

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Über Tipuliden-Larven mit besonderer Berücksichtigung der Respirationsorgane.

Von

Fritz Gerbig.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Greifswald.)

Mit Tafel 3—4 und 19 Abbildungen im Text.

Inhaltsverzeichnis.

Einleitung

Literarischer Überblick.

Spezieller Teil.

A. Sammeln, Zucht, Technik.

B. Beschreibung einiger Tipulidenlarven mit besonderer Berücksichtigung der Atmungsorgane.

I. *Tipula varipennis* MEIG.

II. *Tipula paludosa* MEIG.

1. Larve im 1. Entwicklungsstadium.

2. Larve in späteren Stadien.

III. *Tipula gigantea* SCHRNK.

IV. *Tipula lateralis* MEIG.

V. *Tipula hortensis* MEIG.

VI. *Ctenophora flavicornis* MEIG.

VII. *Poecilostola punctata* MEIG.

VIII. *Gnophomya pilipes* FABR.

IX. *Limnophila discicollis* MEIG.

X. *Limnophila fuscipennis* MEIG.

C. Rückblick und Vergleich.

Stigma, Filzkammer, Tracheenlunge, Kiemen, Tracheenmuskel und Funktion der Lunge.

D. Physiologische Versuche, Zusammenfassung.

Einleitung.

Die ersten Angaben über Tipulidenlarven fand ich bei RÉAUMUR (1750), der neben einer Beschreibung der äußeren Form derselben auch die Atemverhältnisse schildert. Er sagt hierüber: On trouve deux trachées très remarquables, une de chaque côté, qui tend en ligne droite vers la tache ou le stigmate qui est du même côté: elle semble pourtant se terminer un peu avant que de l'avoir atteint; mais où elle paroît se terminer elle se divise en un très grand nombre de branches; qui toutes se dirigent vers la plaque circulaire du stigmate, cette plaque est la base du cone formé par toutes ces branches. Elles sont destinées à recevoir l'air, et à le porter à la grande trachée d'où elles partent: je dis à le porter, car j'ai conjecturé, il y a longtemps, que c'était leur seul usage, que l'air avoit d'autres ouvertures, ou partie de ces ouvertures, étaient même placées à son bout postérieur. Là sont quatre taches circulaires, brunes comme les stigmates, mais beaucoup plus petites. Ayant tenu sous l'eau la partie postérieure du ver, j'ai vû sortir des bulles d'air de ces quatre petites taches, et je n'en ai vû sortir aucune des grandes taches ou stigmates.

Diese Ansicht RÉAUMUR's wurde schon damals bekämpft von BONNET (1771), welcher behauptet, daß die Insecten "inspirent et expirent par les stigmates", und daß die Luftblasen, welche RÉAUMUR an den braunen Flecken austreten sah, beim Untertauchen der Larve unter Wasser von außen haften geblieben waren.

DE GEER (1771) läßt die Frage, wie die Insecten atmen, offen. Er kommt nur zu dem Schluß, daß, wenn die Insecten im allgemeinen nicht die Luft so ein- und ausatmen wie die übrigen Tiere, sie alle doch Luft zum Leben brauchen.

BOUCHÉ (1835) und später BELING (1880) geben nur Beschreibungen der äußeren Form von Tipulidenlarven, sie erwähnen nichts von den Atemverhältnissen.

VIALLANES (1880) hat die Herzverhältnisse einer *Ctenophora*-Larve näher untersucht, und MIK (1882) hat die Larve von *Tipula rufina* näher beschrieben, vor allem hat sich der letztere mit dem Stigma befaßt. Er deutet die Pünktchen, die man auf der Oberfläche

des Stigmas sieht, als Tracheenmündungen. Ferner fand ich eine Beschreibung des Tipulidenstigmas bei DE MEIJERE (1895), der mit WEIJENBERGH behauptet, daß das Stigma geschlossen sei und daß die Luft durch die sogenannte Siebplatte in die Trachee gelange. Diese Ansicht wird auch von MÜGGENBURG (1901), von BROWN (1910) und von M. KEILIN (1912), dessen Arbeit erst kürzlich erschienen ist, vertreten. Da über den Bau dieser Stigmen noch große Unklarheit herrscht, so habe ich mir die Untersuchung derselben zur besonderen Aufgabe gemacht und bin zu wesentlich anderen Resultaten gelangt. Ferner habe ich die Anhäufung der Tracheencapillaren im letzten Segment der Larve, die RÉAUMUR schon gesehen hat, die aber später nur von VIALLANES und BROWN nochmals erwähnt sind, einer näheren Untersuchung unterzogen. Dogs nennt bei *Nepa* die Anhäufung der Tracheen im Thorax Tracheenlunge. Ich werde mich im folgenden desselben Namens bedienen, da die feinen Luftkanälchen auch hier die Funktion einer Lunge haben, während die anatomischen Verhältnisse ganz anders sind als bei *Nepa*.

Spezieller Teil.

Sammeln, Zucht, Technik.

Da die Tipulidenlarven zum großen Teil an den Rändern von Gewässern im Schlamm, ferner zwischen Algen, Moos usw. leben, war es mit einigen Schwierigkeiten verknüpft, sie aufzufinden. Die ersteren Larven, die im Schlamm vorkommen, erhielt ich, indem ich mit Hilfe eines Netzes an der Stelle, an der ich die Larven vermutete, eine größere Portion Schlamm entnahm und dann im Wasser durchsiebte. Die feinen Schmutzteilechen wurden durch das Wasser weggespült, während die größeren Larven zurückblieben. Durch dieses Verfahren war es jedoch nicht möglich, die jüngeren Entwicklungsstadien zu erhalten. Die Larven, die zwischen Algen und Moos vorkommen, sind besonders deshalb schwer zu finden, weil sie sich wenig von der Umgebung abheben. Die Schwierigkeiten des Sammelns von Material wurden durch eine Methode überwunden, die mir Herr Geheimrat G. W. MÜLLER empfahl. Die Algenmassen und Moospolster wurden nicht mehr draußen abgesucht, sondern mittels kleiner Beutel mit ins Institut genommen. Hier wurden die Massen auf weitmaschigen Sieben, die über Glasgefäße gespannt waren, ausgebreitet. Das Eintrocknen der obersten Pflanzenschicht

bedingte, daß die Larven nach unten wanderten, bis sie durch das Drahtsieb in das Glasgefäß fielen, dessen Boden mit Wasser bedeckt war. Oft dauerte es einige Tage, bis die ersten Larven durchfielen. Mit Hilfe dieser Eintrocknungsmethode gelingt es zunächst, Larven in großer Menge zu bekommen, auch dort, wo bei oberflächlicher Betrachtung keine Larven vorhanden sind. Ferner erhielt ich auf diese Weise auch jüngere Entwicklungsstadien, von *Tipula lateralis* sogar das erste Stadium.

Um die Larven bestimmen zu können, habe ich sie alle züchten müssen, da die bisherigen Bestimmungstabellen sehr unzuverlässig sind.¹⁾ BELING gibt zwar eine größere Bestimmungstabelle für Tipulidenlarven, bei der er auch die charakteristische Bewaffnung des Hinterendes berücksichtigt; jedoch ist es nicht möglich, nach jener Tabelle die Larven mit Sicherheit zu bestimmen. Am einfachsten war die Zucht von *Pocillostola punctata*, *Limnophila fuscipennis* und *Tipula lateralis*. Diese Larven hielt ich in Blechkästen, die ich zur Hälfte mit Erde angefüllt hatte. Außerdem befand sich immer so viel Wasser in dem Gefäß, daß die Erde zum größeren Teil daraus hervorragte. Sehr einfach ließen sich auch die Larven von *Tipula gigantea* monatelang hindurch halten. Ich züchtete dieselben in einem Glasgefäß, dessen Boden mit Kieselsteinen und Wasser bedeckt war. Zur Fütterung benutzte ich totes Kastanienlaub. Das Wasser, daß die Steine nicht überragen darf, mußte von Zeit zu Zeit erneuert werden.

Die Larven von *Tipula varipennis* hielt ich in einem hohen Glaszylinder, der zur Hälfte mit Moos angefüllt war und dessen oberes Ende durch ein Drahtsieb verdeckt war. Die Larven, die in der Natur in schnell fließenden Gebirgsbächen vorkommen, konnte ich nur dadurch bis zur Verpuppung bringen, daß ich jeden Tag den Glaszylinder mit frischem Leitungswasser ausspülte.

Die Larven von *Limnophila discicollis* und *Gnophomya pilipes* ließen sich in flachen Glasschalen, in denen das Wasser öfter erneuert werden mußte, leicht züchten. Schwieriger war die Zucht von *Tipula hortensis*. Von diesen habe ich die Imagines nur dadurch erhalten können, daß

1) So findet sich z. B. in BRAUER'S „Süßwasserfauna“, daß die Larve von *Trinicia* eine Länge bis zu 11 mm erreichen soll, während bekanntlich die Imagines von *Trinicia* die Größe von *Tipula gigantea* besitzen. Schon die Größenunterschiede der dort nebeneinander beschriebenen Larve und Imago machen es höchst unwahrscheinlich, daß beide demselben Individuum angehören.

ich Larven erst zur Zeit der Verpuppung sammelte. Die *Ctenophora*-Larven lassen sich in der Gefangenschaft leicht halten. Ich habe sie monatelang in einem hohen Glaszylinder mit vermodertem Birkenholz aufbewahrt. Im Frühjahr 1912 krochen einige weibliche Imagines aus, während im Herbst scheinbar keine Generation fliegt, was bei den übrigen untersuchten Tipulidenlarven allgemein der Fall war.

Meine Untersuchungen stellte ich zunächst an lebenden Larven an, die ich zu diesem Zwecke zwischen zwei Objektträger preßte. Zum Herstellen von Schnittpräparaten wandte ich die allgemein bekannten Methoden an. Um die Lageverhältnisse der Tracheenlunge genau zu studieren, fertigte ich mit dem Rasiermesser Handschnitte an, die ich nach Auflösung des Paraffins wie Totalpräparate weiter behandelte. Ich färbte diese mit Boraxkarmin, und an diesen Präparaten habe ich den Verlauf der Capillarenbündel von der Ausgangsstelle an der Filzkammer bis zur Endigung der einzelnen Capillaren am Integument genau verfolgen können. Sehr gute Tracheenlungenpräparate erhielt ich auch dadurch, daß ich die unter physiologischer Kochsalzlösung herauspräparierten Tracheenlungen 24 Stunden in einer Lösung von Osmiumsäure in destilliertem Wasser 3:100 aufbewahrte. Sodann wässerte ich stark und färbte mit Alaunhämatoxylin. Die auf diese Weise vorbereiteten Objekte wurden in Glycerin eingeschlossen. An diesen Totalpräparaten ließen sich die Endigungen der feinen Capillaren noch feststellen, da sie mit Luft gefüllt bleiben. Viele Schwierigkeiten bereitete mir die Untersuchung der Stigmen, deren sprödes Mittelstück bei der Herstellung von Schnittpräparaten oft riß. Ich präparierte das Stigma hauptsächlich unter dem Mikroskop mit aufgesetztem Umkehrprisma mit Hilfe der Nadel, und gerade hierdurch ist es mir gelungen, über die Beschaffenheit des Stigmas, vor allem des Stigmenmittelstückes, einen bestimmten und klaren Anschluß zu geben.

Beschreibung einiger Tipulidenlarven.

I. *Tipula varipennis* MEIG.

Die von mir untersuchten Larven von *Tipula varipennis* stammten aus Thüringen, wo sie zwischen Moos und unter Steinen in kleinen schnell fließenden Gebirgsbächen vorkommen. Sie besitzen eine fast zylindrische Form, sind dunkel gefärbt, undurchsichtig und erreichen

eine Länge von 15 mm und eine Breite von 2 mm. Der Körper ist deutlich segmentiert, und an jedem Segment befindet sich eine Reihe einzelner Borsten, die zur Fortbewegung und zum Festhalten in Moos dienen. Ferner ist die Oberfläche der Larvenhaut mit verdickten chitinösen Fortsätzen besetzt, welche sichelförmig nach hinten gebogen sind (vgl. Fig. A). Sie stehen in Reihen angeordnet und bedingen die dunkle Farbe der Larve. Die Lücken zwischen den Fortsätzen erscheinen als hellere Streifen oder Punkte. Zwischen den Ansatzstellen der chitinösen Fortsätze finden wir direkt unter der Oberfläche der Cuticula Gebilde, welche zunächst wie Röhren

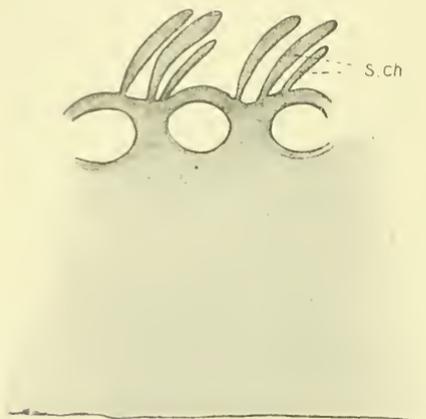


Fig. A. *Tipula varipennis*.
Schnitt durch das Integument der Larve.
1150:1. s. ch sichelförm. Chitinfortsätze.

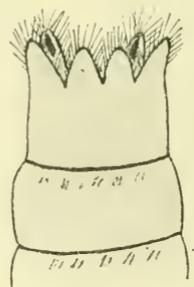


Fig. B. *Tipula varipennis*.
Hinterende der Larve unter Wasser.
(Lupenvergrößerung.)

aussehen. Es handelt sich um Stellen mit weniger dichtem Chitin. Die sichelförmigen Fortsätze dürften eine ähnliche Rolle bei der Bewegung spielen wie die großen Borsten, nämlich, die Reibung der Körperhaut an der Umgebung beim Fortkriechen zu erhöhen. Die scheinbaren Lücken dürften die Beweglichkeit erhöhen, im besonderen ein Niederlegen der sichelförmigen Fortsätze beim Vorwärtskriechen ermöglichen.

Sehr auffällig ist die für alle Tipulidenlarven charakteristische Bewaffnung des Hinterendes. Das Abdomen ist abgestutzt und trägt einen Stern 6 gleich langer Strahlen, von denen 4 dorsal und 2 ventral gelegen sind. Nebenstehende Fig. B stellt das Hinterende einer Larve dar, die sich unter Wasser befindet, und Fig. C das

jenige einer an der Wasseroberfläche hängenden Larve. Die beiden ventralen Strahlen haben an der Innenseite dunkles, starkes Chitin, während die Außenseite mit blasserem, biegsamerem Chitin bedeckt ist. Jeder dieser Fortsätze trägt an seinem Rande je eine Reihe Borsten, die eine eigentümliche Form besitzen. Die Fig. D stellt eine solche Borste bei starker Vergrößerung dar. Sie ist tief in die Körpercuticula eingesenkt (Fig. Dc) und an ihrer Basis außerdem noch wallartig von einem Fortsatz der Cuticula umgeben. Der ein-

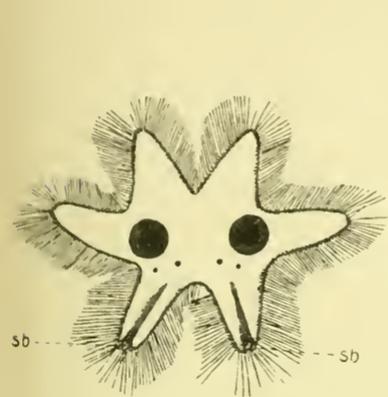


Fig. C. *Tipula varipennis*.
Hinterende an der Oberfläche des
Wassers hängend. 25:1.
sb typ. Sinnesborste.

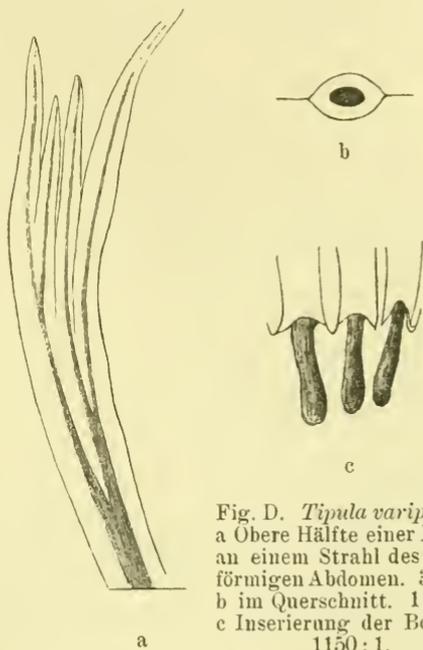


Fig. D. *Tipula varipennis*.
a Obere Hälfte einer Borste an einem Strahl des sternförmigen Abdomen. 380:1.
b im Querschnitt. 1150:1.
c Inserierung der Borsten. 1150:1.

gesenkte Teil ist braun und hebt sich ziemlich scharf von dem viel blasserem äußeren Teil ab. Die Borsten nehmen von der Basis nach der Spitze der Strahlen hin an Länge zu. Zugleich ändern sie ihre Form. Die an der Basis sind einfach, dann folgen zweiteilige, an deren Stelle nahe der Spitze drei- oder vierteilige treten können (Fig. Da). Alle Borsten zeigen eine flügelartige Verbreiterung, die nahe der Basis als kaum nachweisbarer Saum beginnt, nahe der Spitze aber, wie Fig. Db im Querschnitt zeigt, eine ziemliche Größe erreicht. Die dünnen Membranen lassen sich schwer feststellen; im vorliegenden Falle gelang es mir durch Färben der Schnitte in

Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. Auch Totalpräparate, die mit Eisenhämatoxylin gefärbt waren, ließen, nachdem sie in Glycerin übergeführt waren, die flügelartige Membran deutlich erkennen. Auf die Bedeutung dieser eigentümlichen Borsten komme ich weiter unten zurück.

Zwischen den eben erwähnten Borsten sitzen an den ventralen Strahlen nahe der Spitze drei, die sich durch ihre Form und Inserierung von den anderen abheben. Sie sind unverzweigt, liegen nicht in der gleichen Ebene wie die anderen, sondern sind etwas nach der Mitte der Oberfläche des Strahles gerückt. Sie gehen je von der Mitte eines kreisrunden Feldes aus, das im Gegensatz zu dem übrigen Chitin durchsichtig ist und das als eine Fortsetzung des blasserem, biegsamen Chitins der Außenseite des Strahles in die starrere Körperbedeckung der Innenfläche erscheint. Eine dieser Borsten fällt schon bei oberflächlicher Betrachtung auf. Sie sitzt an der Spitze der beiden ventralen Fortsätze und steht deutlich außerhalb der Reihe der übrigen Borsten (vgl. Fig. 1, Taf. 3). Im Gegensatz zu den Borsten der Reihe ist sie sehr oberflächlich inseriert. Zu ihr führt ein umfangreicher und stark chitinisierter Porenkanal, der frei in das Innere hineinragt. (Bei den Borsten der Reihe gelingt es nicht oder nur unvollkommen, den Porenkanal zu erkennen.) An die Borste tritt ein Nerv heran, so daß wir es mit einer Sinnesborste zu tun haben, wie sie auch BROWN schon beschrieben hat.

Unter Wasser nehmen die Strahlen des abgestutzten Abdomens die in Fig. B. angegebene Stellung ein. Wenn die Larve mit dem Hinterende an die Oberfläche des Wassers kommt, so breiten sich die Fortsätze aus. Die oben beschriebenen Borsten bilden eine fast zusammenhängende Membran, welche fest an der Oberfläche haftet. Form und Insertion der Borsten erklärt sich aus dieser Funktion. Die außerhalb der Reihe stehenden, im besonderen die als Sinnesborste angesprochenen, unterrichten augenscheinlich des Tier darüber, daß es sich der Oberfläche nähert. Vermöge ihrer abweichenden Lage müssen sie früher mit der Oberfläche in Berührung kommen als die Borsten der Reihe. Das Vorhandensein der Sinnesborste macht es wahrscheinlich, daß das Tier aktiv bei der Ausbreitung des Sternes beteiligt ist. Aber andererseits erfolgt die Ausbreitung des Sternes auch ohne jede Mitwirkung des Tieres lediglich durch die besonderen Adhäsionsverhältnisse der Borsten, wie wir leicht feststellen können, wenn wir ein totes Tier mit dem Stern an die Ober-

fläche bringen. Es erfolgt dann ein Ausbreiten des Sternes und ein Haften an der Oberfläche genau wie bei den lebenden Tieren. Wenn die Larven unter Wasser gehen, so nehmen die Fortsätze die in Fig. B abgebildete Stellung wieder ein und umschließen mit Hilfe der behaarten Fortsätze eine große Luftblase. Diese hat wohl aber weiter keine physiologische Bedeutung, da sie nach einiger Zeit schon wieder abgegeben wird. Auch erfolgt die Mitnahme einer Luftblase nicht regelmäßig.

In der Mitte des sternförmigen Abdomens befinden sich vier auffällige dunkle Punkte, die durch Verdickung und Färbung des Chitins entstanden sind. RÉAUMUR betrachtete, wie oben schon erwähnt wurde, diese Punkte als Öffnungen, durch die die Luft aus den Tracheen austritt. Bei näherer Untersuchung ergab sich, daß diese dunklen Stellen Muskelansätze sind.

Die Kiemen. Auf der ventralen Seite der Larve sitzen links und rechts vom After in dessen nächster Nachbarschaft je zwei fleischige Anhänge. Ich betrachte diese Gebilde als Ausstülpungen des Enddarmes, weshalb ich sie als Analschläuche bezeichne. Sie sind tief gespalten, wodurch wir zweimal vier Schläuche erhalten, was für diese Larve als besonderes Unterscheidungsmerkmal dienen mag, da alle anderen von mir untersuchten Larven nur vier oder sechs solcher Schläuche besaßen. Die Schläuche sind von einer Haupttrachee durchzogen, die zahlreiche sich wieder verzweigende feine Äste aussendet. Die äußere Wand ist sehr dünn, wie auf Schnitten leicht zu sehen ist. Die Schläuche können eingezogen werden, wobei die dünne Wandung sich in vielen Falten ineinander schiebt. BELING deutet diese Analschläuche als Nachschieber, während HART (1892) behauptet: „the fleshy appendages assist the aeration“. BROWN nennt sie „blood-gills“ und beschreibt ausführlich die Funktion derselben. Wir sehen das Blut in der Kieme auf der einen Seite der Trachee eintreten, während es auf der anderen Seite derselben in umgekehrter Richtung fließt. Es muß also eine Membran vorhanden sein, wie sie BROWN beschrieben hat. Der starke Blutstrom in den Schläuchen beweist, daß wir es mit Blutkiemen zu tun haben. Andererseits aber müssen wir auch einen direkten Gasaustausch an der Oberfläche der Analschläuche zwischen der Luft der hier befindlichen Tracheen und der im Wasser gelösten Luft annehmen, weshalb die Schläuche auch Tracheenkiemen genannt werden können. Da also die Schläuche sowohl die Funktion einer Blut- als auch die einer Tracheenkieme besitzen, so schlage ich

die kurze Bezeichnung „Kieme“ vor. Sobald die Larven unter Wasser gebracht wurden, streckten sie die Kiemen weit aus. Unter dem Mikroskop ließ sich bei Larven, die zwischen zwei Objektträger gepreßt waren, bei der Durchsichtigkeit der Kiemen die Bahn des Blutstroms gut beobachten.

Das Stigma und die Tracheenlunge bespreche ich bei der Larve von *Tipula paludosa*, da ich von dieser die einzelnen Entwicklungsstadien bekommen habe.

II. *Tipula paludosa* MEIG.

Bei *Tipula paludosa* war es mir möglich, Larven aus Eiern zu züchten. Mitte August legte ein Weibchen, das ich bei einer Exkursion auf einer Wiese gefangen hatte, in einem Glase Eier ab. Diese brachte ich dann in eine Glasschale, die mit einfacher Gartenerde angefüllt war. Die Erde wurde des öfteren angefeuchtet, und nach 14 Tagen krochen die ersten Larven aus. Ich brachte nun in die Glasschale Graswurzeln und einiges Laub, und auf diese Weise gelang es mir, auch die nächstfolgenden Stadien zu züchten. Die ausgewachsene Larve erreicht eine Länge von ca. 30 mm und eine Breite von $2\frac{1}{2}$ mm. Sie ist dunkel gefärbt, undurchsichtig, und hat wie die vorige Larve zylindrische Form. Die Körperbedeckung ist ähnlich beschaffen wie bei *Tipula varipennis*. Auch hier finden wir wieder chitinöse, sichelförmig nach hinten gebogene Fortsätze, die auch in Reihen angeordnet sind, aber nicht so dick und groß ausgebildet sind wie dort. Auch sie dienen dazu, um bei der Fortbewegung die Reibung gegen die umgebenden Erdmassen zu erhöhen. Ferner dürften bei der Fortbewegung der Larve einzelne längere Borsten eine Rolle spielen. Diese zeichnen sich durch ihre Stärke aus, gehen je von einem runden und helleren Feld aus und stehen oft in größerer Zahl zusammen, wodurch sogenannte Kriechbüschel entstehen, die in jedem Segment regelmäßig wiederkehren.

Das abgestutzte hintere Körperende wird von sechs ziemlich gleich langen Fortsätzen gebildet, die mit einer Reihe mäßig langer Borsten besetzt sind. Die Borsten sind nicht so auffällig wie bei *Tipula varipennis* und sitzen auch nicht auf dem äußeren Rande der Fortsätze, sondern sind ein wenig nach innen gerückt (vgl. Fig. E). An der Spitze der ventralen Fortsätze finden wir die bei der vorigen Larve schon beschriebene Sinnesborste wieder. Auch an der Spitze der beiden dorsalen Strahlen hebt sich eine Borste durch ihre Stärke

und Inserierung hervor. Die Borsten sind unverzweigt und besitzen auch nicht den membranösen Saum, den wir bei *Tipula varipennis* fanden, was wohl auf die Lebensweise dieser Larven zurückzuführen ist. Die Larven von *Tipula paludosa* leben in wenig feuchter Erde, brauchen daher nicht die Borsten zum Ausbreiten des sternförmigen Hinterendes an der Wasseroberfläche.

Mit der veränderten Lebensweise hängt auch zusammen, daß wir bei dieser Larve die Kiemen durch zwei wulstförmige Fortsätze ersetzt finden, die sich auf der ventralen Seite der Larve befinden und als Nachschieber dienen. In der Mitte des sternförmigen Hinter-

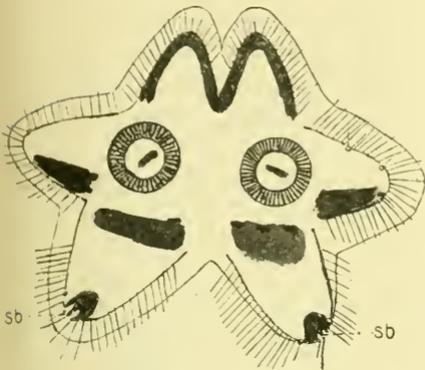


Fig. E.
Tipula paludosa (nach d. I. Häutung).
Hinderende. 75:1.

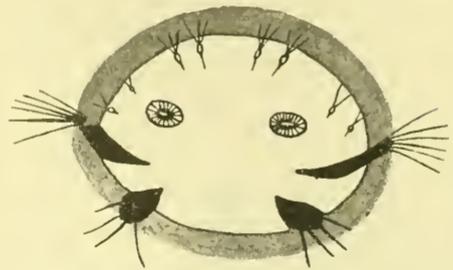


Fig. F. *Tipula paludosa*.
I. Entwicklungsstadium. Hinderende.
75:1.

endes befinden sich die verhältnismäßig großen kreisrunden Stigmen, in deren Nähe sich ähnlich wie bei der Larve von *Tipula varipennis* vier dunkle Punkte befinden, die denselben Zweck wie bei jener Larve haben.

Larve im 1. Entwicklungsstadium. Die frisch ausgeschlüpften Larven haben im ausgestreckten Zustande eine Länge von 3 mm und eine Breite von 1 mm. Sehr charakteristisch ist das abgestutzte hintere Körperende (Fig. F). Auf der ventralen Seite befinden sich zwei kleine, stark gefärbte Fortsätze, die an ihrem Außenrande einige Borsten tragen. Etwas oberhalb dieser beiden Fortsätze sitzen zwei etwas größere, die ebenfalls stark dunkel pigmentiert sind und auch an ihrem Rande mehrere lange, dunkle Borsten tragen. Dorsale Fortsätze sind nicht vorhanden, an ihrer Stelle befinden sich 8 Borsten, die zu je zweien zusammen stehen

und an der Basis sich in zwei resp. drei Zweige teilen (vgl. nebenstehende Fig.).

Auf der Fläche des abgestutzten Abdomens befinden sich die beiden Stigmen, welche nicht wie im späteren Stadium kreisrunde, sondern ovale Form besitzen. Sie bestehen aus einem dunkleren mittleren Teil und einem helleren, radiär gestreiften, äußeren Teil, dem Stigmenring. Der mittlere Teil des Stigmas birgt den Stigmenpalt, der als einfacher Schlitz sich auf Totalpräparaten ohne Schwierigkeit nachweisen ließ (vgl. Fig. 2 *sp.*, Taf. 3). Die dunkle Farbe des Stigmenmittelstücks (vgl. Taf. 3 Fig. 2 *sm*) wird dadurch bedingt, daß das Chitin hier dicker ist als in dem helleren Stigmenring. Die radiären Streifen (Fig. 2 *rf*, Taf. 3) des letzteren sind radiäre Falten, die dem Stigmenring eine größere Festigkeit verleihen (vgl. HAGEMANN, p. 393 u. 396). Auf Längsschnitten durch das Stigma erhalten wir das in Fig. 3, Taf. 3 wiedergegebene Bild.

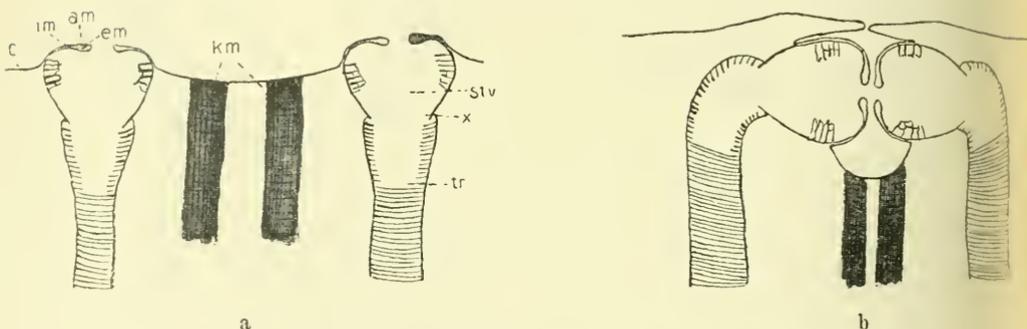


Fig. G. *Tipula paludosa*. a Stigmen in gewöhnlicher Stellung.
b Stigmen gegeneinander geneigt. (Figurenerklärung vgl. S. 182.)

Das Stigma ragt dabei über die Umgebung hinaus und ist auch peripher vom Stigmenring verdickt, so daß wir zwei verdickte Streifen haben, eine periphere und eine innere. Zwischen beiden liegt die radiär gestreifte Stigmenmembran. Die äußere Körpercuticula setzt sich in die Stigmenmembran fort, so daß diese als Hautduplikatur anzufassen ist, wie es in Fig. G dargestellt ist. Die innere Stigmenmembran ragt ein Stück in das Körperinnere vor und setzt sich scharf gegen die eigentliche Trachee ab. Als Grenze der eingestülpten Körperhaut und der wahren Trachee betrachte ich den in Fig. 3, Taf. 3 und Textfig. G bei \times angegebenen Ring und bezeichne den vor diesem liegenden Teil als Stigmenvorraum (vgl. MAMMEN). Die innere Stigmenmembran bildet nach dem Stigmen-

raum zu chitinöse, wie Borsten aussehende Fortsätze (Fig. 3 *ch.* Taf. 3), die untereinander anastomosieren. Die Verbindungen der zum Teil sehr stark ausgebildeten Chitingebilde sind nicht so stark dunkel gefärbt wie diese, wodurch sie leicht übersehen werden können. Eine genauere Beschreibung ähnlicher Chitingebilde gebe ich später bei Besprechung der Filzkammer. Auf das Stigma folgt jederseits ein Tracheenlängsstamm, der ein mäßig reich verzweigtes Tracheensystem versendet. Weitere offene Stigmen sind nicht vorhanden. Da sich das Tracheensystem, abgesehen von Stigma, Filzkammer und Lunge, im weiteren Verlauf der Entwicklung der Larven nicht wesentlich ändert, komme ich auf dasselbe nicht noch einmal zurück.

Tracheenlunge. Wie oben schon erwähnt setzt sich die Trachee gegen den Stigmenvorraum scharf ab. Von der Haupttrachee gehen eine große Zahl feiner, sich verzweigender Capillaren (ohne Spiralfaden) aus. Diese entspringen einzeln oder zu mehreren vereint von der Trachee und umschließen, nachdem sie sich wiederholt verzweigt haben, einen Kern (Fig. 22, Taf. 4). Es war sehr schwierig, den Kern auf Totalpräparaten nachzuweisen, da die feinen Capillaren an dem sehr kleinen Objekt bei Alkoholbenutzung schrumpften. Mit Hilfe der früher beschriebenen Osmiumsäuremethode fertigte ich zunächst ein Präparat der prall gefüllten Capillaren in Glycerin an. Sodann ersetzte ich das Glycerin allmählich durch Alkohol, den ich auf den Objektträger links vom Deckgläschen tropfen ließ, während ich das Glycerin durch Fließpapier auf der anderen Seite des Deckglases wegsaugte. Auf diese Weise gelang es mir, die Capillaren in ihrer Lage zu halten und sie dann zu färben. Der Kern stellte sich jetzt als ein ovales Gebilde dar, das gleichmäßig mit feinen Chromatinkörnern angefüllt war. Für gewöhnlich lassen sich an den Capillaren auf Schnitten wie auch an Totalpräparaten keine Kerne und kein Plasmaüberzug entdecken. Kurz vor der ersten Häutung zeigen sie aber ein anderes Aussehen. Die Capillaren, die, wie Fig. 3, Taf. 3 angibt, von der Haupttrachee ausgehen und der innern Körperwand angeheftet sind, sind ihrer ganzen Länge nach von Plasma überzogen. Der oben schon erwähnte Kern, der immer an der Auflösungsstelle des Capillarenbündels liegt, zeigt nur ein deutliches Kernkörperchen. Auf die Funktion dieses Gebildes komme ich bei Besprechung älterer Stadien zurück.

Verschuß der Stigmen im 1. Stadium. Um den Verschuß der Stigmen zu beobachten, brachte ich die kleinen Larven

unter das Deckglas und setzte Wasser hinzu. Mit Hilfe des Mikroskops konnte ich feststellen, daß, sobald das Wasser die Larven erreichte, diese die beiden Stigmen einzogen. Bei der anatomischen Untersuchung fand ich, daß an der Körperhaut zwischen den beiden Stigmen ein paar starke Muskeln angreifen, die durch ihre Kontraktion das Einziehen der Stigmen bedingen dürften. In diesem Zustande sind die beiden Stigmen gegeneinander geneigt (vgl. nebenst. Fig. G b), und die äußere Körperhaut legt sich wie ein schützendes Dach über sie.

Für das Einziehen der Stigmen kommt noch ein Muskel in Frage, der, wie Fig. 3, Taf. 3 zeigt, einerseits an dem Integument und andererseits an der Trachee ansetzt, weshalb ich ihn Tracheenmuskel nenne. Ich habe die Ansatzstelle des Muskels an die Trachee näher untersucht, konnte aber keine besondere Ausbildung der Trachee an dieser Stelle feststellen. Ich fand auf den verschiedenen Schnittserien immer den Tracheenmuskel an derselben Stelle, und zwar setzt sich die der Trachee aufliegende Hypodermis ein Stück an dem Muskel fort. Dieser Muskel hat mit dem Einziehen der Stigmen nichts zu tun. Meine oben erwähnte Ansicht, daß die Körpermuskulatur den Verschluß der Stigmen bedingt, fand ich bestätigt an Frontalschnitten durch das Hinterende der Larve. Ich erhielt dabei die schon erwähnte gegeneinandergeneigte Stellung der Stigmen. Bei dem Zurückbringen dieser in die gewöhnliche Lage dürfte der Blutdruck wohl die Hauptrolle spielen.

Die älteren Larven. Sechs Wochen nach der Eiablage (4 Wochen nach der Geburt) häuteten sich die Laren zum erstenmal und nahmen dann schon die für ältere Larven charakteristischen Merkmale an. An Stelle der anfänglich 4 vorhandenen dunkel pigmentierten Fortsätze treten die typischen 6 Strahlen, die das Körperende gleichmäßig erfassen. Vor allem erscheint die für die ventralen Fortsätze so auffällige Sinnesborste.

Stigma. Die Stigmen sind nach der ersten Häutung im Vergleich zu denen im 1. Stadium stark verändert. Sie haben kreisrunde Form angenommen, und der dort so deutliche schlitzartige Stigmenspalt ist scheinbar verschwunden. Sie bestehen aus einem verdickten, undurchsichtigen mittleren Teil, der von einem helleren Ring, dem sogenannten Stigmenring, umgeben ist, welcher eine eigentümliche gitterartige Zeichnung besitzt (Fig. 4, Taf. 3). Während die Stigmen im ersten Entwicklungsstadium aus der Umgebung hervorragen, liegen sie jetzt in gleicher Ebene mit der umgebenden

Körpercuticula. Wenn die Larve mit dem Hinterende an der Oberfläche des Wassers hängt, so ist das Stigma mit der atmosphärischen Luft in direkter Berührung. Es entsteht also die Frage: wie funktioniert das Stigma, besitzt es eine Öffnung, oder ist es verschlossen?

DE MEIJERE sagt über das Stigma (1901, p. 24, 27): „Das Haar- oder Balkensystem wird sehr kompliziert, so daß über der Öffnung eine Siebplatte liegt. In deren Mitte findet sich nun meist als Rest des nächst vorigen Tracheensystems eine Stigmennarbe (Tipuliden; *Bibio*, alle Stigmen mit Ausnahme des vorderen Paares).“ Ebenda p. 24: „In der Mitte des Stigmas kommt eine undurchbohrte Stelle vor, welche hart, schwarz und brüchig ist.“ In einer späteren Arbeit (1902, p. 624), wo er das Tüpfelstigma der Puppe mit dem Dipterenstigma vergleicht, schreibt er: „Auch bei diesen finden sich nicht die gewöhnlichen offenen Stigmen der meisten Insecten, sondern eine tüpfeltragende Stigmenplatte. Wenn wirkliche Öffnungen nachweisbar sein sollten, so sind es dann nur ganz sekundäre Lücken in der Chitinschicht, welche das Tüpfelstigma überzieht.“ (DE MEIJERE führt den Namen „Tüpfelstigma“ bei dem Stigma der Puppe von *Bolitostraphila cinerea* ein. „Alle Stigmen haben die Form kreisrunder Scheibchen, welche einige in Kreisen angeordnete ovale Stellen aufweisen, durch welche der Gasaustausch von statten geht. Ob diese Stellen wirkliche Öffnungen sind, oder ob sie noch mit einer wenn auch äußerst dünnen Membran verschlossen sind, läßt sich wie in vielen Fällen schwer mit Sicherheit sagen, ich möchte deshalb den Namen Stigmentüpfel anwenden, wie ja von den Botanikern die dünnen, bisweilen auch durchbohrten Stellen der Pflanzenmembranen Tüpfel genannt wird.“)

MIK (1882) beschreibt das Tipulidenstigma in folgender Weise: „Die beiden Stigmenplatten sind kreisrund, ringförmig, etwas gefaltet, ockergelb und sind mit radiär gestellten, feinen schwarzen Pünktchen (Tracheenmündungen) besetzt.“

MÜGGENBURG (1901) sagt über das Stigma der *Cylindrotoma*-Larve: „Die Stigmenplatte stellt eine nahezu kreisrunde chitinöse Scheibe dar. Sie besteht aus einem dunkelbraunen, massiven Mittelstück und einer ockerfarbenen, siebartig durchlöchernten ringförmigen Partie, dem Siebteil. Durch die Luftlöcher des Siebteils findet der Gasaustausch bei der Respiration statt.“

BROWN gibt eine ausführliche Beschreibung des Stigmas, die ich im folgenden wörtlich wiedergebe: „Externally the spiracles

appear as broadly oval dark spots showing in surface view two distinct regions:

1. A central area consisting of an imperforate disc of chitin occupying about one half of the total diameter.

2. A surrounding margin formed of numerous rods of chitin radiating from the central disc to the circumference of the spiracle, and lying side by side so closely as to leave but very narrow slits between them. These slits appear further to be crossed by numerous transverse connections, giving the whole a lattice-like appearance. Air enters between the radial bars. Seen in sections this marginal lattice-work is formed of three sets of parts:

1. Passing in a radial direction from the margin of the spiracle to the central disc, but at a lower level than the outer surface (and hence not seen at all in surface view), is a series of hollow chitinous radial bars, irregularly oval in section, some bifurcating towards the centre, while others are joined with their neighbours by connecting branches.

2. Arising from these are the series of Y-shapes upstanding chitinous pillars, each of the radial bars bearing a complete series.

3. Supported by the upper ends of contiguous Y-pillars is a second series of radial bars, slightly flat-topped but wedge-shaped below. These being supported by branches of neighbouring Y-pillars will necessarily alternate with the lower radial bars. Further, these are the bars seen in surface view, the transverse connections being the Y-pillars seen from above.

To complete the structure the Y-pillars are connected together by very numerous and excessively fine chitinous threads, which branch and intercommunicate, the whole forming a close network.

This spiracle cover appears quite incapable of closing, and the arrangement seems to be a complicated form of filtering apparatus, probably also preventing the entrance of water to the spiracles when submerged."

M. KEILIN (1912) hat die Arbeiten von DE MEIJERE und BROWN berücksichtigt und findet am Stigma der Larve von *Trichocera hiemalis* ähnliche Verhältnisse, wie sie von jenen Autoren auch geschildert sind. Das Stigma, das dem von mir in Fig. 24, Taf. 4 abgebildeten sehr ähnlich ist, besteht nach ihm aus einem verdickten Stigmenmittelstück (= un bouchon cicatriciel), das durch Chitinstreben (= des batonnets chitineux) mit der Tracheenwand verbunden ist. KEILIN nennt den von den Streben durchkreuzten Raum

„wahre Filzkammer“. während er das Stigmenmittelstück als undurchbohrt betrachtet, was aus folgendem hervorgeht: „Le bouchon cicatriciel est l'homologue du filament cicatriciel (Narbenstrang) de DE MEIJERE.“ Er gibt zwar eine Stigmenabbildung, in der ein Spalt zu sehen ist, glaubt diesen aber auf technische Mängel zurückführen zu müssen. (Le bouchon paraît souvent perforé suivant son axe; je tends à croire qu'il s'agit d'un accident de préparation.)

Die Autoren stimmen darin überein, daß der mittlere Teil des Stigmas aus massivem, undurchbohrten Chitin besteht. Über den Bau des Stigmenrings sind sie verschiedener Meinung.

Das Stigmenmittelstück. Meine Untersuchung über das Stigma stellte ich zunächst an lebendem Material an. Ich brachte die Larve zwischen zwei Objektträger und füllte den dazwischen befindlichen Raum mit Wasser aus. Beim Zusammenpressen der beiden Objektträger sah ich, wie aus dem Stigma Luftblasen austraten, was mich zu der Annahme führte, daß hier eine wirkliche Öffnung vorhanden ist. Der mittlere Teil des Stigmas erscheint auf Totalpräparaten von außen betrachtet als eine schwarze, undurchsichtige Platte (Fig. 4 *sm*, Taf. 3). Auch mir war es zunächst nicht möglich, an Totalpräparaten und auf Schnitten einen Stigmenspalt nachzuweisen, da einmal, wie gesagt, das Chitin ganz undurchsichtig ist und es ferner wegen der Sprödigkeit immer riß. Um das letztere zu vermeiden, mußte das Chitin weicher gemacht werden. Ich mazerierte zu diesem Zweck die Stigmen einige Tage mit Kalilauge, und von den so behandelten Objekten ließen sich Schnitte herstellen, auf denen die Chitinteile größtenteils im Zusammenhang geblieben waren. Nach diesen Schnitten ist ein Stigmenspalt vorhanden, dessen Ränder sich übereinanderlegen, wie es schematische Fig. T S. 166 angibt. Ich habe dann auch auf Totalpräparaten die Ränder der beiden Membranen feststellen können, nachdem ich die Stigmen erst stark gebleicht und dann mit Bleu de Lyon gefärbt hatte. Danach haben wir es mit einem das schwarze Mittelfeld des Stigmas fast im ganzen Umfang durchziehenden schwach S-förmig gestalteten Spalt zu tun, dessen Ränder sich so übereinanderlegen, wie es in Fig. 4, Taf. 3 angegeben wird. Meine Auffassung von dieser Stigmenöffnung fand eine unzweifelhafte Bestätigung, als es mir gelang, durch den Stigmenspalt eine feine Glascapillare einzuschieben. Hierdurch war es mir möglich, bei hoher Einstellung des Mikroskops erst die Kontur des oberen und dann bei tiefer Einstellung die des untern Randes der Membran genau zu verfolgen. Nachdem ich

mir auf diese Weise von dem Verlauf des Stigmenspaltes eine genaue Vorstellung hatte bilden können, durchtrennte ich den Stigmenring in der Richtung des Stigmenspaltes. Sodann zog ich die beiden Teile auseinander, wobei ich ein Bild erhielt, wie es in Fig. 5, Taf. 3 dargestellt ist. Die beiden erst übereinanderliegenden Membranen liegen nebeneinander, und es ließ sich leicht feststellen, daß die untere Membran (Fig. 5 *un*) die schwächere der beiden Membranen ist, was für den Verschluß des Stigmas von gewisser Bedeutung ist.

Die beiden sich übereinanderlegenden Membranen, die „eigentliche Stigmenmembran“, bestehen wie beim 1. Stadium aus einer Hautfalte oder aus zwei Membranen, die miteinander verschmolzen sind, was sich leicht nachweisen ließ bei Larven, die sich frisch gehäutet hatten. Es war hier zwischen den beiden Membranen noch Plasma vorhanden, wodurch die Kontur der beiden Membranen sehr deutlich war. Durch Verschwinden des Plasmas und durch Verdickung der Membranen entsteht die Undurchsichtigkeit der schwarzen Platte des Stigmenmittelstücks.

Der Stigmenring. Wie oben schon erwähnt, sind die Ansichten der Autoren über den Bau des Stigmenringes oder der „Siebplatte“ geteilt. MÜGGENBURG, BROWN und KEILIN halten sie für siebartig durchlöchert, während sie von anderen (DE MEIJERE, MIK) für geschlossen gehalten wird, indem die scheinbaren Löcher in Wirklichkeit nur sehr dünne, durchsichtige Stellen einer Membran sind (Tüpfelstigma DE MEIJERE). Ich schließe mich der Ansicht an, daß eine dünne Membran vorhanden ist. Der Bau des Stigmenringes ist so kompliziert, daß ein genaueres Eingehen auf seinen Aufbau nötig erscheint. DE MEIJERE beschreibt ein Balkenwerk, welches sich unterhalb der „Siebplatte“ befindet und welches diese mit einer zweiten unteren, inneren Membran verbindet. Nach BROWN sind die Stigmen so kompliziert gebaut, um bei der Atmung unter Wasser keine Fremdkörper in das Stigma gelangen zu lassen. In dieser Beziehung bin ich zu wesentlich anderen Resultaten gelangt.

Bei Betrachtung des Stigmenringes auf Totalpräparaten von außen erhalten wir verschiedene Bilder, je nachdem das Mikroskop hoch oder tief eingestellt ist. Bei hoher Einstellung erhalten wir bei starker Vergrößerung das in Fig. 6, Taf. 3 wiedergegebene Bild. Wir sehen paarweise angeordnete dunkle Punkte, die durch schwache, aber deutliche Linien miteinander verbunden sind. Bei etwas tieferer Einstellung des Mikroskops sehen wir (Fig. 7, Taf. 3), wie je zwei

Punkte verschmelzen, wobei eine radiäre Anordnung deutlicher wird. Bei noch tieferer Einstellung treten an Stelle der radiär angeordneten Punkte breite radiäre Strahlen (Fig. 8, Taf. 3), die vorher erwähnten dunklen Punkte sind nur noch als wenig dunkler gefärbte Stellen sichtbar. Bei der Ansicht des Stigmas von innen erhalten wir das Bild einer zusammenhängenden Membran mit undeutlichen, radiären, zum Teil miteinander verschmelzenden Strahlen. Auf Schnitten, die radiär durch das Stigma geführt sind, erhielt ich ein ähnliches Bild, wie es DE MEIJERE p. 24 und BROWN tab. 24 darstellen, d. h. schräg zur äußeren (= eigentlichen) Membran aufsteigende Balken (= Stützrippen) (Fig. 10, Taf. 3). An der Zeichnung von DE MEIJERE fehlen jedoch die feinen chitinösen Verbindungen zwischen den einzelnen Stützbalken, die „filtering hairs“ von BROWN. Die Fig. 9, Taf. 3 stellt uns einen Schnitt senkrecht zu den radiären Strahlen dar. Wir sehen daraus, daß die Stützrippen sich am oberen Ende gabeln (wodurch die Anordnung zu zwei Punkten auf Totalpräparaten entsteht) und von einer oberen zusammenhängenden Membran überdeckt sind. An ihrem unteren Ende bilden die Stützrippen Erweiterungen (die radiären Strahlen), die durch chitinöse feine Rippen miteinander verbunden sind. Zwischen den einzelnen Stützbalken sind auch auf diesen Schnitten feine Chitinverbindungen als Linien zu erkennen. Kurz nach der Häutung, nach der Neubildung dieser Chitinteile sind sie deutlicher sichtbar. Es ist zwischen den Chitinwandungen das Plasma noch vorhanden, das die Farbe gut annimmt. Auch eine trennende Linie zwischen den Stützrippen und der eigentlichen Stigmenmembran ließ sich während der Häutung noch deutlich feststellen. Auf den anatomischen Aufbau des Stigmenringes komme ich später nach Besprechung der Filzkammer zurück.

Die Filzkammer. Auf das Stigma folgt direkt ein sehr umfangreiches Gebilde, dessen Wände scheinbar mit dichten, großen, verzweigten Borsten besetzt sind, die Filzkammer (so genannt von DE MEIJERE — ENDERLEIN nennt sie Luftkammer). Ein Stigmenvorhof ist nicht mehr vorhanden. DE MEIJERE sagt darüber p. 24: „Die geräumige Filzkammer ist hier an der Wand mit in Gruppen zusammenstehenden, längeren und baumförmig verzweigten Chitinfäden bekleidet. Auf Schnitten zeigt sich dieser Filz öfters als eine durchlöchernte Platte, welches Bild wohl WEIJENBERGH veranlaßte zu schreiben, daß an der inneren Fläche der Stigmata eine fein fibrilläre Bindegewebsplatte vorkommt, welche durchlöchert ist.

Offenbar haben wir es hier durchaus nicht mit ‚Bindegewebe‘ zu tun.“

ENDERLEIN schreibt über die Chitingebilde der Filzkammer bei der Larve von *Gastrus equi*: „Die Luftkammer ist durchzogen von dünnen, parallelen Chitinleisten, die aus einer Verdickung der Chitinspiralen der Tracheen hervorgegangen sind, die Luftkammer ist eine erweiterte Trachee. Die meist gelben bis bräunlich-gelben Chitin-fäden gehen allmählich in die farblosen Chitinspiralen über und besitzen dieselbe Lagerung und Form.“

BROWN schreibt darüber p. 128: „The laminated cuticle, moderately thick, having the same characters as the external cuticle of the body-wall. From this cuticle there arise large numbers of chitinous hair-like outgrowths, projecting into the stigmatic chamber and forming a very dense lining to it. Each hair gives rise to side branches which unite with those of neighbouring hairs, in much the same way as was noticed in the hairs of the Y-pieces of the spiracle cover. This lining covers the whole internal surface of the chamber, except where the bunches of tracheae arise, and seems to take the place of the taenidia common to tracheae.“

Bei den Larven im ersten Entwicklungsstadium ist noch keine Filzkammer vorhanden. Die dort vorhandenen Chitingebilde des Stigmenvorraums haben mit dem später auftretenden Filz nichts zu tun, was aus dem Lageverhältnis der Tracheenlunge hervorgeht. Wie früher schon erwähnt, gehen bei den Larven im ersten Stadium, die Tracheencapillaren von der Trachee aus, ohne daß Filz vorhanden ist. In den älteren Entwicklungsstadien der Larven setzt die Tracheenlunge an der Filzkammer an. Da die Tracheencapillaren immer an derselben Stelle entstehen, im ersten Stadium an der Ansatzstelle derselben aber kein Filz vorhanden ist, während in den späteren Stadien an derselben Stelle solcher auftritt, so muß der auftretende Filz als vollständige Neubildung betrachtet werden.

Die Chitingebilde der ausgewachsenen Larven stellen Chitinbäumchen dar, deren Äste jedoch nicht frei enden, sondern sich mit denjenigen der benachbarten Bäumchen vereinigen (Fig. 11, Taf. 3). Die große Zahl dieser Anastomosen sprechen gegen die Auffassung BROWN'S, daß hier einzelne „hairs“ vorhanden sind, die miteinander verwachsen. Meiner Ansicht nach ist eine nachträgliche Verwachsung dieser „hairs“ (= Chitinleisten ENDERLEIN) höchst unwahrscheinlich. Mir ist kein Fall bekannt, daß Borsten oder borstenartige Gebilde distal miteinander verschmelzen. Doppelt unwahr-

scheinlich wird die Annahme einer solchen Verschmelzung, wenn es sich nicht um einfache Fortsätze, sondern um reich verzweigte Gebilde handelt, deren zahlreiche Äste immer miteinander verschmelzen. Viel verständlicher erscheint es mir, wenn wir zwischen den Chitinbäumchen und den Anastomosen eine zusammenhängende Membran annehmen, die nicht sichtbar ist, wie sie DE MEJERE bei den Stigmen von *Bolistophila cinerea* auch annimmt.

Die sichtbaren Chitinteile, die Bäumchen und die Verzweigungen, wären dann als Falten in dieser Membran aufzufassen. Ich konnte jedoch auf Total- wie auch auf Schnittpräparaten nirgends eine deutliche Membran zwischen den Chitinrippen entdecken, obwohl ich die stärksten Chitinfärbmittel anwendete. Dagegen sprach folgende Untersuchung dafür, daß wir es mit einfachen Chitinanastomosen und nicht mit Teilen einer Membran zu tun haben. Ich fertigte mir ein in Bleu de Lyon gefärbtes Präparat solcher Filzgebilde in Glycerin an. Durch geringen Druck auf das Deckglas verschoben sich die Chitingebilde, und abgerissene Chitinrippen schwammen frei in der Flüssigkeit einher. Ein Zusammenhang zwischen benachbarten Rippen, wie wir ihn bei Existenz einer sehr feinen Membran voraussetzen dürften, existierte nicht oder ließ sich nicht nachweisen. Vielmehr legten sich die Rippen oft derart nebeneinander, wie es nur Chitinstäbchen tun können, die keinerlei membranösen Saum besitzen. Querschnitte durch die Chitinbäumchen stellten sich als kreisrunde Ringe dar, die deutlich scharf konturiert sind und die keinen Membranfortsatz erkennen lassen.

Wie oben erwähnt, erfolgt erst während des ersten Entwicklungsstadiums der Larve die Anlage und die Ausbildung des Filzes. Es entsteht zunächst an der Stelle, an der später die Filzgebilde auftreten, anfangs eine kontinuierliche Plasmamasse, die sich, wie auf Schnitten zu sehen ist, bergförmig von den Hypodermiszellen der Filzkammer erheben. Die Fig. 16, Taf. 3 stellt uns einen Schnitt durch die Plasmaanhäufung dar. Es hat hier schon eine Differenzierung des Plasmas stattgefunden, indem sich innerhalb der Plasmamembran Löcher gebildet haben. Auf diese Weise entstehen Plasmaschlingen, die nun Chitin ausscheiden. Das Plasma tritt dann zurück, und die nun gelblich aussehenden Chitinteile sind die oben besprochenen Filzgebilde. Die Fig. 13, Taf. 3 zeigt uns zwei einfache Chitinbäumchen, im oberen Teil ist das Plasma nicht mehr vorhanden, während es in der zweiten Anastomose und dem basalen Teil noch nicht zurückgewichen ist.

Ich fasse also den Filz auf als eine in verschiedenen Ebenen kompliziert gefaltete Membran, in denen die borstenähnlichen Gebilde sich als Falten (= Stützrippen) darstellen. Die Membranen, welche den Raum zwischen den Ästen ausfüllen, sind bereits kurz nach der Anlage geschwunden.

Wie bei den Larven im ersten Entwicklungsstadium der Tracheenmuskel im Bereich der Tracheenlunge an der Trachee ansetzt, so findet sich ein solcher auch bei den älteren Larven an derselben Stelle (Fig. 30, Taf. 4). Der sehr stark ausgebildete Muskel, den ich ebenfalls Tracheenmuskel nennen will, setzt an der Filzkammer an und endigt an der lateralen Körperwand. Die Ansatzstelle des Tracheenmuskels an der Filzkammer entbehrt der Filzgebilde. Ich habe in der Literatur keine Angaben über das Vorkommen von Muskeln bei Insecten, die direkt an Tracheen angreifen, gefunden. Die Verschlussmuskeln der Stigmen sind nicht mit dem Tracheenmuskel zu homologisieren, sondern jene gehören dem Stigma, resp. ursprünglich der Körperoberfläche an (vgl. MAMMEN). Ich komme auf die Funktion des Tracheenmuskels an späterer Stelle noch zurück.

Nachdem wir den Bau der Filzkammer kennen gelernt haben, wenden wir uns noch einmal zur Besprechung des Stigmas, im besonderen zu der Frage, wie die Stützrippen zustande kommen. Wie früher schon erwähnt, befinden sich auch hier zwischen den dicken Stützbalken (Rippen) feine Chitinrippen ähnlich denjenigen, die die einzelnen Chitinbäumchen untereinander verbinden, die aber hier viel feiner und undeutlicher sind. Wie bei der Filzkammer haben wir es auch hier mit Membranfaltungen zu tun. Ich habe die Neubildung des Stigmas verfolgen können und fand, daß die Stützrippen ganz homolog den Filzkammergebilden angelegt werden. Auch hier entstehen an der Stelle, an der später die Stützrippen entstehen, eine starke Anhäufung von Hypodermiszellen, die eine kontinuierliche Plasmamembran bilden. Die Fig. 12, Taf. 3 stellt uns einen Schnitt durch die Neubildung des Stigmas kurz vor der ersten Häutung der Larve dar. Wir sehen, daß in der Membran schon einige Falten sich stärker hervorheben, daß aber das ganze Gebilde noch ein zusammenhängendes Ganzes darstellt. Die deutlich sichtbaren Falten entsprechen den Stützrippen des Stigmas.

Das scheinbare Balkensystem ist nichts anderes als Rippen, homolog denen der Filzkammer; während aber bei den letzteren keine zusammenhängende Membran mehr vorhanden ist, glaube ich

sie bei dem Stigma zwischen den einzelnen Stützbalken noch festgestellt zu haben. Auch die Beschaffenheit der feinen Chitinrippen zwischen ihnen spricht sehr dafür, daß noch eine Membran vorhanden ist. Während die Anastomosen der Filzkammer scharf konturiert und sehr deutlich sind, sind die der Stützbalken erst bei starker Vergrößerung nachweisbar, wobei sie sich als sehr feine nicht scharf umränderte Linien darstellen.

Nach DE MEIJERE besteht das Stigma aus zwei Membranen, die durch die Stützbalken miteinander verbunden sind. Nach BROWN ist überhaupt keine zusammenhängende Membran vorhanden, sondern nur ein System von radienartig nach der Mitte des Stigmas zu verlaufenden Röhren, die durch die „Y-pillars“ miteinander verbunden sind.

Ich bin bei meinen Untersuchungen zu folgender Auffassung gelangt. Ich unterscheide die eigentliche Stigmenmembran von den darunter befindlichen Stützgebilden. Die eigentliche Stigmenmembran besteht (vgl. S. 138 Fig. G) aus einer äußeren und einer inneren Lamelle, von denen die letztere im Bereich des Stigmenringes radiär gefaltet ist. Bei den Larven im 1. Entwicklungsstadium ist nur die eigentliche Stigmenmembran vorhanden. Bei den Larven im späteren Entwicklungsstadium verbinden sich mit der eigentlichen Stigmenmembran, und zwar in der Ebene der radiären Falten radiär angeordnete Membranen (= Filzkammermembranen), die durch senkrechte Stützrippen verdickt werden. Die senkrechten Rippen legen sich in Y-förmiger Gestalt den radiären Falten der inneren Wand der eigentlichen Membran an. Am basalen Teil sind die Stützrippen derart verbreitert, daß sie sich berühren und eine zusammenhängende radiär gestreifte Membran bilden (= untere Membran von DE MEIJERE). Innerhalb dieser Membranen finden sich feine Rippen (BROWN „filtering hairs“), die als Querfalten entstanden sind.

Die Tracheenlunge. Bei Betrachtung der lebenden Larve fällt ein weißer Hof auf, der die Stigmen umgibt. Schon bei Lupenvergrößerung sieht man, daß der Hof aus weißen Strahlen besteht, die augenscheinlich lufthaltige Röhren sind. Bei näherer Untersuchung sieht man, daß diese Schläuche von der Filzkammer ausgehen, die von ihnen wie ein dichter Pelz umgeben wird. Die Schläuche sind zu Bündeln angeordnet, die in besonderen Löchern der Filzkammer entspringen. In jedem dieser Löcher setzt je ein Bündel an. Bei *Tipula paludosa* sind ca. 50 Bündel von je 20 Röhren, also ca. 1000 solcher Luftkanälchen vorhanden, die alle im Bereich

des letzten Segments von der Filzkammer ausgehen. Diese Lungen sind bereits wiederholt erwähnt: VIALLANES schreibt bei der Untersuchung des Herzschauches einer Tipulidenlarve: „Im letzten Leibesring ist das Herz durch feine Tracheenäste wie mit einer Art Gitter geschlossen, welche das ganze Segment erfüllen und von einem Längsstamme ausgehen, der dem letzten Segmente entspringt.“

BROWN schreibt hierüber: „At frequent intervals along the length of the stigmatic chambers bunches of clearwalled tubes, without ‚spiral thread‘, and enclosed in a nucleated sheath, take origin. These bundles radiate on all sides from the chamber, passing outwards and somewhat forwards, divide into smaller and smaller bundles by the separation of groups of tubes. A short distance from the stigmatic cavity the nucleated sheath ceases, after which large nuclei occur at rather rare intervals amongst the tubes, and most frequently at points where the groups of tubes separate from the main bundle. Nearing the bodywall of the posterior segment the groups become separated entirely into individual tubes (without sheath), which in their turn branch until, becoming excessively fine threads, they become attached to the inner surface of the body-wall, where they form an apparently web-like covering. Entangled amongst these fine tubules, corpuscles of the body-cavity fluid (blood) occur in large numbers.“

Den Aufbau der Capillaren habe ich bereits an früherer Stelle, S. 139, erwähnt. Bei den Larven, die eine Häutung schon durchgemacht haben, gehen die Tracheencapillaren von der Filzkammer aus, wo sie zu Bündeln vereint entspringen. In einer Entfernung von ca. 0,66 mm von der Filzkammer löst sich das Hauptbündel in zwei bis vier Einzelbündel auf. Diese zerlegen sich nach ihrem Ende hin in die einzelnen Capillaren, die sich der Körperhaut anheften. Die dem Herzen zugewandten Capillaren sind mit den Pericardialzellen eng verbunden und machen die rhythmischen Bewegungen des Herzens mit, was sich an lebenden Larven leicht nachweisen läßt. Durch die Anordnung der Capillaren zu Bündeln wird denselben eine größere Festigkeit und Widerstandsfähigkeit gegen den Blutstrom geboten. Sie werden in ihrer Lage dadurch festgehalten, daß, wie ich oben schon ausgeführt habe, die Enden der Capillaren der Körperhaut angeheftet sind. Es entsteht hierdurch ein Gitterwerk, durch das der Blutstrom hindurch muß (vgl. Fig. 30 Taf. 4). Die Capillaren besitzen, wie BROWN schon ausgeführt hat, keinen Spiralfaden und lassen für gewöhnlich keinerlei protoplasmatischen

Überzug erkennen. Das letztere ist für den Gasaustausch von großer Bedeutung. An der Ansatzstelle der Capillaren an die Filzkammer ist das Capillarenbündel von kleinen Hypodermiszellen umgeben. Ich erhielt auf Querschnitten durch diese Gegend ein Bild, wie es auch BROWN tab. 25 dargestellt hat, nämlich den Capillarenkomplex eingehüllt in einen Ring von Hypodermiszellen (Fig. 14 Taf. 3). Die Capillaren sind für gewöhnlich, wie auf diesen Querschnitten zu sehen ist, fest aneinander gepreßt, wobei sie eckige Form annehmen. Kurz vor der Häutung aber sind die Capillaren rund, und jede einzelne ist von einer dicken Plasmaschicht umgeben (vgl. Fig. 15 Taf. 3). Kurz vor der Teilung des Hauptbündels in die Einzelbündel liegt ein besonders nach Alaunkarminfärbung sehr auffälliges Gebilde, welches auf Total- und Schnittpräparaten ovale Gestalt zeigt und von den einzelnen Capillaren umschlossen wird (vgl. Fig. 19 Taf. 4). Auf Querschnitten durch das Gebilde zeigt es Zickzackform, indem es sich zum Teil zwischen die Capillaren drängt.

BROWN hat dieses Kerngebilde ebenfalls abgebildet. Er läßt jedoch den einzelnen Capillarenbündeln mehrere solcher Kerne zukommen. Ich habe bei meinen Präparaten feststellen können, daß jedem Bündel nur ein solches Gebilde zukommt, und zwar liegt dasselbe immer an der Stelle der ersten Auflösung der Capillaren. Auf die Frage seiner Bedeutung komme ich weiter unten zurück.

Das Herz. Das Herz ist wie bei allen Insecten dorsal gelegen. Es bildet einen langen Schlauch, der von einem Pericard umgeben ist und typische Flügelmuskeln zeigt. VIALLANES schreibt über das Tipulidenherz: „Das Herz der Limnobidenlarven ist ein langer kontraktiler, vorn und hinten offener Schlauch mit Kernen. Die seitlichen Herzöffnungen fehlen der Larve noch vollständig.“ Auch BROWN gibt eine ausführliche Beschreibung des Herzschlaches, auch nach ihm sind die seitlichen Öffnungen des Herzschlaches geschlossen. Auf Totalpräparaten sehen wir deutlich Einschnürungen, wie sie sich bei anderen Insecten anstelle der Ostien finden. Ob aber hier wirkliche Ostien vorhanden sind, durch die das Blut eintritt, vermochte ich nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Eine bestimmte Antwort gestattet nur die Untersuchung des Blutstromes am lebenden Tier. Für diese Untersuchung sind aber die meisten Tipulidenlarven wenig geeignet, weil sie ziemlich undurchsichtig sind. Wir können aber immerhin feststellen, daß sich vom vorderen zum hinteren Körperende auf beiden Seiten des Körpers ein starker Blutstrom bewegt, der am hinteren Körperende in das Herz eintritt.

Anscheinend treten von dem Blutstrom keine Teile in die Ostien ein. Günstiger für die Untersuchung des Blutstromes als die Larven von *Tipula*-Arten ist die von *Poecilostola*, die ähnliche anatomische Verhältnisse, vor allem Tracheenlungen, an gleicher Stelle aufweist. Hier können wir mit Bestimmtheit erkennen, daß das Blut nur am hinteren Körperende in das Herz eintritt. Danach halte ich es für berechtigt, ähnliche Verhältnisse auch für die *Tipula*-Larve anzunehmen. Am hinteren Ende ist der Herzschlauch deutlich erweitert und augenscheinlich offen, wie der eintretende Blutstrom beweist. In der Umgebung des hinteren Endes findet sich eine Anhäufung von Pericardialzellen, Muskelfasern und Tracheencapillaren, so daß es nicht gelingt, sich eine klare Vorstellung von der Öffnung des Herzens zu machen.

III. *Tipula gigantea* SCHRŒK.

Die Larven von *Tipula gigantea* sind in der Umgegend von Greifswald selten. Ich fand sie in einem Mühlenbach, wo sie auf Stein-



Fig. H. *Tip. gigantea*.
Borsten an einem lateralen Strahle des Hinterendes. 380 : 1. (gb verzweigte Borste.)

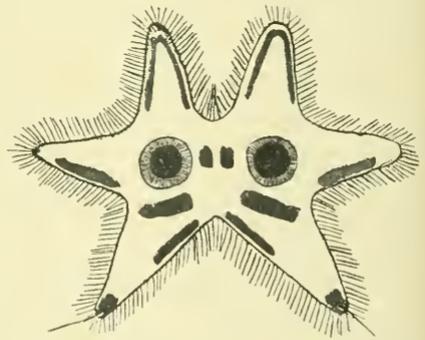


Fig. J. *Tip. gigantea*. Abgestutztes
Hinterende. (Lupenvergrößerung.)

blöcken unter dichtem Moos vorkamen. Den größten Teil der Larven sandte mir Herr Geheimrat G. W. MÜLLER aus Locarno, wo sie in kleinen Bächen unter Steinen und unter abgestorbenem Laub der Edelkastanie häufig vorkommen. Unter anderem Laub scheinen sie

dort zu fehlen. Die dunkel gefärbten Larven erreichen eine Länge von 50 mm und eine Breite von 6 mm. Die Oberfläche der Larvenhaut ist mit ähnlichen chitinösen Fortsätzen bedeckt wie bei *Tipula varipennis*, doch sind sie hier länger und dünner, wodurch sie mehr borstenähnliche Gestalt annehmen. Sie sind in einfachen Querreihen angeordnet, wir vermissen aber hier die scheinbaren Röhren, welche wir bei *Tipula varipennis* auf Schnitten in den Lücken zwischen den einzelnen Reihen fanden. Einen besonderen Umfang erreichen diese Gebilde am hinteren Körperende, wo sie auch dichter stehen.

Das hintere Körperende ist abgestutzt und von ähnlicher Beschaffenheit wie bei *Tipula varipennis*. Unterschiede finden sich in folgenden Punkten. Die Borsten an den sternförmigen Strahlen sind hier bedeutend kürzer, aber breiter. Sie sind unverzweigt und sind von einem schmalen Membransaum umgeben. Die Borsten sind an ihrer Basis stark verbreitert und verjüngen sich nach ihrer Spitze allmählich (Fig. H). An der Spitze der ventralen Strahlen befinden sich wieder die Sinnesborsten, an deren Stelle wir an den Enden der übrigen Strahlen eine kürzere Borste finden, die von einem kreisrunden helleren Felde ausgeht und in zwei Teile gespalten ist (vgl. Fig. H *gb*). Die charakteristischen Merkmale des Sternes sind in nebenstehender Fig. J eingezeichnet. Am auffallendsten sind danach außer den beiden großen Stigmen die unterhalb derselben liegenden schwarz pigmentierten Muskelansatzstellen.

Auf der ventralen Seite der Larve befinden sich sechs Kiemen, die sich durch ihre Größe und hellere Farbe von der Umgebung abheben. Sie sind bei dieser Larve etwas dickwandiger, da sie auch als Nachschieber benutzt werden. Ihre Funktion als Kieme ließ sich auch hier an dem in ihnen zirkulierenden Blutstrome erkennen. Die Stigmen sind ähnlich gebaut wie diejenigen der vorigen Larve. Jedoch ist hier der massive mittlere Teil des Stigmas nach innen gewölbt. Der Aufbau der Tracheenlunge und der Filzkammer stimmt im wesentlichen mit dem der Larve von *Tipula paludosa* überein.

IV. *Tipula lateralis* MEIG.

Die Larven von *Tipula lateralis* kommen vor an den Rändern von Gräben mit fließendem Wasser. Sie befinden sich hauptsächlich an der Grenze zwischen Wasser und Land, indem sie mit dem Hinterende an der Wasseroberfläche hängen, während sie mit dem vorderen Ende des Körpers im Schlamm wühlen. Außerdem kamen

die Larven häufig zwischen Pflanzen an der Oberfläche von Gewässern vor. Ich erhielt die Larven hieraus in großer Zahl nach der früher schon beschriebenen Eintrocknungsmethode. Die ausgewachsene Larve erreicht eine Länge von 24 mm und eine Breite von 3 mm. Auf der dorsalen Seite finden wir einen stark dunkel gefärbten schmalen mittleren Streifen und zwei weniger dunkel gefärbte breitere seitliche Längsstreifen, in welchen sich hellere Flecke befinden (Fig. 20, 31, Taf. 4). Außerdem sind diese drei Längsstreifen durch hellere Querstreifen unterbrochen. Die ventrale Seite der Larve ist heller gefärbt. Die Larve ist an ihrer Oberfläche mit den bei der vorigen Larve besprochenen chitinösen Fortsätzen besetzt. Die Farbe dieser Fortsätze bedingt in erster Linie die Färbung des Tieres, indem sie in den helleren Partien hell, in den dunkleren Partien dunkel gefärbt sind. Hell erscheinen ferner kleine Flecke, in denen sie ganz fehlen. Die chitinösen Fortsätze sind in Form und Anordnung in der Mehrzahl wie bei *Tipula gigantea* vorhanden. Stellenweise sind sie außerordentlich verlängert, wodurch sie borstenähnliche Gestalt annehmen. In jedem Segment finden wir auf der dorsalen Seite je zwei Gruppen solcher verlängerten, dunkel gefärbten, chitinösen Fortsätze, welche besenförmig zusammenstehen. Sie befinden sich neben helleren Feldern, von deren Mitte drei starke Borsten ausgehen (vgl. Fig. 20, Taf. 4). Unterhalb des dorsalen Büschels steht eine kleinere büschelförmige Anhäufung solcher Fortsätze, in deren Nähe sich regelmäßig außer einer starken Borste eine kleinere zwei bis vierteilige befindet. Auch auf der ventralen Seite finden wir diese eigentümlichen zuletzt beschriebenen Gruppen von einfachen und ver-

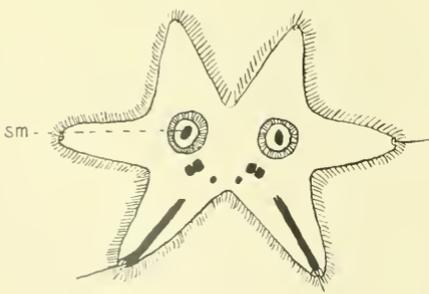


Fig. K. *Tipula lateralis*. Hinterende der Larve. (Lupenvergrößerung) sm Stigmenmittelstück mit dunkel ovalem Fleck.

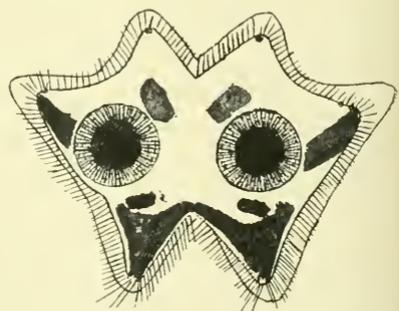


Fig. L. *Tipula hortensis*. Hinterende der Larve. 25:1.

zweigigen Borsten neben einem Büschel chitinöser Fortsätze. Alle erwähnten Borsten, zu denen noch einige andere kommen, stehen in einer nicht ganz regelmäßigen Querreihe in der vorderen Hälfte jedes Segments. Außer dieser Querreihe finden sich vereinzelt Borsten an den Seiten des Tieres.

Das abgestutzte hintere Körperende ist ähnlich demjenigen der vorigen Larve (nebst. Fig. K). Die Borsten an den sternförmigen Fortsätzen sind schlanker, länger, unverzweigt und weisen einen schmalen Saum auf.

Sehr auffällig sind für diese Larve die verhältnismäßig großen Kiemen, die hier aus vier gleich großen und zwei kleineren Schläuchen bestehen. Die größere Kieme erreicht eine Länge von 2 mm. Sobald sich die Larve unter Wasser befindet, spreizt sie die Kiemen auffällig weit aus. Die sonstigen anatomischen Verhältnisse sind im wesentlichen wie die der vorigen Larve. Nur das Stigma unterscheidet sich äußerlich von dem jener Larven dadurch, daß der mittlere Teil nicht als eine einheitliche schwarze Platte erscheint, sondern als helles Feld mit weniger umfangreichem mittleren dunkleren Fleck von ovaler Form (vgl. Fig. K *sm*).

V. *Tipula hortensis* MEIG.

Ich fand die Larven von *Tipula hortensis* unter Moos an den Holzauskleidungen eines Mühlenbachs. Sie erreichen eine Länge von 18 mm und einen Durchmesser von 2 $\frac{1}{2}$ mm. Die Körperfärbung ist gelblich braun. An der Oberfläche der Larvenhaut finden wir die früher schon besprochenen chitinösen Fortsätze, die hier sehr klein sind und durch ihre dichte, gleichmäßige Besetzung die Undurchsichtigkeit der Larve bedingen. Außerdem besitzt die Larve segmental angeordnete, einzeln stehende Borsten, die weit voneinander gerückt wie ein Kranz die Larve umgeben.

Das hintere Körperende ist abgestutzt und bildet einen Stern von 6 gleichlangen Strahlen, von denen die beiden ventralen ganz und die beiden lateralen zur Hälfte an ihrer Innenfläche dunkler gefärbt sind (Fig. L). Von den beiden dorsalen Fortsätzen ist nur die Basis etwas dunkler pigmentiert. Alle 6 Strahlen sind gleichmäßig von kurzen, unverzweigten Borsten eingerahmt, welche nicht am Außenrande, sondern weit von diesem entfernt, auf der Innenfläche der Strahlen, stehen. An der Spitze der ventralen Fortsätze befindet sich die bei *Tipula paludosa* besprochene Sinnesborste. Eine ähnliche Borste befindet sich bei dieser Larve auch an den beiden

dorsalen Fortsätzen. Die hier stehende Borste ist ebenfalls an ihrer Basis von verdicktem Chitin eingefaßt. Die Spitze der lateralen Fortsätze ist ebenfalls mit einigen Borsten versehen, die sich durch ihre Inserierung von den anderen unterscheiden. Innerhalb des abgestutzten Hinterendes befinden sich die beiden kreisrunden Stigmen, die hier durch ihre bedeutende Größe besonders auffallen. Sie bestehen, wie bei *Tipula paludosa*, aus einem schwarzen Mittelfeld, das von einem punktierten Stigmenring umgeben ist. Unterhalb der Stigmen befindet sich ein stark dunkel gefärbter Pigmentfleck.

Die Larve besitzt keine Kiemen. An ihrer Stelle befindet sich eine wulstartige Verdickung, die auf ihrer Unterseite in vier kleine Spitzen endigt. Der Bau der Stigmen, der Filzkammer und der Tracheenlunge ist im wesentlichen wie bei *Tipula paludosa*. Jedoch fiel mir bei dieser Larve die starke Ausbildung des Tracheenmuskels auf.

VI. *Ctenophora flavicornis* MEIG.

Fundorte für Ctenophorenlarven sind in der Literatur verschiedentlich genannt. BOUCHÉ (1834) fand die Larven von *Ctenophora pectinicornis* und von *Ct. bimaculata* in Weidenholz, und BELING (1884) gibt als Vorkommen dieser Larven ebenfalls alte Weidenbäume an. Ich habe des öfteren Weidenbaumstümpfe und solche der Buche, Kiefer usw. abgesucht, aber ohne Erfolg. Ich fand die ersten *Ctenophora*-Larven auf einer Exkursion, die ich mit Herrn Geheimrat MÜLLER unternahm. Wir fanden dieselben in altem, etwas morschem Birkenholz und glaubten anfangs nach dem Habitus es mit Cerambycidenlarven zu tun zu haben. Aber bei näherer Betrachtung erwiesen sie sich zu unserer nicht geringen Überraschung als Tipulidenlarven. Ich fand die ersten Larven im Monat November, und Anfang März verpuppten sich einige Larven, während andere weiter lebten. Da im Herbst keine Generation fliegt, so scheinen die *Ctenophora*-Larven eine mehrjährige Entwicklung zu haben. Ich fand, wie oben erwähnt, die Larven von *Ct. flavicornis* hauptsächlich im morschen Birkenholz (nur einmal fand ich einige Exemplare in einem Kirschbaum), und zwar kamen die jüngeren Larven dicht unter der Rinde vor, während die älteren Larven sich meist mitten in den Stamm eingefressen hatten. Die ausgewachsenen, walzenförmigen Larven erreichen eine Länge von 40 mm und im Durchmesser 6 mm. Sie unterscheiden sich von den bisher beschriebenen Larven schon durch ihre milchweiße Farbe, welche durch

den die einzelnen Organe einbettenden Fettkörper bedingt wird. Die Larvenhaut ist nicht mit den bei den früheren Larven beschriebenen sichelförmigen chitinösen Fortsätzen versehen, sondern ist glatt, sehr dünn, durchsichtig und nur mit einzelnen schwarzen längeren Borsten besetzt.

Das hintere Körperende hat nicht die typische Form der bisher beschriebenen Larven. Es ist abgeschrägt, und wir finden nur zwei kleine Fortsätze, die auf der ventralen Seite sitzen. Die dorsalen und lateralen Strahlen fehlen. An der Spitze der ventralen Fortsätze befindet sich je eine Sinnesborste (Fig. M), die sich durch ihre schwarze Inserierung von dem hellen Untergrunde deutlich abhebt. Außer dieser Sinnesborste befinden sich hier noch drei kleinere helle und eine große schwarze Borste. Die beiden ventralen Fortsätze dienen wohl dazu, die beiden Stigmen zu schützen. Bei Berührung der Larve legte sich die ventrale Seite des abgestutzten Hinterendes mit ihren Spitzen über die Stigmenplatte, so daß von dieser nichts zu sehen war. Auch auf Schnitten ließ sich feststellen, daß der ventrale Rand die Stigmen überdeckte. Das Stigma hat eine braungelbe Farbe und ist nicht wie die bisher erwähnten Stigmen kreisrund, sondern hat eine mehr ovale Gestalt. Der Stigmenring ist ähnlich punktiert wie bei *Tipula paludosa*, das Stigmenmittelstück erscheint bei äußerer Betrachtung als eine gleichmäßig dunkel gefärbte Platte. Wurde jedoch das Stigma von der dichten, undurch-

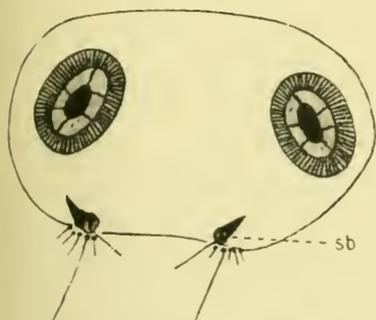


Fig. M. *Ctenophora flavicornis*.
Abgeschrägtes hinteres Körperende.
(Lupenvergrößerung.) sb typ. Sinnesborste.

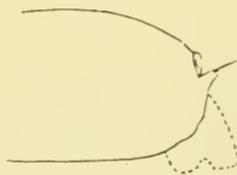


Fig. N. *Ctenophora flavicornis*.
Abdomen in seittl. Ansicht (ausgestülpter
Enddarm punktiert). (Lupenvergröß.)

sichtigen Filzkammer abpräpariert, so erschien das Stigmenmittelstück als ein helles Feld, in dessen Mitte sich ein ovaler dunkler Fleck befindet, der durch dunkler gefärbte Linien mit dem Stigmen-

ring verbunden ist (vgl. Fig. M). Der Aufbau des Stigmas und der hier sehr umfangreichen Filzkammer ist in der Hauptsache wie bei *Tipula paludosa*.

Die Tracheenlunge ist ebenfalls stark ausgebildet und schon mit bloßem Auge als heller Hof, der die Stigmen umgibt, zu erkennen. Die Capillaren wiesen eine deutliche Verzweigung auf und haben einen größeren Durchmesser als die früher schon beschriebenen Tracheencapillaren. Ich konnte trotz der starken Ausbildung der einzelnen Capillaren keinen Spiralfaden an denselben feststellen. Der große von den Capillaren umgebene Kern hat eine lang gestreckte ovale Form und ist oft weit von der Basis der Capillaren weggerückt.

Die *Ctenophora*-Larven besitzen keine Kiemen. Zur Fortbewegung benutzen sie den Enddarm, was ich leicht feststellen konnte, wenn sich die Larve zwischen zwei übereinanderliegenden Hölzern bewegte. Sie stülpt dabei den Enddarm in ähnlicher Weise aus, wie es von Käferlarven schon bekannt ist (vgl. G. W. MÜLLER, 1912). Die Fig. N zeigt uns eine Larve in seitlicher Ansicht, einmal mit eingezogenem Enddarm und zweitens (punktiert) mit ausgestülptem Enddarm.

Von Herrn Geheimrat MÜLLER erhielt ich aus Thüringen den von mir untersuchten äußerlich sehr ähnelnde Larven, welche dort in einem Eschenstumpf vorkamen und die scheinbar einer anderen Art angehören. Bei diesen Larven bestand das abgestutzte Hinterende aus sechs Strahlen, von denen die beiden lateralen und dorsalen sehr kurz waren. Leider konnte ich die Art nicht bestimmen, da die erhaltenen Larven in der Gefangenschaft zugrunde gingen.

VII. *Pocilostola punctata* MEIG.

Die Larven von *Pocilostola punctata* kommen vor an den Ufern von fließenden und stehenden Gewässern mit sandigem Grund. Sie befinden sich nicht wie die Larven von *Tipula lateralis* und *Tipula gigantea* stets an der Grenze zwischen Land und Wasser, sondern ich fand sie des öfteren weit über oder unter der Wassergrenze. Die sehr lebhaften Larven unterscheiden sich schon äußerlich von den bisher beschriebenen durch die glänzend rostbraune Farbe. Die zylindrischen Larven erreichen eine Länge von 15 mm und einen Durchmesser von ca. 1 $\frac{1}{2}$ mm. Sie sind an ihrer Oberfläche mit langen chitinösen Fortsätzen besetzt, die hier haarähnliche Form annehmen und die ganze Oberfläche der Larve pelzartig erscheinen

lassen. Außer diesem dichten Besatz finden sich in jedem Segment, vor allem an der lateralen Seite, einzelne längere Borsten, die von einem kreisrunden helleren Felde ausgehen und sich büschelförmig verzweigen (Fig. 17, Taf. 3). Außerdem findet sich in jedem Segment auf der dorsalen und ventralen Seite eine große Drüse (Fig. 33, Taf. 4), die schon bei Lupenvergrößerung sichtbar ist und die eine sehr charakteristische Form besitzt.

Das abgestutzte hintere Körperende (Fig. O) wird hier gebildet von vier ziemlich gleichgroßen (zwei ventralen, zwei lateralen) und einem breiten kurzen dorsalen Fortsatz. Alle fünf sind hier auf-

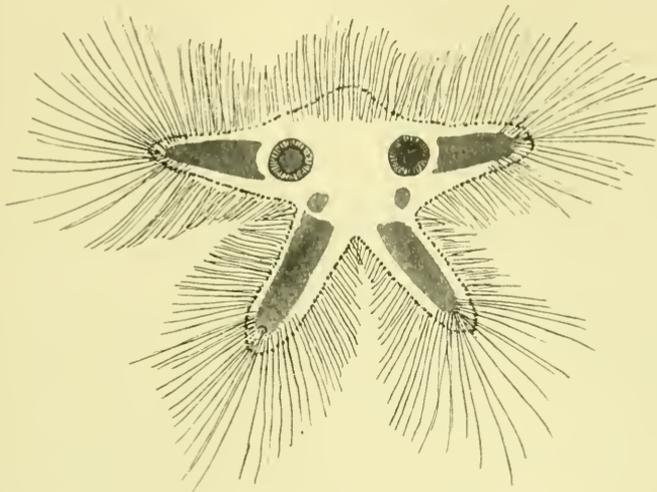


Fig. O. *Poecilostola punctata*. Abgestutztes Hinterende. 40:1.

fällig lang behaart, und zwar sitzen hier die dünnen, einfachen und unverzweigten Borsten an dem Außenrande jedes Fortsatzes. Die stark dunkel gefärbte Insertion der Borsten setzt sich in eine nach der Mitte des Sternes verlaufende dunkle Linie fort, von der ich anfangs glaubte, sie sei der Porenkanal. Es ergab sich aber, daß die dunklen Linien, die sich an der Spitze der Fortsätze ziemlich weit verfolgen lassen, am deutlichsten an der Basis des dorsal gelegenen Fortsatzes hervortreten, nur Verdickungen in der Cuticula sind. Die vier gleichgroßen Fortsätze sind an ihrer Innenfläche dunkel gefärbt, und an der Spitze derselben finden wir je eine Sinnesborste, jedoch sind hier diejenigen der ventralen Fortsätze nicht so auffällig durch Form und Stellung unterschieden wie bei den vorigen

Larven. In der Mitte des sternförmigen Fortsatzes befinden sich außer den beiden Stigmen unterhalb derselben auch hier zwei braun gefärbte Punkte. Auf der ventralen Seite der Larve sitzen vier Kiemen, die hier nicht so stark hervortreten wie bei der Larve von *Tipula lateralis*.

Das Stigma ist von außen betrachtet ähnlich dem der Larve von *Tipula paludosa*: man sieht ebenfalls ein schwarzes Mittelfeld, das von einem helleren Ring umgeben ist. Das Stigmenmittelstück ist verhältnismäßig groß, und der kleinere Stigmenring weist hier einfache radiäre Streifen auf, die nicht wie bei *Tipula paludosa* von Punkten durchsetzt sind. Im Bau unterscheidet sich das Stigma wesentlich von dem jener Larve. Das schwarze Stigmenmittelfeld besteht aus einem keilförmig nach dem Stigmenraum vorspringenden Chitinblock, der Stigmenspalt durchsetzt diesen als schwach S-förmig geschwungener Spalt (Fig. 24, Taf. 4). Auf Totalpräparaten konnte ich einen Stigmenspalt nur bei jüngeren Larven feststellen, da bei diesen die Verdickung des Stigmenmittelstücks noch nicht so stark ist. Er zeigt hier ovale Gestalt, und die Ränder des Stigmenspalt legen sich nicht übereinander. Bei älteren Larven ließ sich der Stigmenspalt trotz des spröden Chitins auf Schnitten mit ziemlicher Sicherheit feststellen; er zeigt die in Fig. 24, Taf. 4 angegebene gewundene Form. Soweit ich den Stigmenspalt auf den Präparaten verfolgen konnte, hat derselbe in ganzer Länge gleiche Beschaffenheit. Die bei *Tipula paludosa* beschriebenen Stützrippen des Stigmenringes (= Rippen der Filzkammergebilde) legen sich hier zum größten Teil nicht wie dort gegen die eigentliche Stigmenmembran, sondern gegen das verdickte Stigmenmittelstück, welches sie, auf Schnitten gesehen, wie Pfeiler stützen (Fig. 24 *str*, Taf. 4). Gegen die eigentliche Stigmenmembran legt sich nur eine einzige Stützrippe, entsprechend vermissen wir auch die Auflösung der radiären Falten in der eigentlichen Stigmenmembran in Punktreihen, wie wir sie bei *Tipula paludosa* fanden. Alle diese erwähnten Stützgebilde sind untereinander durch feine Chitinrippen verbunden, wie wir es ähnlich schon früher bei Besprechung des Stigmenringes obiger Larve gefunden haben. Der Aufbau dieses Stigmas läßt sich von dem der Larve von *Tipula paludosa* ableiten. Auch hier sind die Stützrippen Faltungen einer zusammenhängenden Membran, welche durch Quersaltung die oben erwähnten feinen Chitinrippen liefert. Ob die Membran im späteren Stadium erhalten bleibt, ließ sich nicht mit Sicherheit feststellen, da, wie früher bereits ausgeführt, sich solche

dünnen Membranen nur äußerst schwer oder gar nicht färben lassen. Die Bildung des Stigmas kommt so zustande, wie es die schematische Fig. T S. 166 veranschaulicht.

Die Gebilde der Filzkammer sind hier nicht so kompliziert wie bei *Tipula paludosa*. Sie entspringen in großer Zahl von der cuticularen Wand und zwar vom Spiralfaden, der sich trotz des Auftretens des Filzes bis zum Stigma genau verfolgen ließ. Ich konnte das letztere sowohl auf Total- wie auch auf Schnittpräparaten (Fig. 29, Taf. 4) feststellen. Der Tracheenmuskel ist an ähnlicher Stelle wie bei *Tipula paludosa* vorhanden, auch die Tracheenlunge zeigt keine nennenswerten Unterschiede gegen jene Form.

VIII. *Gnophomya pilipes* FABR. (*Limnobia fimbriata* MEIG.).

Die Larven von *Gnophomya pilipes* (Fig. 18, Taf. 3) kommen an Rändern von fließenden und stehenden Gewässern mit schlammigem Untergrund vor. Die dunkel gefärbten Larven erreichen eine Länge von ca. 15 mm und eine Breite von 2 mm. Die Haut der Larve ist von ähnlicher Beschaffenheit wie diejenige der Larven von *Pocillostola punctata*. Auch hier finden wir die chitinösen Fortsätze von haarähnlicher Beschaffenheit, die jedoch hier auf der dorsalen Seite der Larve länger sind als auf der ventralen. In jedem Segment finden wir einzelne längere Borsten und ferner dorsal und ventral je eine Drüse, die in Form im wesentlichen mit der der Larve von *Pocillostola punctata* übereinstimmt.

Das abgestutzte hintere Körperende (Fig. P) ist hier dadurch besonders charakterisiert, daß es fünf gleichlange Strahlen trägt (zwei ventrale, zwei laterale, ein dorsaler), die an ihrer Innenfläche alle gleichmäßig dunkel gefärbt sind. Die Strahlen tragen an ihrem äußersten Rande je eine Reihe mäßig langer Borsten. Die Borstenreihe ist aber hier nicht fortlaufend von einem Strahl zum anderen, sondern der Rand der Strahlen ist nur in der oberen Hälfte mit Borsten besetzt. An der Spitze der ventralen Fortsätze befinden sich je zwei Borsten und an der Spitze der lateralen Fortsätze je eine Borste, die außerhalb der Reihe der übrigen Borsten stehen und von einem hellen kreisrunden Feld ausgehen. Wir vermissen aber die bei *Tipula varipennis* besprochene Sinnesborste an den ventralen Strahlen.

An der Basis der beiden lateralen Strahlen befinden sich die beiden Stigmen, welche sowohl dem Aussehen wie auch dem Aufbau

nach dem der Larve von *Poecilostola punctata* ähnlich sind. Auch hier besteht der Stigmenring hauptsächlich nur aus radiären Stützrippen, die zum größten Teil das verdickte Stigmenmittelstück stützen, während einzelne schwächer ausgebildete Rippen sich im Bereich des Stigmenringes an die eigentliche Stigmenmembran legen. Das Stigmenmittelstück ist hier aber nicht so dick wie das der Larve von *Poecilostola punctata*. Der Stigmenspalt kommt gerade so zustande, wie ich es bei der vorigen Larve beschrieben habe (p. 160), jedoch ist der Stigmenspalt hier nicht so stark gewunden (Fig. 28, Taf. 4).

Während die Filzkammer der Hauptsache nach mit der der Larve von *Tipula paludosa* übereinstimmt, zeigt die Tracheenlunge interessante Unterschiede. Wir finden zwar hier auch viele Capillaren, die einen großen Kern umgeben, aber die Capillaren gehen bei dieser Larve nicht zu Bündeln vereinigt von der Filzkammer aus. Von dieser entspringen nur typische Tracheen, die sich nach einer Länge von ca. 0,06 mm in die einzelnen Capillaren auflösen.

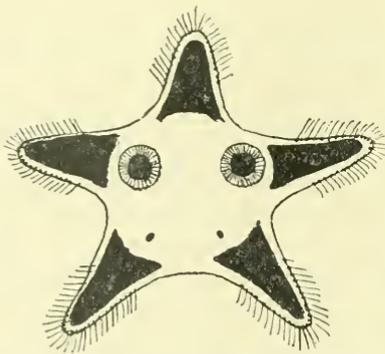


Fig. P. *Gnophomya pilipes*. Abgestutztes Hinterende der Larve. 40:1.

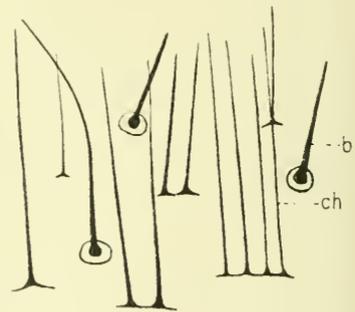


Fig. Q. *Limmophila discicollis*. Ein Stück Körpercuticula. ch Chitinfortsätze. b Borsten.

Der oben erwähnte große Kern befindet sich stets an der Basis der Capillaren (vgl. Fig. 21, Taf. 4). Außer den dünnen und langen Tracheen, wie sie in Fig. 28, Taf. 4 wiedergegeben sind, gehen von der Filzkammer auch umfangreichere Tracheen aus. Diese verzweigen sich kurz nach der Ausgangsstelle in einzelne dünnere Tracheen, die sich dann erst in die Capillaren auflösen. Der Kern befindet sich an der Verzweigung der Tracheen und wird zum Teil von diesen, zum Teil von den Capillaren umgeben. Die Enden der feinen Capillaren sind an der Körperwand befestigt, wie sich durch Betrachtung des lebenden Tieres leicht feststellen läßt.

Die Tracheenmuskeln sind gut ausgebildet und setzen näher am Stigma an, als es bei den früher beschriebenen Larven der Fall war. Die Larve besitzt keine Kiemen. An ihrer Stelle befindet sich auf der ventralen Seite des Tieres eine wulstartige Verdickung, die durch ihre helle Farbe auffällt. Bei Betrachtung der Larve sieht man schon mit bloßem Auge an den Seiten unter der dunklen Larvenhaut je ein weiß aussehendes wurmartiges Gebilde, das sich aber bei näherer Untersuchung nur als Fettkörper erwies.

IX. *Limnophila discicollis* MEIG.

Die Larven von *Limnophila discicollis* (Fig. 34, Taf. 4) erhielt ich aus Locarno, wo sie Herr Geheimrat MÜLLER zwischen Pflanzen an der

Oberfläche von fließenden Gewässern fand. Die hell gefärbten, ziemlich durchsichtigen Larven erreichen eine Länge von 16 mm und einen Durchmesser von 2 mm. Sie sind walzenförmig, und die Larvenhaut ist mit auffällig langen Borsten besetzt, zwischen denen sich wenig kürzere chitinöse Fortsätze befinden (Fig. Q). Die

letzteren stehen hier nicht so dicht

wie bei den bisher besprochenen Larven und unterscheiden sich auch ihrem Aussehen nach von denen jener Larven. Sie setzen sich an ihrer Basis als kurze, dunkle Linie in die hellere Körpercuticula fort, stehen zum Teil einzeln oder sind zu 2—4 miteinander auf einer dunklen Basislinie vereinigt.

Das hintere Körperende (Fig. R) endigt in vier ungleichlangen Fortsätzen, die auf ihrer Innenfläche schwarz pigmentiert sind. Die

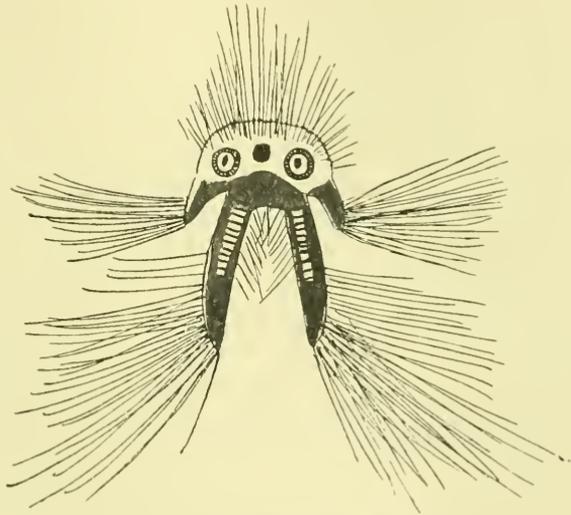


Fig. R. *Limnophila discicollis*.
Abgestutztes Hinterende der Larve. 40:1.

beiden ventralen Fortsätze sind lang und tragen an ihrer Spitze je eine stärkere Borste, die sich von den anderen sehr langen, am Rande der Fortsätze stehenden Borsten durch ihre Form und Stellung abhebt. Die früher erwähnte typische Sinnesborste an der Spitze der ventralen Fortsätze fehlt. Die beiden lateralen Fortsätze sind bedeutend kürzer und sind an ihrem Rande ebenfalls mit sehr langen, unverzweigten Borsten besetzt. Die dorsalen Fortsätze fehlen. An ihrer Stelle grenzt sich das Hinterende etwa halbkreisförmig ab. Der Rand dieses Halbkreises trägt in ähnlicher Weise lange Borsten wie die ventralen und lateralen Strahlen. Die Inserierung dieser Borsten erinnert an die entsprechend stehenden Borsten der Larve von *Poecilostola punctata*. Auch hier setzen sich die Borsten an ihrer Basis in eine dunkle Linie fort.

Innerhalb des abgestutzten Abdomens liegen die beiden kreisrunden Stigmen, zwischen denen sich ein auffällig großer, dunkel pigmentierter Fleck befindet. Die Stigmen bestehen wie bei der Larve von *Poecilostola punctata* aus einem stark verdickten Stigmenmittelstück und einem schmalen Stigmenring. Der letztere unterscheidet sich aber von dem jener Larve dadurch, daß sich hier mehrere Stützrippen gegen die eigentliche Membran legen, wodurch der Stigmenring punktiert erscheint. Der Stigmenspalt ließ sich auf Schnitten gut nachweisen, er hat die in Fig. 27, Taf. 4 angegebene Form.

Die Gebilde der Filzkammer zeigen einen ähnlichen einfachen Bau wie bei den *Poecilostola*-Larven und erstrecken sich weit in die Trachee. Die Tracheenlunge ist stark ausgebildet, sie setzt direkt an der Filzkammer an und unterscheidet sich im anatomischen Aufbau nicht wesentlich von den bisher beschriebenen. Auch der Tracheenmuskel ist an ähnlicher Stelle wie bei *Tipula paludosa* vorhanden.

Auf der ventralen Seite des Abdomens der Larve befinden sich vier lange Kiemen, die durch ihre zarte Beschaffenheit ausgezeichnet sind. Wenn ich die Larve zur Beobachtung des Blutstroms unter das Deckglas brachte, so rissen die Kiemen schon bei geringem Druck auf das Deckglas ab. Die Kiemen erreichen trotz der Kleinheit der Larve ungefähr dieselbe Länge wie die der Larve von *Tipula lateralis*, nämlich auch ca. 2 mm.

X. *Limnophila fuscipennis* MEIG.

Die Larven von *Limnophila fuscipennis* kommen vor an den Rändern von stehenden Gewässern mit schlammigem Untergrund,

und zwar befanden sie sich oft weit über oder unter der Wassergrenze. Sie erreichen eine Länge von 17 mm, und ihr Durchmesser beträgt 2 mm. Sie ähneln in Farbe und Körperbedeckung der Larve von *Pocilostola punctata*. Sie besitzen ebenfalls eine rostbraune Farbe, und an der Körperoberfläche finden wir die chitinösen Fortsätze, die auch hier borstenähnliche Gestalt angenommen haben, wieder. Ferner befinden sich, ebenso wie bei *Pocilostola punctata*, in jedem Segment einzelne Borsten, welche stark verzweigt von einem gemeinsamen kreisrunden Felde ausgehen (Fig. 17, Taf. 3). Die Borsten stehen in einer Reihe angeordnet in dem vorderen Teil eines jeden Segments, in denen sich außerdem dorsal und ventral je eine Drüse befindet, die derjenigen der Larve von *Pocilostola punctata* ähnelt.

Das schmale hintere Körperende endigt abgestutzt in einen lang behaarten, in nebenstehender Fig. S wiedergegebenen Stern. Die beiden ventralen Strahlen sind sehr lang und an ihrer Innenseite stark dunkel pigmentiert. In der unteren Hälfte der Fortsätze ist die dunkle Pigmentierung durch helle Querstreifen unterbrochen. An der Spitze der Strahlen tritt das dunkle Pigment vom Rande zurück, wodurch hier ein helles Feld entsteht. Am Außenrande der Strahlen befindet sich eine Reihe sehr langer Borsten. Die früher erwähnte Sinnesborste fehlt. Die lateralen Strahlen des Sternes sind rückgebildet. Wir

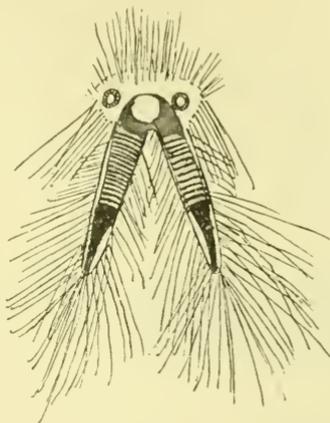


Fig. S. *Limnophila fuscipennis*.
Abgestutztes hint. Körperende der
Larve. 40:1.

finden an ihrer Stelle ebenso wie an Stelle des dorsalen Fortsatzes je eine Reihe langer Borsten. Die Inserierung der dorsal stehenden Borsten setzt sich in eine deutlich sichtbare dunkle Linie fort, wie wir sie schon bei *Pocilostola punctata* und *Limnophila discicollis* gefunden haben.

Die Stigmen stimmen im Bau und dem Aussehen nach im wesentlichen mit denen der Larve von *Pocilostola punctata* überein. Die Tracheenlunge zeigt jedoch wesentliche Unterschiede. Von der langgestreckten Filzkammer gehen zum Teil Tracheen, zum Teil Capillarenbündel aus, die hier aber in so geringer Zahl vorhanden sind, daß sie leicht übersehen werden können. Das Bündel löst sich un-

mittelbar hinter der Ansatzstelle der Capillaren an die Filzkammer in eine große Zahl von sehr feinen Capillaren auf. Kurz vor der Auflösung der letzteren liegt der bei den früheren Tracheenlungen schon besprochene Kern, der zwar durch seine Größe ausgezeichnet ist, aber besonders dadurch schwierig nachzuweisen ist, daß er sich dicht an der Ansatzstelle der Capillaren an die Filzkammer befindet. Auch scheint er hier nur locker mit den Capillaren verbunden zu sein, denn oft löste er sich schon durch den Druck des Deckglases ab. Auf der Unterseite der Larve befinden sich vier Kiemen.

Die Larve von *Limnophila fuscipennis* zeichnet sich dadurch aus, daß sie, wenn man sie berührt, das verletzte Körpersegment kugelförmig anschwellen läßt.

Rückblick und Vergleich.

Stigma. Die Larvenstigmen der Tipuliden, soweit mir diese bekannt sind, zeigen bei Betrachtung von außen ungefähr gleiche Form. Alle bestehen aus einem dunkleren Stigmenmittelstück, das von einem helleren Stigmenring umgeben ist. Wie ich S. 149 schon

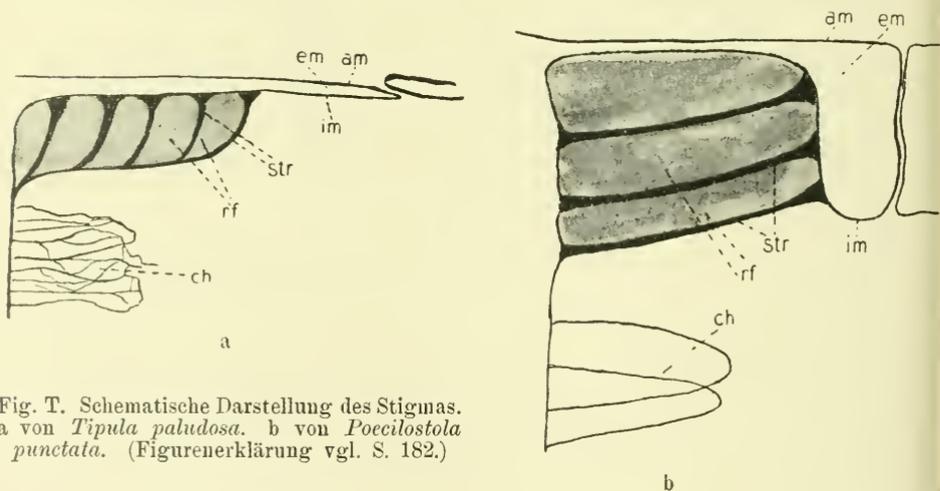


Fig. T. Schematische Darstellung des Stigmas.
a von *Tipula paludosa*. b von *Pocillostola punctata*. (Figurenerklärung vgl. S. 182.)

ausführte, müssen wir an dem Stigma die eigentliche Stigmenmembran, die wieder aus einer äußeren und einer inneren Membran besteht, von den unter ihr liegenden Stützgebilden unterscheiden. Das Stigmenmittelstück wird bei allen Larven allein von der eigentlichen Stigmenmembran gebildet, und je nach der Ausbildung desselben

zerfallen die Stigmen scheinbar in zwei ganz verschiedene Grundtypen.

Bei dem Stigma der 1. Form, das die Larven der Gattung *Tipula* und *Ctenophora* besitzen, besteht das Stigmenmittelstück aus zwei nur wenig verdickten Membranen, die sich lippenartig übereinander legen, so daß der Stigmenspalt unter einem sehr spitzen Winkel zur Oberfläche des Stigmas verläuft (vgl. Fig. T a).

Bei dem Stigmenring der 1. Form legen sich die Stützrippen in der Weise gegen die obere Membran, wie es nebenstehende schematische Fig. T zeigt. Die Oberfläche des Stigmenringes erscheint dadurch punktiert.

Das Stigma der 2. Form, das der Larven von *Poecilostola punctata*, *Gnophomya pilipes*, *Limnophila discicollis* und *Limnophila fuscipennis* besitzt ein mehr oder weniger stark verdicktes Stigmenmittelstück, was zur Folge hat, daß der Stigmenspalt fast senkrecht, schwach S-förmig zur Oberfläche des Stigmas verläuft (Fig. T b).

Der Stigmenring der 2. Form unterscheidet sich von dem der 1. dadurch, daß die Stützrippen sich zum größten Teil gegen das Stigmenmittelstück legen. Die Rippen des Stigmenringes sind, wie ich früher schon ausführte, als homolog den Filzkammergebilden aufzufassen. Die Unterschiede in der Gestaltung des Stigmenringes entsprechen annähernd den Unterschieden in der Beschaffenheit in dem Filzgebilde. Wir können annehmen, daß die Stützgebilde der Stigmen der 1. Form reich verzweigten und die der 2. Form einfachen Filzgebilden entsprechen.

Ich halte das Stigma der 1. Form für den ursprünglicheren Typus trotz des komplizierteren Stigmenringes. Dafür würde sprechen, daß wir bei jüngeren Stadien bei *Poecilostola punctata* noch Zustände finden, die an die Stigmen der 1. Form erinnern.

Beim Stigma der 1. Form legen sich, wie oben schon ausgeführt, die Stützfalten alle gegen die obere Stigmenmembran. Innerhalb der Reihe der Larven mit dem Stigma der 2. Form läßt sich aber schon ein Übergang zur 1. feststellen. Während sich bei *Limnophila fuscipennis*, bei der das Stigmenmittelstück am stärksten ausgebildet ist, alle Stützrippen gegen das letztere legen, finden wir bei den Larven von *Gnophomya pilipes* und *Limn. discicollis* insofern Unterschiede, als bei diesen sich einige Stützrippen gegen die eigentliche Stigmenmembran legen, während noch die Mehrzahl derselben das Stigmenmittelstück stützen.

Die Verschiedenartigkeit der Stigmen scheint mit den verschie-

denen Atmungsbedingungen in engster Beziehung zu stehen. Je nachdem das Stigma der 2. Form mehr oder weniger nach dem planen Stigma (1. Form) hinneigt, scheinen die Larven mehr oder weniger auf Luftatmung angewiesen zu sein (vgl. weiter unten). Mit dieser Ansicht stehen die biologischen Beobachtungen im Einklang, die ich beim Sammeln der Larven machte. Während ich die Larven von *Limnophila fuscipennis* und *Poecilostola punctata*, deren Stigmenmittelstück stark verdickt ist, oft tief im Schlamm oder Sand weit von der Oberfläche entfernt fand, kamen die Larven von *Limn. discicollis*, deren Stigmenmittelstück schwächer ausgebildet ist, zwischen Pflanzen an der Oberfläche des Wassers und die Larven von *Gnophomya pilipes*, die in bezug auf das Stigma der letzteren Larve sehr nahe steht, in flachen Gewässern vor, wo sie in ständiger Verbindung mit der Luft sein konnten.

Die Filzgebilde. Die Gebilde der Filzkammer sind nicht einzelne Borsten, wie ich auf S. 146 schon ausführte, sondern zusammenhängende Chitirippen, die als Falten einer geschwundenen Membran aufzufassen sind. Die Filzkammergebilde zeigen insofern bei den einzelnen von mir beschriebenen Larven Unterschiede, als sie bei denen mit planem Stigma komplizierter sind als bei jenen mit stark verdicktem Stigmenmittelstück, was auch in der verschiedenen Beschaffenheit des Stigmenringes zum Ausdruck kommt (vgl. oben). Am einfachsten sind die Gebilde bei der Larve *Limnophila fuscipennis*, wo sie als spangenartige Bögen einen gleichartigen Besatz tief in die Trachee hinein bilden.

Ich betrachte die Filzkammer als erweiterte Trachee. Während sich bei den Larven der Gattung *Tipula* und *Ctenophora* der Spiralfaden nicht mehr nachweisen ließ, wobei ich die Frage offen lasse, ob er noch vorhanden ist oder fehlt, konnte ich bei der Larve von *Poecilostola punctata* denselben sowohl auf Schnitten wie auch auf Totalpräparaten deutlich bis zum Stigma feststellen. Die Trachee reicht also bis zum eigentlichen Stigma.

ENDERLEIN (1899) hat ähnliche Filzgebilde (auch miteinander anastomosierende Chitinbäumchen) bei den Gastridenlarven näher beschrieben. Er führt aus, daß man den Filz nicht als Filter der Luft auffassen dürfe, da, wenn Fremdkörper in die feinen Gerüstkomplifikationen der Stigmen gelangen würden, die Wirkungsfähigkeit des ganzen Apparats vernichtet wäre. Ferner weist ENDERLEIN die Deutung der Filzgebilde als Filter deshalb zurück, weil er nie Fremdkörper zwischen den Chitinteilen hat feststellen können.

ENDERLEIN sieht die Bedeutung der Filzgebilde darin, daß sie an ihrer Oberfläche Gase verdichten, was er einer besonderen Eigenschaft des Chitins zuschreibt. Der Autor schreibt hierüber (p. 293): „Daß dies wirklich der Fall ist, erkennt man sehr leicht daran, daß ein im Wasser untergetauchtes Insect, z. B. eine glatte Raupe, ein Käfer, von einer ziemlich dicken Luftschicht umgeben ist. In größerem Maßstabe ist dies bei behaarten Tieren der Fall, da sich hier die Oberflächenvergrößerung durch die Haare mit geltend macht.“ Die hier aufgestellte Regel gilt aber nicht für alle Insecten, beispielsweise nicht für alle Wasserkäfer, sondern sie gilt hier nur für solche Formen und für diejenigen Körperteile, die mit einem dichten Haarfilz bekleidet sind. (Man vergleiche Rücken- und Bauchseite vom *Hydrophilus*.) Das Anhaften der Luft hat mit der Eigenschaft des Chitins nichts zu tun, sondern sie wird lediglich durch den Haarbesatz (resp. Chitinfortsätze) festgehalten. Wenn ENDERLEIN die Deutung der Filzkammer als Filter von der Hand weist, weil er nie Fremdkörper zwischen den Chitinteilen gefunden hat, so ist damit immer noch nicht bewiesen, daß nie solche in die Filzkammer hineingelangen, vor allem, wenn man die Schwierigkeiten bedenkt, bei dem doch immerhin kleinen Objekt solche nachzuweisen, zumal doch bei der Präparation die zwischen den Chitinrippen locker haftenden Fremdkörperchen meistens verloren gehen dürften. Meiner Ansicht nach hat die Filzkammer erstens die Aufgabe, durch die vielen spangenartigen chitinösen Verbindungen die Elastizität der cuticularen Wand zu erhöhen. Dieses spielt insofern bei der weiter unten zu besprechenden Atmung eine Rolle, als lediglich durch die Elastizität der Filzkammer diese nach dem Erschlaffen des Tracheenmuskels ihre ursprüngliche Form wieder einnehmen kann. Zweitens dient die Filzkammer vermutlich dazu, Fremdkörper, die eventuell durch den Stigmenspalt gelangen sollten, zurückzuhalten, um bei der nächsten Häutung wieder samt der Filzkammer entfernt zu werden. Meine letztere Ansicht über die Bedeutung des Filzes findet eine Bestätigung darin, daß der Filz verschwindet, wenn keine offenen Stigmen mehr vorhanden sind. Bei der Tipulidenpuppe ist die Tracheenlunge im Abdomen anfänglich noch in starker Ausbildung vorhanden, der Filz fehlt aber, was scheinbar dadurch bedingt ist, daß die abdominalen Puppenstigmen funktionslos geworden sind und der Gasaustausch im vorderen Segment durch die Puppenhörnchen stattfindet.

Die Tracheenlunge. In bezug auf den Bau und die Aus-

bildung der Tracheenlunge zeigen die Larven mit Ausnahme der von *Gnophomya pilipes* und *Limnophila fuscipennis* wenig bemerkenswerte Unterschiede. Wir können dreierlei Formen unterscheiden:

1. Bei den meisten Larven gehen von der Filzkammer, abgesehen von den Tracheen, die benachbarte Organe, wie z. B. die Kiemen, versorgen, nur Capillarenbündel (feine Röhren ohne Spiralfaden) aus.

2. Die Filzkammer der Larve von *Gnophomya pilipes* entsendet nur typische Tracheen, die sich in kurzer Entfernung von ihrem Ursprung in einzelne Capillarenbündel auflösen.

3. Bei *Limnophila fuscipennis* gehen von der Filzkammer in der Hauptsache Tracheen aus, die, ohne sich in Capillarenbündel aufzulösen, im Bereich des Abdomens endigen. Die Tracheenlunge ist rudimentär, es sind nur wenige Capillarenbündel vorhanden, die direkt von der Filzkammer ausgehen und die, wie ich S. 166 schon ausführte, nur äußerst schwer nachzuweisen sind.

Als die ursprünglichere Form der Tracheenlunge betrachte ich diejenige, bei der von der Filzkammer nur typische Tracheen ausgingen, aus denen durch Auflösung die Capillarenbündel entstanden sind. Allen Capillarenbündeln ist gemeinsam, daß an der Stelle der Auflösung derselben in die einzelnen Capillaren ein besonders bei Karminfärbung deutlicher Kern liegt. BROWN hat die Capillarenbündel nebst Kern erwähnt, gibt aber keine Deutung dafür. Ich habe bei anderen Insecten nach ähnlichen Organen gesucht und fand bei ENDERLEIN (p. 287) ein solches (ebenfalls einen von vielen Capillaren umgebenen Kern) beschrieben und abgebildet (= Tracheenzellen, ENDERLEIN). Da die Funktion dieser Tracheenzellen mit der der Capillarenbündel bei den Tipulidenlarven übereinzustimmen schien, versuchte ich Larven von *Gastrus equi* zu erhalten, um eventuell auch anatomisch nach solchen Übereinstimmungen zu suchen. Leider war es mir nicht möglich, diese Verhältnisse an Gastridenlarven zu studieren.

Ich fand dagegen den von ENDERLEIN beschriebenen Tracheenzellen sehr ähnliche bei den Larven von *Bibio sp.*, die in der Umgebung von Greifswald unter Laub oder zwischen Moospolstern öfter vorkommen. Die Tracheenzellen (Fig. 23, Taf. 4) befinden sich bei den Bibionidenlarven im Abdomen, wo sie in großer Zahl an die Tracheenlängsstämme ansetzen. Zum Herstellen von Totalpräparaten wandte ich die früher schon beschriebene Osmiumsäuremethode an. Von der Haupttrachee gehen zusammengedrängt einzelne stärkere Capillaren aus, die in einiger Entfernung sich in zahlreiche feinere

Capillaren zerteilen. Diese sind wirr ineinander verflochten und umgeben dicht verpackt einen Kern, so daß ein eiförmiges Gebilde entsteht, in dessen Mitte der Kern liegt.

Ich fasse diese Tracheenzellen auf als homologe Gebilde der Capillarenbündel nebst Kern, wie wir sie bei den Tipulidenlarven finden. Einen Übergang von den ersteren zu den letzteren scheinen die Tracheenzellen von *Cobboldia elephantis* zu bilden (ENDERLEIN, p. 287, fig. 24, 25), die langgestreckt sind und im Querschnitt ähnliche Figuren (Fig. 14, Taf. 3) liefern, wie wir sie von den Capillarenbündeln her kennen. Wir können uns die Gebilde der Tipulidenlarven aus denen der Larven von *Bibio*, *Gastrus* oder *Cobboldia* in der Weise herleiten, daß die Capillaren nicht in ganzer Länge miteinander vereint bleiben, sondern sich hinter dem Kern in die einzelnen Capillaren auflösen.

Der mehrfach schon erwähnte Kern ist der Kern der Zelle, die die Capillaren aufbaut. Daß der Kern diese Bedeutung hat, habe ich bei Beobachtung der Häutungsstadien mit ziemlicher Sicherheit feststellen können. Ich fand dabei, daß der Kern kurz vor der Häutung stark an Umfang zugenommen hatte und daß er außerdem von reichlichem Plasma umgeben war. Die Fig. 32, Taf. 4 zeigt uns von *Tipula hortensis* einmal den Kern (schraffiert) in gewöhnlicher Größe und dann (punktiert) kurz vor der Häutung.

ENDERLEIN schreibt den Tracheenzellen folgende Funktion zu: „Sie schwimmen in der umgebenden Blutflüssigkeit und bieten der Luft eine große Berührungsfläche mit derselben dar und damit dem Tiere die Möglichkeit, den Sauerstoff der Luft in ausgiebigster Art und Weise aufzunehmen und zu verwerten.“

Bei den Bibionidenlarven dürfte die Funktion der Tracheenzellen ähnlicher Art sein. Hier werden die im Abdomen befindlichen Tracheenzellen von einem starken Blutstrom umspült, und das auf diese Weise arteriell gewordene Blut wird durch das Herz den vorderen Segmenten der Larve zugeführt. Ganz ähnliche Verhältnisse sind bei den Tipulidenlarven vorhanden. Auch hier befinden sich die Capillarenbündel in einem starken Blutstrom, der ebenfalls, nachdem er die Capillaren passiert hat, im Abdomen in das Herz eintritt, um es im vorderen Segment zu verlassen.

Es leuchtet ohne weiteres ein, daß durch eine Auflösung der bei *Gastrus* und *Bibio* dicht verpackten Capillaren die Verhältnisse für die Atmung günstiger werden.

Erwähnen möchte ich noch, daß die Tracheenlunge auch im

Puppenstadium der Tipuliden noch vorhanden ist. Sie befindet sich im Abdomen der Puppe, bleibt aber nur einige Zeit erhalten. Die Rückbildung der Capillaren tritt schon nach einigen Tagen ein. Die ganze Puppenruhe dauert meist ca. 12 Tage; aber nach 5 Tagen waren die Capillaren schon zum größten Teil geschwunden, und nach 9 Tagen waren von der Tracheenlunge nur noch die Ansatzstellen an der Trachee zu sehen.

Über Blutcirculation vgl. S. 151.

Die Kiemen. Die Kiemen sind bei den einzelnen Larvenformen in Zahl und Ausbildung stark verschieden. Keine Kiemen besitzen die Larven von *Tipula paludosa*, *Tipula hortensis*, *Ctenophora flavicornis* und *Gnophomya pilipes*. Bei den anderen Larven sind die Kiemen in der Zahl 4, 6 oder 8 vorhanden. Die Larven von *Poecilostola punctata*, *Limnophila fuscipennis* und *Limn. discicollis* besitzen je 4 solcher Analschläuche. Während aber die der beiden ersteren wenig ausgebildet sind, erreichen sie bei *Limn. discicollis* eine beträchtliche Länge. Die Larve von *Tipula lateralis* besitzt im 1. Entwicklungsstadium 4 Kiemen, und zwar sitzen links und rechts vom After je zwei einzelne Schläuche. Im späteren Stadium sind 6 Kiemen vorhanden, die dadurch entstanden sind, daß von den anfänglichen 4 Kiemen zwei tief gespalten sind, und zwar je eine links und rechts vom After. Eine solche sechszählige Kieme finden wir auch bei der Larve von *Tipula gigantea*. Wenn alle 4 Kiemen tief gespalten sind, so entsteht die achtzählige Kieme, die bei *Tipula varipennis* vorhanden ist. Am auffälligsten erschienen mir die Verhältnisse bei *Gnophomya pilipes*, die, obwohl sie im Wasser zu atmen vermag, keine solchen Organe besitzt. Wir finden auf der ventralen Seite anstelle der Blutkiemen nur eine wulstartige Verdickung, die an ähnlicher Stelle auch noch bei den Larven von *Tipula paludosa*, *Tipula hortensis* und *Ctenophora flavicornis* vorhanden sind und die meiner Ansicht nach als Rudimente der Kiemen aufzufassen sind.

Tracheenmuskeln und Funktion der Tracheenlunge. Nachdem wir den anatomischen Bau der für die Respiration in Betracht kommenden Organe kennen gelernt haben, wenden wir uns zu der Frage, wie die Funktion der Tracheenlunge zu denken ist. Die Fig. 30, Taf. 4 stellt uns einen Schnitt durch die linke Hälfte des Abdomens der Larve von *Tipula lateralis* dar; links von der Filzkammer setzen die paarigen Tracheenmuskeln an, während am Integument rechts vom Stigma die Körpermuskulatur zu sehen ist.

Wie ich schon S. 140 ausführte, ist der Tracheenmuskel schon

im 1. Entwicklungsstadium der Larve vorhanden und bleibt in starker Ausbildung auch während der älteren Entwicklungsstadien erhalten.

Wir haben also hier die interessante Tatsache, daß Muskeln direkt auf Tracheen einwirken. Schon GRABER (1873) beschreibt am Femur der Grille eine Einrichtung, bei der neben den sogenannten Respirationsmuskeln, deren Kontraktion nur mittelbar nämlich durch Volumenverringering der gesamten Leibeshöhle auf die Tracheen einwirkt, es einen Muskel gibt, der auf die Trachee besonders einwirken soll. Dieser Muskel, den GRABER Tracheenmuskel nennt, setzt aber nicht direkt an die Trachee an, sondern an einer Suspensoriummembran, in der sich die Trachee befindet. Meiner Ansicht nach kann die Einwirkung dieses Muskels auf die Trachee nur von untergeordneter Bedeutung sein, denn durch Kontraktion des Muskels würde die Trachee nur zur Seite gezogen und nicht in ihrer Form verändert.

Daß wir Tracheenmuskeln bei den Tipulidenlarven haben, scheint durch das Vorhandensein der Tracheenlunge bedingt. Wie aus der Fig. 30. Taf. 4 leicht ersichtlich ist, wird bei Kontraktion des oder der Tracheenmuskeln eine Volumenveränderung der Filzkammer hervorgerufen, wobei ich die Frage offen lassen muß, ob mit der Kontraktion eine Volumenvergrößerung oder -verkleinerung der Filzkammer erfolgt. Die durch die Tracheenmuskeln bedingte Volumenveränderung wirkt auch auf das Stigma ein, das infolge der verschiedenen Druckverhältnisse entweder geöffnet oder geschlossen wird. Bei einer Volumenverkleinerung der Filzkammer legen sich die Ränder des Stigmenspalts fest aneinander, das Stigma ist geschlossen, die in der Filzkammer befindliche Luft wird in die Capillaren und das übrige Tracheensystem gepreßt. Tritt nun eine Volumenvergrößerung ein, so übt die Filzkammer eine saugende Wirkung auf die Umgebung aus. Die Luft wird aus den Capillaren zurückströmen, und durch den Überdruck von außen wird das Stigma geöffnet, so daß der Gasaustausch stattfinden kann. Wenn nun wieder eine Volumenverkleinerung eintritt, so wird das Stigma geschlossen, und die sauerstoffreiche Luft wird in das Capillarensystem gepreßt usw. Wir sehen also, daß durch die Tätigkeit des Tracheenmuskels der Gasaustausch geregelt werden kann, was für die Tracheenlunge von großer Bedeutung ist. Leider ist es nicht möglich, den Vorgang in allen Einzelheiten zu übersehen. Form und Elastizität der Filzkammer und des Tracheensystems sind Faktoren, die sich nicht genügend feststellen lassen.

Physiologische Versuche.

Wir haben oben gesehen, daß alle Tipuliden-Larven offene Stigmen besitzen, also alle Luftatmer sind oder sein können. Ferner finden wir bei ihnen zum Teil Kiemen, die auf eine Atmung im Wasser schließen lassen. In bezug auf Tracheenlunge und Kieme zeigen sie zum Teil große Unterschiede, und ich will nun an der Hand von einigen Experimenten untersuchen, in welchem Verhältnis die verschiedene Ausbildung dieser Organe zur Atmung und Lebensweise der Larven steht. Ich teile die Larven in drei Gruppen ein:

I. Larven nur mit Tracheenlungen (*Tip. paludosa*, *Tip. hortensis*, *Ctenophora flavicornis*, *Gnophomya pilipes*).

II. Larven mit Tracheenlungen und mit Kiemen (*Tip. varipennis*, *Tip. gigantea*, *Tip. lateralis*, *Poecilostola punctata*, *Limn. discicollis*).

III. Larven mit rudimentären Tracheenlungen, aber mit ausgebildeten Kiemen (*Limnophila fuscipennis*).

1. Versuch: 2 ältere Larven von *Ctenophora flavicornis*, 2 *Tip. hortensis* (älteres Stadium), 2 *Tip. paludosa* (älteres Stadium), 2 *Tip. paludosa* (I. Entwicklungsstadium) und 4 Larven von *Gnophomya pilipes* (älteres Stadium) wurden in ein Gefäß mit Wasser gebracht und durch übergestülpte Drahtgaze daran verhindert, an die Oberfläche zu kommen. Das Wasser wurde stark durchlüftet. Nach 24 Stunden lebten sämtliche Larven noch. Nach 48 Stunden waren die von *Ctenophora flav.*, *Tip. hortensis* und *Tip. paludosa* (älteres Stadium) tot, während die anderen Larven noch lebten. Genauer ließ sich der Zeitpunkt des Absterbens der ersteren Larven nicht feststellen, da die Bewegungen bereits längere Zeit vor dem Tode aufhören, bewegungslose und scheinbar tote Larven aber event. wieder erwachen, wenn sie an die Luft gebracht werden. In diesem Falle trat eine Rückkehr zum Leben nicht ein. Die Larven von *Gnophomya pilipes* und *Tip. paludosa* (I. Stadium) lebten noch nach 8 Tagen, als ich den Versuch abbrach.

2. Versuch: 7 Larven von *Tip. gigantea*, 6 von *Tip. lateralis*, 4 von *Poecilostola punctata*, 4 von *Limn. fusc.* und 2 von *Limn. discic.* brachte ich ebenfalls in ein Gefäß mit stark durchlüftetem Wasser. Sämtliche Larven, die auch hier nicht an die Oberfläche gelangen konnten, lebten nach 3 Wochen noch, worauf ich den Versuch abbrach.

3. Versuch: 4 Larven von *Tip. gigantea*, je 3 von *Tip. varipennis* und *Tip. lateralis*, 5 *Limn. fusc.*-Larven und 4 *Poecilostola punct.*-Larven wurden in ein Gefäß mit gewöhnlichem Leitungswasser gebracht. Nach 24 Stunden lebten alle Larven noch, nach 36 Stunden waren

die Larven *Tip. varipennis* und 1 *Tip. lateralis* tot, während die beiden anderen Larven der letzteren Art erst innerhalb der nächsten 12 Stunden starben. Die übrigen Larven lebten noch sämtlich. Nach 3 Tagen befanden sich die Larven von *Tip. gigantea* tot auf dem Boden des Gefäßes. Die *Limn. fuscipennis*-Larven starben nach 4 Tagen, während die *Poecilostola*-Larven noch nach 10 Tagen lebten, worauf ich den Versuch abbrach.

Die Versuche beweisen eine auffällige Verschiedenheit in der Fähigkeit, den Sauerstoff dem umgebenden Wasser zu entnehmen. Die mit Kiemen versehenen Larven vermögen alle dauernd in durchlüftetem Wasser zu leben, die ohne Kiemen gehen nach längerer oder kürzerer Zeit zugrunde. Eine Ausnahme von der letzteren Regel macht das I. Stadium von *Tip. paludosa*, die, obwohl sie keine Kiemen besitzt, es dauernd in durchlüftetem Wasser aushält. Die Tatsache dürfte kaum überraschen, da wir auch sonst bei jugendlichen Larven, auch wenn diese keine spezifischen Kiemen besitzen, die Fähigkeit finden, in Wasser zu leben (vgl. HAGEMANN, p. 381).

In abgekochtem Wasser, das ich nach dem Verfahren von DEIBEL (p. 135) sauerstofffrei machte, starben die Larven aller 3 Gruppen innerhalb eines Tages. In Schwefelwasserstoff vermochten Larven von *Ctenophora* 3 Stunden zu leben, sie waren hernach scheinbar tot, bewegten sich trotz Antastens nicht, erholten sich aber trotzdem, nachdem sie einige Zeit an der Luft gelegen hatten, wieder, während einige Cerambycidenlarven, die ich zum Vergleich gleichzeitig mit eingesetzt hatte, schon nach einigen Minuten tot waren. Beim nächsten Versuch benutzte ich Wasserstoff, den ich von unten in einen Glasballon leitete. Dieser hatte einen doppelt durchbohrten Korken, so daß das Gas durch das eine Loch eingeleitet wurde und durch das andere mittels einer Glaskapillare ausströmen konnte. Das ausströmende Gas zündete ich an und stellte so fest, daß in dem Glasballon fortwährend reiner Wasserstoff vorhanden war. Die Larven von *Tip. gigantea* waren in dem Wasserstoff nach 3 Stunden scheinbar tot, erholten sich aber wieder, nachdem sie an die Luft gebracht wurden.

Die Ausbildung der Tracheenlunge ist ohne Einfluß auf die Aufnahme von gelöstem Sauerstoff, wie auch kaum anders zu erwarten war. Sicher spielt neben der Kiemenatmung die Stigmenatmung die Hauptrolle, was ich einmal durch die biologischen Beobachtungen in der Natur und ferner durch die unten beschriebenen Versuche feststellen konnte. Auch bei den Larven von *Limn. fuscipennis*,

bei der wir mit Rücksicht auf die Lebensweise vielleicht annehmen könnten, daß die Stigmenatmung keine oder nur eine untergeordnete Rolle spielt, sehen wir, daß sie in der Gefangenschaft häufig in typischer Weise mit dem Hinterende an der Oberfläche des Wassers hängen.

Ca. 100 Larven von *Tip. gigantea* wurden in ein großes zur Hälfte mit Wasser angefülltes Aquarium gebracht. In dem Gefäß befand sich ferner eine Sandschicht, die in Form einer schiefen Ebene vom Boden des Aquariums bis zur Wasseroberfläche reichte. Nach einigen Minuten bewegten sich die Larven auf dem Grunde des Gefäßes nach dem einfallenden Lichte zu, um dann erst die schiefe Ebene emporzukriechen. Nach einer halben Stunde hatten die ersten Larven ihre Wanderung beendet, und nach 2 Stunden hingen alle Larven mit dem Abdomen an der Wasseroberfläche. Der Versuch macht es wahrscheinlich, daß die Larven bei ihren Wanderungen sowohl vom Licht wie auch von der Schwerkraft beeinflußt werden.

Nach der Lebensweise könnte man annehmen, daß einzelne Formen, wie z. B. *Tip. gigantea* und *Tip. varipennis*, die unter Laub und Moos leben, sich nur nach dem Licht orientieren, daß aber bei andern Formen, die im Schlamm leben, wie z. B. bei den Larven von *Tip. lateralis*, von *Poecilostola punctata* etc., ein solches Lichtempfinden nicht genügt. Um mir über diesen Punkt Klarheit zu verschaffen, habe ich folgende Versuche angestellt. Einige Larven von *Tip. gigantea* und *Tip. lateralis* wurden in einen hohen Glaszylinder, der mit Moos angefüllt war und außerdem abgestandenes Wasser enthielt, gebracht. Durch ein übergestülptes Blechgefäß wurde der Glaszylinder bis auf einen unteren schmalen Ring vollständig verdunkelt. Die Larven sammelten sich anfangs an der Lichtgrenze, wanderten dann aber nach der Oberfläche des Glaszylinders. Auch in vollständig verdunkelten Gefäßen sammelten sich die Larven unter ähnlichen Verhältnissen stets an der Oberfläche des Wassers an. Aus diesen Versuchen geht hervor, daß die Larven bei Atemnot sich zunächst dem Lichte zuwenden. Daß sie aber immer der Wasseroberfläche zustreben, wenn die Lichtwirkung ausgeschaltet ist, läßt darauf schließen, daß die Larven irgendwelche Organe (statische Organe) besitzen, die es ihnen ermöglichen, den Weg nach oben zu finden. Ich habe die Larven auf solche Organe hin untersucht, es war mir aber bisher nicht möglich, solche nachzuweisen.

Zusammenfassung.

So gering auch die Zahl der untersuchten Formen verglichen mit der ungeheuren Artenzahl der Tipuliden ist, so will ich doch versuchen, sie der Übersicht halber in eine Tabelle einzureihen, die ich auf Grund der verschiedenen Ausbildung der abdominalen sternförmigen Strahlen und der Zahl der Kiemen aufstelle.

- | | | |
|---|-------------------------------|---|
| 1. Das Hinterende besteht aus 6 ziemlich gleich langen Strahlen, von denen die beiden ventralen je eine typische Sinnesborste tragen | | 2 |
| Es besteht aus 5 Strahlen | | 3 |
| Es besteht aus 4 Strahlen | | 4 |
| Es besteht aus 2 Strahlen | | 5 |
| 2. Larven mit 6 Kiemen | <i>Tipula gigantea</i> | |
| | <i>Tipula lateralis</i> | |
| Larven mit 8 Kiemen | <i>Tipula varipennis</i> | |
| Larven ohne Kiemen | <i>Tipula paludosa</i> | |
| | <i>Tipula hortensis</i> | |
| 3. Alle 5 Strahlen gleich lang, Larve ohne Kiemen und ohne typische Sinnesborste | <i>Gnophomya pilipes</i> | |
| 4. a) alle 4 Strahlen gleichlang, die ventralen besitzen je eine typische Sinnesborste, auf der dorsalen Seite befindet sich als Rudiment eines 5. Fortsatzes ein Haarbüschel, Larve mit 4 Kiemen | <i>Poecilostola punctata</i> | |
| b) 2 Strahlen lang, 2 kurz (keine typische Sinnesborste), Larve mit 4 Kiemen | <i>Limmophila discicollis</i> | |
| 5. Die 2 Strahlen wenig hervortretend (mit typischer Sinnesborste) | <i>Otenophora flavicornis</i> | |
| Die 2 Strahlen stark verlängert (ohne typische Sinnesborste) | <i>Limmophila fuscipennis</i> | |

Das Stigma der Tipuliden-Larven, dessen Mittelstück bisher von allen Autoren als eine undurchlässige Platte beschrieben ist, zeigt einen wohl ausgebildeten Stigmenspalt, der im I. Entwicklungsstadium als einfacher Schlitz vorhanden ist und der auch in den späteren Stadien mehr oder weniger modifiziert noch in Funktion bleibt. Der Stigmenring ist nicht, wie bisher meist behauptet wurde, durchlöchert, sondern er wird von einer zusammenhängenden Membran gebildet, an die sich von unten Rippen legen, die Gebilden

der Filzkammer entsprechen. Die letzteren sind nicht Borsten, sondern Chitinrippen, die durch Faltung von Membranen entstanden sind. Die Membranen zwischen den Rippen sind (stets?) geschwunden. Die Filzkammer ist eine erweiterte Trachee; die Trachee reicht also bis zum Stigma. Ein Stigmenvorraum ist nur im I. Entwicklungsstadium vorhanden. An die Trachee resp. Filzkammer setzen Tracheenmuskeln an, die für die Funktion der Tracheenlunge eine Rolle spielen. Die Capillarenbündel der Tracheenlunge sind als homologe Gebilde der Tracheenzellen, wie wir sie bei Gastriden und Bibioniden-Larven gefunden haben, aufzufassen. Bei sehr vielen Tipuliden-Larven finden sich Kiemen, die es ihnen ermöglichen, in sauerstoffreichem Wasser zu leben.

Zum Schlusse sei es mir vergönnt, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Geheimen Regierungsrat Prof. Dr. G. W. MÜLLER meinen herzlichsten Dank für die vielen Ratschläge und Unterstützung bei Abfassung der Arbeit auszusprechen. Dank schulde ich ferner dem Assistenten Herrn Dr. W. BAUNACKE für die mannigfach gegebenen Anregungen.

Literaturverzeichnis.

- 1a. BELING, TH., Beleuchtung einiger Arten aus der Familie der Tipuliden, in: Wien. entomol. Ztg., Jg. 1884.
- 1b. —, Zur Naturgesch. verschied. Arten a. d. Fam. der Tipuliden, in: Verh. zool.-bot. Ges. Wien, Jg. 1873, 1878, 1886.
2. BERLESE, ANTONIO, Gli Insetti, loro organizzazioni, sviluppo, abitudini e rapporti coll' uomo, Milano 1909.
3. BOUCHÉ, Naturgeschichte der Insekten, Berlin 1834.
4. BROWN, JAMES, Some points in the anatomy of the larva of *Tipula maxima*. A contribution to our knowledge of the respiration and circulation in Insects, in: Trans. Linn. Soc. London (2), Vol. 11, p. 125—137, 1909.
5. DEIBEL, J., Beiträge zur Kenntnis von *Donacia* und *Macrolea* unter besonderer Berücksichtigung der Atmung, in: Zool. Jahrb., Vol. 31, Anat. 1910, auch Diss. Greifswald 1910.
6. DOGS, W., Metamorphose der Respirationsorgane bei *Nepa cinerea*, in: Mitt. nat. Ver. Neuvorpommern-Rügen, Jg. 40, auch Diss. Greifswald 1908.
7. ENDERLEIN, G., Die Respirationsorgane der Gastriden, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math. nat. Kl., Vol. 108, Abt. 1, p. 235—308.
8. FUCHS, FRANZ, Ueber einige neue forstschädli. Tipulidenarten, in: Forstwiss. Ctrbl., Jg. 22, p. 134—138.
9. DE GEER, Histoire des Insectes. „Sur la Respiration des Insectes“, Vol. 2, P. 1, Stockholm 1771.
10. GRABER, V., Ueber eine Art fibrilloiden Bindegewebes der Insektenhaut und seine lokale Bedeutung als Tracheensuspensorium, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 10, 1873.

- 11 GRÜNBERG, K., Diptera, Zweiflügler, in: BRAUER, Süßwasserfauna Deutschlands, Jena 1910.
12. HAGEMANN, J., Beiträge zur Kenntnis von *Corixa*, in: Zool. Jahrb., Vol. 30, Anat., 1910, auch Diss. Greifswald 1910.
13. HART, C. A., On the entomology of the Illinois River and adjacent waters, in: Bull. Illinois State Lab. nat. Hist., Vol. 4, 1892 bis 1897.
14. KEILIN, D., Recherches sur les Diptères du genre *Trichocera*, in: Bull. sc. France Belgique (7), Vol. 44, p. 172—190, 1912.
15. KRANCHER, OSKAR, Der Bau der Stigmen bei Insekten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 35, 1880, auch Diss. Leipzig 1881.
16. MAMMEN, HEINO, Ueber die Morphologie der Heteropteren- und Homopterenstigmen, in: Zool. Jahrb., Vol. 34, Anat., 1912, auch Diss. Greifswald 1912.
17. MARNO, Die Typen der Dipterenlarven als Stützen des neuen Dipteren-systems, in: Verh. zool.-bot. Ges. Wien 1869.
- 18a. DE MEIJERE, J., Ueber zusammengesetzte Stigmen bei Dipterenlarven, in: Tijdschr. Entomol., Vol. 38, 1895, p. 65—100.
- 18b. —, Ueber die Prothoracalstigmen der Dipterenpuppen, in: Zool. Jahrb., Vol. 15, Anat., 1902.
19. MIK, JOSEPH, Metamorphose von *Tipula rufina*, in: Wien. entomol. Ztg., 1882, p. 35.
20. MÜGGENBURG, FR. H., Larve und Puppe von *Cylindrotoma glabrata*, in: Arch. Naturgesch., Jg. 67, Beiheft, 1901.
21. MÜLLER, G. W., Der Enddarm einiger Insektenlarven als Bewegungsorgan, in: Zool. Jahrb., Suppl. 15, Bd. 3, 1912.
22. PALMÉN, J. A., Zur Morphologie des Tracheensystems, Helsingfors 1877.
23. RÉAUMUR, Histoire des Insectes, Paris 1750, T. 5.
24. SCHINER, J. R., Fauna Austriaca (Diptera), Wien 1862, 1864.
25. VIALLANES, H., Sur l'appareil respiratoire et circulatoire de quelques larves de Diptères, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 90, p. 1180 bis 1182.
26. VANNAY, C., Contribution à l'étude des larves et des metamorphoses des Dipteres, in: Ann. Univ. Lyon (2), Vol. 1, Fasc. 9, p. 178 ff.
27. WEISMANN, AUG., Die nachembryonale Entwicklung der Musciden etc., in: Z. wiss. Zool., Vol. 14, 1864.
28. WESTHOFF, FRIEDR., Ueber den Bau des Hypopygiums der Gattung *Tipula*, nebst einem syst. Verz. aller bisher in der Prov. Westfalen aufgefundenen Arten aus der Fam. d. Tipuliden, in: Wien. entomol. Ztschr., 1882.

29. WEYENBERGH, HEINR. J., Nederland'sche Diptera in metamorphose en levenswize, in: Tijdschr. Entomol. uitgeven door de Nederlandsch entomol. Ver. ('s Graveshage, 8 vo), Vol. 12 (2. Ser., Vol. 4), 1869, Vol. 13 (2. Ser., Vol. 5), 1870; Vol. 16 (2. Ser., Vol. 8), 1873.
 30. WIELOWIEJSKI, Ueber das Blutgewebe der Insekten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 43, 1886.
-

Erklärung der Abbildungen.

<i>a. m</i> äußere Lamelle der eigentlichen Stigmenmembran	<i>o. r</i> oberer Rand des Stigmenspalts
<i>c</i> Körpercuticula	<i>pm</i> Plasmamembran
<i>cap</i> Capillare	<i>r. f</i> radiäre Falten
<i>cb</i> Capillarenbündel	<i>sb</i> typische Sinnesborste
<i>ch</i> Filzkammergebilde	<i>sm</i> Stigmenmittelstück
<i>em</i> eigentliche Stigmenmembran	<i>sp</i> Stigmenspalt
<i>f. r</i> feine Chitinrippen zwischen den Stützrippen	<i>sr</i> Stigmenring
<i>fw</i> Filzkammerwand	<i>st</i> Stigma
<i>hy</i> Hypodermiszelle	<i>str</i> Stützrippen
<i>i. m</i> innere Lamelle der eigentlichen Stigmenmembran	<i>stv</i> Stigmenvorraum
<i>k</i> Kieme	<i>tr</i> Trachee
<i>km</i> Körpermuskulatur	<i>trm</i> Tracheenmuskel
<i>n</i> Kern	<i>um</i> untere Stigmenmembran
	<i>u. r</i> unterer Rand des Stigmenspalts
	<i>x</i> Grenze zwischen Stigmenvorraum und Trachee

Alle Figuren sind mit dem ABBÉ'schen Zeichenapparat gezeichnet.

Tafel 3.

Fig. 1. *Tipula varipennis*. Ventraler Fortsatz des hinteren Körperendes der Larve. 25 : 1.

Fig. 2. *Tipula paludosa* (I. Entwicklungsstadium). Stigma (total). 575 : 1.

Fig. 3. *T. paludosa* (I. Entwicklungsstadium). Schnitt durch das Stigma und die Tracheenlunge. 575 : 1.

Fig. 4. *Tipula lateralis* (ältere Larve). Stigma (total). Der Rand des Stigmenspalts der oberen Membran ist ausgezogen, der der unteren Membran ist punktiert. 115 : 1.

Fig. 5. *T. lateralis*. Stigma durchtrennt, so daß die Ränder des Stigmenspalts voneinander entfernt sind. 115 : 1.

Fig. 6. *T. lateralis*. Stigmenring bei hoher Einstellung. 700 : 1.

Fig. 7. *Tipula lateralis*. Stigmenring bei mittlerer Einstellung. 700 : 1.

Fig. 8. *T. lateralis*. Stigmenring bei tiefer Einstellung. 700 : 1.

Fig. 9. *Ctenophora flavicornis*. Schnitt durch den Stigmenring senkrecht zu den radiären Falten. 700 : 1.

Fig. 10. *C. flavicornis*. Schnitt durch den Stigmenring in der Richtung der radiären Falten. 700 : 1.

Fig. 11. *Gnophomya pilipes*. Schnitt durch die Filzkammergebilde. 1150 : 1.

Fig. 12. *Tipula paludosa*. I. Stadium kurz vor der Häutung. Schnitt durch die Anlage des Stigmas: st_1 altes Stigma. tr_1 alte Trachee. 1150 : 1.

Fig. 13. *T. paludosa*. I. Stadium kurz vor der Häutung. Schnitt durch neu angelegte Filzgebilde. 1150 : 1.

Fig. 14. *T. paludosa*. Querschnitt durch ein Capillarenbündel in der Nähe der Ansatzstelle an der Filzkammer. 1150 : 1.

Fig. 15. *T. paludosa*. Querschnitt durch ein Capillarenbündel in der Nähe der Auflösung in die einzelnen Capillaren. 1150 : 1.

Fig. 16. *T. paludosa*. I. Stadium kurz vor der Häutung. Schnitt durch neu angelegte Filzgebilde. l Höcker in der Plasmamembran. ps Plasmaschlingen. 1150 : 1.

Fig. 17. *Poecilostola punctata*. Eine reichverzweigte Borste der Körperbedeckung. 400 : 1.

Fig. 18. *Gnophomya pilipes*. Die 3 letzten Segmente in seitlicher Ansicht (Lupenvergrößerung).

Tafel 4.

Fig. 19. *Tipula paludosa*. Längsschnitt durch ein Capillarenbündel. 780 : 1.

Fig. 20. *Tipula lateralis*. Dorsalansicht eines Segments der Larve.

Fig. 21. *Gnophomya pilipes*. Capillarenbündel (nach einem mit Osmiumsäure konservierten Präparat). 400 : 1.

Fig. 22. *Tipula paludosa*. I. Stadium. Tracheenlungencapillare mit Kern (nach einem Osmiumsäurepräparat). 1150 : 1.

Fig. 23. *Bibio* sp. Tracheenzelle (nach einem mit Osmiumsäure behandelten Präparat). 400 : 1.

Fig. 24. *Poecilostola punctata*. Längsschnitt durch das Stigma. 210 : 1.

Fig. 25. *Limmophila fuscipennis*. Stigma (total) in seitlicher Ansicht. 400 : 1.

Fig. 26. *L. fuscipennis*. Querschnitt durch das Stigma. 400 : 1.

Fig. 27. *L. discicollis*. Längsschnitt durch das Stigma. 400 : 1.

Fig. 28. *Gnophomya pilipes*. Längsschnitt durch das Stigma. 115 : 1.

Fig. 29. *Poecilostola punctata*. Längsschnitt durch die Filzkammer. Die Chitinspiralen (*sp*) der Trachee sind ausgezogen, während die Filzgebilde schwächer gezeichnet sind. 575 : 1.

Fig. 30. *Tipula lateralis*. Längsschnitt durch die linke Hälfte des Abdomens der Larve. 75 : 1.

Fig. 31. *T. lateralis*. Die 3 letzten Segmente der Larve in dorsaler Ansicht (Lupenvergrößerung).

Fig. 32. *T. hortensis*. Längsschnitt durch den Kern der Capillaren in gewöhnlichem Zustand (n_1 schraffiert) und kurz vor der Häutung (n_2 punktiert).

Fig. 33. *Poecilostola punctata*. Drüse (total). 210 : 1.

Fig. 34. *L. discicollis*. Larve (total) in Dorsalansicht (Lupenvergrößerung).

