dieser Gattung vom Stamm der Hydrocampiden gestatten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Nachwort.

Die Drucklegung vorstehender, im Jahre 1895 abgeschlossenen Arbeit hat sich dadurch verzögert, dass ich immer noch hoffte, lebendes Material der *Acentropus*-Larve zu erhalten und eine nochmalige Untersuchung des Stigmenverschlussapparats vornehmen zu können. Leider blieben meine Bemühungen fruchtlos.

Inzwischen sind einige einschlägige Arbeiten publicirt worden, die ich der Vollständigkeit halber nicht unerwähnt lassen möchte.

In erster Linie ist hier eine Arbeit von C. A. HART „On the entomology of the Illinois river and adjacent waters" anzuführen, welche in: Bull. Illinois State Lab. Nat. Hist., Vol. 4 (p. 149—273) erschienen ist.

Aus dem die Lepidopteren behandelnden Abschnitt (p. 164—183, tab. 1, 2) der auch in ökologischer Beziehung sehr interessanten Arbeit verdient besonders die genaue Angabe über die äussere Morphologie der Tracheenkiemen bei *Parapoynx obscuralis* GROTE hervorgehoben zu werden. Die für sechs Wachsthumsstadien dieser Raupe gegebene tabellarische Uebersicht (p. 171) der Tracheenkiemenverzweigung bietet höchst lehrreiche Vergleichspunkte mit der von mir im Vorstehenden für die Raupe von *Par. stratiotata* tabellarisch sicher gestellten Verhältnisse. Leider sind von HART nur die vier ersten Abdominalsegmente berücksichtigt worden, die schon unter einander nach meinen Beobachtungen bei *Par. stratiotata* starke Verschiedenheiten zeigen, und ist hierbei auch auf individuelle Asymmetrien, die sich gewiss immer finden, keine Rücksicht genommen worden. Für *P. stratiotata* lagen dem Verfasser nur die bisher ganz ungenügenden Angaben (bei MÜLLER) vor. Die Insertionsstellen der Tracheenkiemen bei *P. obscuralis* sind nach der Abbildung bei HART (tab. 1, fig. 5) jenen bei *P. stratiotata* homolog. Weiter wird von HART auch die äussere Morphologie einer *Hydrocampa*-Raupe (*H. obliteralis* WLK.) ausführlich behandelt, wobei aber keine hier zu erwähnenden neuen morphologischen Verhältnisse beobachtet wurden.

HART führt schliesslich auch eine Raupe der Gattung *Pyrausta* (*P. nelumbialis* SMITH) mit aquatischer Lebensweise auf, die mir unbekannt geblieben war.

Als zweite hier zu erwähnende Publication führe ich Prof. Dr. K. LAMPERT's „Das Leben der Binnengewässer" auf, welche in der 3. Lieferung (1897) auf p. 112 — 119 die Lepidoptera behandelt, wobei Originalabbildungen der Raupe von *Par. stratiotata*

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

(fig. 49) und der Raupe und des Puppengehäuses von *Acentropus niveus* (fig. 50 b und d) gebracht werden. Diese Gesammtbilder dienen jedoch nicht der Darstellung feinerer morphologischer Verhältnisse. An neuern Beobachtungen enthält die Publication nur einige bisher nicht bekannt gemachte Angaben über die Lebensweise von *Acentropus niveus*, nach Mittheilungen Dr. Zeller's. In morphologischer Beziehung werden die Angaben Müller's resp. Ritsema's wiederholt.

Als letzte, seither erschienene Arbeit ist hier L. C. Miall's „The natural history of aquatic insects", London 1895, zu erwähnen, die mir leider nur aus Referaten bekannt wurde (cfr. von Adelung in: Zool. Centralbl., V. 3, p. 402).

Wien, im März 1898.

Literaturverzeichniss.

1) Berg, C., Ueber im Wasser lebende Bombyx-Raupen, in: Corresp.-Bl. Naturf. Ver. Riga, V. 22, p. 37—44.
2) Buckler, W. M., On the larva and habits of Parapoynx stratiotalis, in: Ent. Monthly Mag., V. 12, p. 160—163.
3) — Natural History of Hydrocampa stagnalis, ibid. V. 14, p. 97—103.
4) De Geer, Charles, Mémoires des Insectes, V. 1, Stockholm 1752.
5) Krancher, Oskar, Der Bau der Stigmen bei den Insecten, in: Z. wiss. Zool., V. 35, p. 505—574).
6) Laboulbène, Alex., Observations sur le genre Palustra, in: Ann. Soc. Ent. France, (5) V. 3, 1873, p. 303—306.
7) Landois, H. u. Thelen, W., Der Tracheenverschluss bei den Insecten, in: Z. wiss. Zool., V. 17, p. 187—214.
8) Müller, G. W., Ueber einige im Wasser lebende Schmetterlingsraupen Brasiliens, in: Arch. Naturg., Jahrg. 50, V. 1, 1884, p. 194—211.
9) — Beobachtungen an im Wasser lebenden Schmetterlingsraupen, in: Zool. Jahrb., V. 6, Syst., 1892, p. 617—630.
10) Packard, A. S., Habits of an aquatic Pyralid Caterpillar, in: Amer. Naturalist, V. 18, 1884, p. 824—826.
11) Palmén, J. A., Zur Morphologie des Tracheensystems, Helsingfors 1877.
12) Réaumur, Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes, V. 2, Paris 1736.
13) Ritsema, C., Acentropus niveus Oliv. in zijne Levenswijze en verschillende Toestanden, in: Tijdschr. Entom., V. 21, 1877—78, p. 81—114.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

14) SORHAGEN, LUD., Die Kleinschmetterlinge der Mark Brandenburg, Berlin 1886.
15) WALTER, A., Beiträge zur Morphologie der Schmetterlinge, in: Jena. Z. Naturw., V. 18, 1884—85, p. 750—805.
16) WOOD-MASON, The rice pest of Burma, Calcutta 1885.
17) ZACHARIAS, O., Die Thier- und Pflanzenwelt des Süsswassers, V. 2 (Kerfe von E. SCHMIDT-SCHWEDT).

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 1.

Fig. 1—7. *Acentropus niveus* OLIV.

Fig. 1. Raupe, ventrale Ansicht, der Tracheenverlauf der rechten Körperseite, schematisch eingezeichnet, mit Hinweglassung der Kranzfüsse des Abdomens. Glycerinpräparat. Vergr. 10.

Fig. 2. Vorderkörper der Raupe, in seitlicher Ansicht. Trockenpräparat. Vergr. ca. 25.

d_1	1. dorsaler Ast		des Prothorakalsegments.
d_2	2. „	„	
d_3	3. „	„	
v	visceraler	„	

Fig. 3. Prothorakal- und Mesothorakalsegment des Trockenpräparats der Raupe (Fig. 2), in dorsaler Ansicht. *K* Knotenpunkt der Tracheen.

Fig. 4. Stigma des 5. Abdominalsegments (REICHERT, Oc. 4, Obj. 5).

Fig. 5—7. Längsschnitte durch den Stigmenast des 6. Abdominalsegments (REICHERT, Oc. 2, Obj. 8 a). *Vh* Verschlusshebel, *Vbd* Verschlussband, *Vb* Verschlussbügel, *Vm* Verschlussmuskel.

Fig. 8. *Parapoynx stratiotata* L. Das 2. und 3. Abdominalsegment der Raupe, in seitlicher Ansicht, Vergr. ca. 10.

spst	suprastigmale	Reihe	der Tracheenkiemen.
ifst	infrastigmale	„	
p	pedale	„	

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

$d_{3i}3$
d_3
d_3c
d_2
k
n
$d_{4i}3$
d_4
d_4c
$d_{3i}3$
d_3c
$d_{4i}3$
d_4
d_4c

Fig. 5.

Vb
Vb

Fig. 4.

Vb

Fig. 6.

Vbd

Fig. 7.

Vb
Vm

Fig. 8.

spst
Kopf
rlst
p

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere

Jahr/Year: 1899

Band/Volume: 12

Autor(en)/Author(s): Rebel Hans

Artikel/Article: Zur Kenntniss der Respirationsorgane wasserbewohnender Lepidopteren-Larven. 1-26