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

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Über den Polymorphismus bei den Larven von Miastor metraloas.

Von

Fritz Springer.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Greifswald.)

Mit Tafel 1–2.

Inhaltsverzeichnis.

1. Einleitung.
   Geschichte.
2. Material, Vorkommen.
3. Technik.
4. Leben der Larven in der Natur.
5. Zuchtversuche.
   Taktische Reaktion. — Einwirkung des Lichtes. — Feuchtigkeit. — Trockenheit. — Wanderer.
6. Ergebnisse der Zuchten.
7. Erklärung der Vorgänge im Freien.
8. Unterschiede der einzelnen Larvenformen.
   a) Typisch pädogenetische Larve.
      Anatomie: Mundwerkzeuge. — Darm. — Peritrophische Membran. — Hautmuskelschlauch. — Bewegung. — Nervensystem. — Fettkörper.
      Veränderungen der pädogenetischen Larve.
   b) Puppenmütter.
   c) Puppenlarven.
      Kennzeichen. — Darm. — Augen. — Hypodermis. — Brustgräte.
   d) Wanderer.

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

9. Rückblick.
   Die Unterschiede der einzelnen Larvenformen.
   Die Entstehung der verschiedenen Larvenformen.
   Die Bedeutung der Larvenformen.
   a) Die typisch-pädogenetische Larve.
   b) Die Wanderer.
   c) Die Puppenlarve.
   Die Entstehung der pädogenetischen Fortpflanzung.
   Vergleich mit Axolotl.

1. Einleitung.

Geschichte.

Am 12. August 1861 fand der Prof. der Zoologie Nikolas Wagner ganz zufällig in der Umgebung von Kasan unter der Rinde einer abgestorbenen Ulme eine Gruppe von weißlichen Würmchen, Insectenlarven, von denen jede mit anderen Larven angefüllt war. Der Entdecker war fest überzeugt, daß er es mit einem Falle von Parasitismus zu tun hatte, und in dieser Überzeugung machte er sich an das Studium der Tiere. Hierdurch gelangte er aber zu einer ganz anderen Einsicht. Er fand, daß die dem Larvenkörper innewohnenden Embryonen und jungen Larven zu dem sie beherbergenden Tiere direkt gehörten, daß es sich um eine Art Fortpflanzung im Larvenstadium handelte. Die dem Ei entschlüpfte Larve erzeugt in ihrem Innern eine Anzahl Tochterlarven, die hier heranwachsen, aus der Mutter ausschlüpfen und nun diesen Prozeß von vorne beginnen. Das geht durch den Herbst, Winter und Frühling so weiter, bis sich eine Generation verpuppt und aus den Puppen Imagines beider Geschlechter ausschlüpfen, die nun zu einer Copulation schreiten können. Das Weibchen des Insects, für das Wagner die Zugehörigkeit zu den Diptera erkannte, legt wenige große Eier, aus denen Larven ausschlüpfen, die den eigenartigen Fortpflanzungsprozeß von neuem aufnehmen. Die Art der Fortpflanzung liegt aber nach Wagner's Untersuchungen vollständig im unklaren, er hielt sie für ungeschlechtlich. Ovarien hatte er nicht gesehen und glaubte deshalb an eine innere Knospung von unmittelbar aus dem Dotter entstandenen Keimen, die aus dem Fettkörper der Mutterlarve hervorgehen sollten. Da die Fettkörper nicht eigentlich Geschlechtsorgane genannt werden können, so glaubte er diesen Fall der Fortpflanzung nicht als Parthenogenese bezeichnen zu dürfen. Über die Ursachen, die zur Bildung von Puppen führen, hat er noch keine bestimmten Vor-

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

stellungen gewonnen: „Wahrscheinlich hat diese Fortpflanzung der Larven keine Grenzen, wenn nicht endlich die Larven die zu ihrer Verpuppung nötigen Bedingungen finden." Über die Bedingungen selbst sagt er nichts.

Im November desselben Jahres schickte Wagner einen Bericht und Präparate an Prof. C. Th. v. Siebold, den damaligen Herausgeber der Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, zur Veröffentlichung. Allein die Präparate gelangten zertrümmert in die Hände Siebold's, und trotz eifrigen Nachforschens konnte dieser keine den Larven Wagner's ähnliche Tiere in der Umgebung Münchens finden. So kam es, daß sich Siebold der sehr unwahrscheinlich klingenden Ausführung Wagner's gegenüber skeptisch verhielt, sie nicht zu veröffentlichen wagte, sondern auf weitere Nachrichten wartete. Da keine Antwort von Siebold eintraf, entschloß sich Wagner, seine ganze Arbeit in der Zeitschrift der Kasanschen Universität zu veröffentlichen; er hielt seine Sendung entweder für verloren gegangen oder glaubte, die Gewissenhaftigkeit seiner Untersuchung sei bei dem deutschen Forscher in Verdacht gekommen. Diese Vermutung wurde ihm bestätigt durch den Italiener Prof. de Filippi, der gelegentlich einer Forschungsreise nach Persien durch Kasan kam. Filippi nahm hier eine Nachprüfung der Wagner'schen Präparate vor und konnte, nach Turin zurückgekehrt, Siebold die Richtigkeit der Beobachtungen bezeugen. Nun entschloß sich Siebold (im Herbst 1863) zur Veröffentlichung der Wagner'schen Abhandlung (Wagner, 1863). Von ihm stammt die Bemerkung, daß er, den Abbildungen nach zu urteilen, die Larve für eine Cecidomyide halten müsse.

Das Mißtrauen, das Siebold empfunden hatte, wurde den Wagner'schen Beobachtungen auch von seiten der Petersburger Gelehrtenwelt entgegengebracht. Schon im Oktober 1862 hatte Wagner einen Separatabdruck seiner Arbeit der Petersburger Akademie vorgelegt und war, obgleich sein Kollege Owsjannikoff als Augenzeuge für die Entdeckung eintrat, nur auf Widerspruch gestoßen. Ein besonderer Gegner erwuchs ihm in dem Akademiker Brandt, auch K. E. v. Baer verhielt sich ablehnend. Doch letzterer überzeugte sich bald darauf persönlich von der Richtigkeit der Wagner'schen Beobachtung, er kam selbst nach Kasan, sah die infizierten Baumstämme und stellte die gleichen Beobachtungen an. In einer Schrift (1865) bestätigt er die Entdeckung Wagner's und tritt für ihre Anerkennung ein. Auf seinen Vorschlag wurde für diese Art der

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

Fortpflanzung der Name Pädogenesis eingeführt. Hauptsächlich durch sein Eintreten wurde bewirkt, daß die Wagner'sche Schrift von der Petersburger Akademie mit einem Preise ausgezeichnet wurde.

Inzwischen waren sowohl aus dem Norden wie aus Deutschland selbst neue Bestätigungen von der Existenz einer pädogenetisch sich fortpflanzenden Fliegenlarve gekommen, doch bevor ich auf sie eingehe, muß ich eine zweite in der Zeitschrift für wiss. Zoologie erschienene Abhandlung Wagner's erwähnen. Es war dies eine Antwort, die Wagner im Oktober 1864 auf verschiedene Fragen Siebold's an diesen sandte, sie enthält einige neue Punkte über die Lebensgeschichte der viviparen Gallmücken. Siebold hatte bereits Exemplare von Larven und Imagines durch Meinert erhalten, auch waren die Pagenstecher'schen Resultate bekannt, so konnte er jener Abhandlung einen Zusatz über die Systematik der Fliege hinzufügen.

Die eine der soeben erwähnten Bestätigungen kam aus Dänemark. Hier hatte im Juni 1864 der Student Lund auf den Anhöhen von Huulsö bei Frederiksdal unter der Rinde eines Buchenstumpfes große Mengen von Cecidomyiden-Larven gefunden, die Tochterlarven hervorbrachten. Er sandte sie Fr. Meinert nach Kopenhagen, der sie dann selbst am Fundorte aufsuchte und die Identität mit den Wagner'schen Larven feststellte. Es gelang ihm, die Imagines zu züchten, und er beschrieb sie in einer Arbeit in der Naturhistorisk Tidsskrift, deren Separatabdruck er (nebst Larven und Imagines) Siebold zur Veröffentlichung zusandte. Meinert schließt sich der Auffassung Wagner's über die Bildung der Embryonen an, auch er hat keine Ovarien gefunden. Das Entstehen der Brut aus dem Fettkörper erklärt und rechtfertigt er damit, „daß dieser bei den Insecten ursprünglich nichts anderes ist als eine mehr oder weniger angesammelte Menge jener Zellen, aus welcher überhaupt der Leib der Brut aufgebaut wird. Es ist dies gleichsam der übriggebliebene und unverbrauchte Rest jenes Bildungskörpers, welcher bei diesen Larven, anstatt wie gewöhnlich zu vergrößern und aufzuspeichern, um zur Entwicklung der Nymphen und vollkommenen Insecten zu dienen, zur Entwicklung von neuen larvenförmigen Individuen verwendet wird." Er stellte ein neues Genus, *Miastor*, auf und nannte die Fliege: *Miastor metraloas*.

Siebold war noch mit der Übersetzung der Meinert'schen Arbeit beschäftigt, als ihm eine Abhandlung des Prof. Pagenstecher aus Heidelberg zuging. Dieser hatte die „große und freudige Über-

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

raschung" erlebt, daß ihm der gleiche sonderbare Vorgang der pädogenetischen Fortpflanzung einer Cecidomyiden-Larve vor Augen gebracht wurde, freilich unter ganz anderen Umständen. An die Heidelberger Universität waren eine Menge Runkelrüben-Preßrückstände aus einer Zuckerfabrik zur Prüfung übersandt worden. In den Rückständen hielt sich eine reiche Fauna niederer Tiere und Insectenlarven auf, von denen besonders die Anguilluliden einer eingehenden Untersuchung unterworfen wurden. Hierbei geriet dem Forscher eine mit Brut gefüllte Dipterenlarve unter das Mikroskop, die wohl Ähnlichkeit mit der Wagner'schen Form, doch auch wieder Unterschiede zeigte, so vor allem eine weit größere Durchsichtigkeit. Diese Eigenschaft der Larve verhalf Pagenstecher zu einer Reihe von Berichtigungen über das Wesen der Pädogenese. Zu einem Glauben an die Entstehung der Brut aus dem Fettkörper konnte er sich nicht entschließen, er sah vielmehr in den jungen Keimen richtig die Eier und nahm dadurch dem Vorgange schon viel des Befremdenden. Leider hinderte ihn am weiteren Forschen die geringe Zahl der Larven, die ihm überdies bald eingingen; doch war er der festen Überzeugung, daß es noch gelingen würde, bei diesen Tieren Keimstöcke zu finden. Sie wurden auch wirklich noch in demselben Jahre von zwei anderen Zoologen, Ganin und Leuckart, beobachtet.

M. Ganin, Prosektor an der Universität zu Charkow, fand im Winter 1864 eine ebenfalls durchsichtige Form der Larve unter ganz eigenartigen Verhältnissen, deren Schilderung ich ihm selbst überlassen möchte. „An einer schwach erleuchteten und immer nassen Stelle eines Hauses (unter dem Waschgefäss) verfaulte in der Diele das Bret, und es entstand eine ziemlich grosse Öffnung, wohin man beständig jeden Kehricht hinein fegte, so dass während etlicher Jahre in dieser Grube sich ein Boden bildete, sehr reich an faulenden organischen Substanzen. Hier fand ich die Larve. Es ist schwer, eine annähernd genaue Beschreibung von diesem Boden zu geben, daher werde ich hier nur das wichtigste und für die Larve nothwendigste Material nennen, worin sie ihre Nahrung und Zuflucht findet. Zur Verbindung dieser faulenden Masse von organischen Theilen dienen hauptsächlich erdige Substanzen mit kleinen Quantitäten von Sand; von organischen Theilen finden sich Samen von Helianthus annuus, unter denen einige unbeschädigt sind, und sich in der Periode der Keimung befinden, andere zerdrückt und in halb verfaultem Zustande; Samen von Curcurbita citrillus, C. pepo; die

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

Schale von den Nüssen der Corylus avellana; Stückchen von ganz verfaultem Holze, von dickem Papier, mit Kleister verklebt; Theile von Spielkarten, Papyrusstümmel mit Watte und Tabak etc." In all diesen Substanzen lebten die Larven in großer Zahl und pflanzten sich reichlich fort.

Die Untersuchungen Ganin's ergaben, daß sich die jungen Larven aus Eiern bilden, die aus einem Eierstocke hervorgehen; der Fettkörper hat mit der direkten Entwicklung nichts zu tun. Auch findet er im Prozesse der Eibildung sowie der Entwicklung des Embryos Ähnlichkeiten mit denen anderer Dipteren. In der morphologischen Deutung der von ihm aufgefundenen Organe sind ihm freilich noch Irrtümer untergelaufen.

Anfang 1865 wurde die Pagenstecher'sche Larvenform von Leuckart in Gießen unter der Rinde eines halb abgestorbenen pilzkranken Apfelbaumes gefunden. Auch ihm gelang es, wie Ganin, im 11. Segment der Larve rundliche Ballen festzustellen, aus denen die Fortpflanzungskörper hervorgingen. Seine Untersuchungen über die embryonale Entwicklung übertreffen alle vorangegangenen und sind von grundlegender Bedeutung für die folgenden. Er sah, daß die einzelnen Keimballen eines Keimstockes genau die Verhältnisse eines Keimfaches (Follikels) aus den Eiröhren anderer Insecten wiederholten. Den Keimstock faßt er als eine Eiröhre auf, deren Keimfächer lose nebeneinander stehen. In jedem Keimfach unterscheidet er ein äußeres Follikelepithel und eine innere Zelle, das spätere Ei mit den Dotterbildungszellen. Obgleich er den Keimstock, für den er den Namen Pseudovum vorschlägt, für ein Analogon der Geschlechtsdrüse hält, glaubt er doch nicht, die Fortpflanzung als Parthenogenese bezeichnen zu dürfen, sondern hält sie für ungeschlechtlich und begründet diese Auffassung dadurch, daß hier das Ei, oder vielmehr der ungeschlechtliche Fortpflanzungskörper, nicht einmal die Möglichkeit einer Befruchtung hat. Nach ihm handelt es sich um einen Generationswechsel, der sich dem der Aphiden eng anschließt. Wichtig für die folgende Untersuchung ist eine Stelle aus seiner Schrift (in: Arch. Naturg., Jg. 31, Bd. 1, p. 300), nach der er vermutet, daß es äußere Verhältnisse sind, die die Entwicklung der Larven zu pädogenetischen oder Geschlechtstieren bestimmen: „Allem Anscheine nach sind auch die Larven der geschlechtsreifen Cecidomyien bei der ersten Anlage der Genitalien von den früheren Zuständen der viviparen Larven so wenig verschieden, daß man vermuthen sollte, es möchte das Schicksal der

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

eben genannten Organe und damit auch das der zugehörigen Thiere hier, ebenso wie bei den Aphiden, durch gewisse äußere Verhältnisse (Ernährung usw.) abhängen, ob die Larve zu einem Geschlechtsthiere oder zu einem viviparen Individuum sich entwickle."

Mit Arbeit überlastet, übergab Leuckart die weitere Untersuchung der Larve seinem Schüler E. Metschnikoff, der sie auch in vielen Punkten mit Erfolg weiter geführt hat. Metschnikoff hält an der Auffassung Leuckart's von einer ungeschlechtlichen Fortpflanzung fest und führt daher auch die Bezeichnung Pseudovum weiter. Doch ist es sein Verdienst, die ersten Stadien der pädogenetischen Entwicklung genau beobachtet und beschrieben zu haben. So weist er nach, daß die im Innern des Eies sich bildenden ersten Kerne an die Oberfläche verlagert werden und es so zur Bildung des Blastoderms kommt. Mit diesem Nachweise wendet er sich gegen die damals herrschende Theorie Weismann's über die Blastodermbildung.

Einen in anderer Hinsicht ebenso eigenartigen Wohnort der *Miastor*-Larve, wie ihn Ganin gefunden hatte, entdeckte R. Schneider im Jahre 1886. Er fand das Tier tief im Schachte der Kohlenbergwerke des Plauenschen Grundes bei Dresden, wo es zu einer Pilzbewohnerin geworden war. Die Schachtwände waren dicht mit degenerierten Mycelien von Hymenomyceten (Rhizomorpha subterranea) bedeckt, die von den stark zirkulierenden Grundwässern beständig bespült und durchtränkt wurden. In und auf diesen Rhizomorphen herrschte ein sehr reichhaltiges tierisches Leben. Unter den vielen Tieren, von denen 50 Species genannt werden, befand sich neben 2 anderen Dipterenlarven eine Cecidomyidenlarve, deren Imago von Karsch als *Miastor subterraneus* beschrieben wurde.

Die embryologische Untersuchung der Larve wurde auf Chun's Anregung von Walther Kahle 1905 wieder aufgenommen. Dieser fand in der Umgebung von Grimma und Leipzig viele Fundorte, die stark besetzte Larvenkolonien von *Miastor metraloas* im faulenden Holze von Baumstümpfen verschiedener Art, so der Eiche, Buche, Birke, Ulme, Hainbuche und Fichte, enthielten. Kahle's Untersuchungen erstreckten sich fast nur auf die embryonale Entwicklung der einen von ihm gefundenen Larvenart, die mit *Miastor metraloas* identisch ist. Diese Untersuchungen sind so ausführlich und durch die Befunde des Amerikaners R. W. Hegener vollständig bestätigt worden, daß sich eine Nachprüfung erübrigt. Wegen der Resultate

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

verweise ich auf Kahle's Arbeit. Die biologischen Beobachtungen treten in dieser Arbeit sehr zurück; es sind kurz folgende. Die Entwicklungsweise bringt es mit sich, daß die *Miastor*-Larven in meist stark besetzten Kolonien beieinander leben, die oft nach hunderten und tausenden von Individuen zählen. Hier sind Tiere der verschiedensten Größe und des verschiedensten Alters zu einzelnen Nestern zusammengeschart, von den großen und träge daliegenden Mutterlarven an bis zu den jungen fast ständig kriechenden und bohrenden Tochterindividuen. Ein ziemliches Maß von Nässe gehört zu den Lebensbedingungen. Das Licht fliehen sie. Äußerst widerstandsfähig zeigen sie sich sowohl gegen natürliche Einflüsse, so können sie mehrere Tage lang ohne Nahrung oder im Wasser, sogar in der Sonne liegen, ohne ihre Lebenskraft zu verlieren. Die Kälte kann ihnen nicht viel anhaben; auch gegen die bei der Fixierung angewandten Chemikalien zeigen sie sich sehr widerstandsfähig. Die Pädogenese wird nur im Winter eingestellt, dauert sonst das ganze Jahr hindurch an. Die letzte pädogenetische Generation bildet keine neue Brut, sondern die Larven gewinnen Imaginalscheiben, werden zu Puppen und Imagines. Es werden sowohl männliche wie weibliche gebildet. Kahle erhielt beide aus einer Zucht am 1. Juni. Der Autor hält es für wahrscheinlich, daß in den einzelnen Kolonien nicht jedes Jahr Imagines gebildet werden, sondern vielleicht ein Zwischenraum von 2 bis mehr Jahren zwischen Metamorphosen liegt. Über die Ursache der Metamorphose macht er keine Angaben.

Kahle's Untersuchungen der embryonalen Entwicklung der *Miastor*-Larven fanden ihre wichtige Ergänzung durch die biologischen Beobachtungen von G. W. Müller. Müller fand im Oktober 1911 in der Umgebung Greifswalds unter der Rinde von Birkenstümpfen zahlreiche pädogenetische *Miastor*-Larven. Von diesen legte er im Greifswalder Institut Zuchten an, indem ein Stück Holz mit der dazu gehörigen Rinde von Stamm abgesägt und durch Umwickeln mit Bindfaden in der ursprünglichen Lage erhalten wurde. Die Stammteile wurden dann in ein Glasgefäß gebracht. Ein Anfang Januar 1912 angelegter derartiger Versuch ergab am 5. April, an einer Stelle, wo sich die Borke vom Holze infolge des Eintrocknens abgehoben hatte, einen Haufen von mehreren tausend starrer, aber nicht geschrumpfter Larven. Die Maße derselben betrugen 2,9—3,2/0,48—0,57 mm, also ungefähr die gleichen wie die in freier Natur vorkommenden Mutterlarven. Aber statt der 6—25

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

Tochterindividuen, die sonst die Mutterlarven enthielten, trugen diese nur 2 Larven in ihrem Innern. Die Gewebe der Mütter waren meist völlig geschwunden. Durch Befeuchten des Haufens wurden die Lebensfunktionen wieder aufgenommen, und schon nach 3 Tagen war eine große Zahl der Tochterindividuen ausgeschlüpft. Diese jungen Larven maßen 1,9 × 0,3 mm, waren also größer als sonst junge pädogenetische Tiere sind (1,4 × 0,2 mm). Sie unterschieden sich von den letztgenannten auffällig dadurch, daß die beiden Pigmentbecher der Augen weit auseinander gerückt waren, daß ihnen die lebhafte Beweglichkeit abging und sie nicht zu fressen versuchten. Müller gab ihnen die Bezeichnung „Puppenlarven". Unter diesen Puppenlarven befanden sich kleinere (1,4 × 0,2 mm), die den jungen in normalen Zuchten sich findenden pädogenetischen Larven gleichen, sich lebhaft bewegten und einander genäherte oder verschmolzene Pigmentbecher besaßen. Wahrscheinlich stammten diese von Larven ab, die sich unter anderen Existenzbedingungen (Mitte des Haufens) befanden. Vermutlich hat es sich hier um Wanderer (s. unten) gehandelt. Nach weiteren 4 Tagen zeigten die Puppenlarven Imaginalanlagen, und in den nächsten 6 Tagen hatten sie sich fast alle verpuppt. Am 25. April begannen die Fliegen auszuschlüpfen, und am 1. Mai hatte sich die Umwandlung in Imagines fast vollständig vollzogen. Die kleinen lebhaften Larven verwandelten sich nicht, sie fraßen, zu charakteristischen Gruppen vereinigt, im Holze bohrend. Trotz des sehr langsamen Wachstums begannen sie 1—2 Tochterlarven zu bilden.

Müller gelang es im Institut 4mal die Larven zu einer Zeit zum Verpuppen zu bringen, während welcher draußen nichts von Puppen und Puppenlarven zu sehen war. Es war also die Annahme unabweisbar, daß diesen Vorgang die veränderten Existenzbedingungen bewirkt hatten. Den Reiz, der zur Verpuppung führte, vermutete er nun in der Einwirkung des Lichtes. Die Bedeutung dieser Reaktion sieht er darin, daß nur diejenigen Imagines ins Freie gelangen können, um sich hier zu begatten, die in der Nähe des Randes des Baumstumpfes oder eines Risses in der Rinde zum Ausschlüpfen gelangen, wohin das Licht eindringen kann. Es spricht ferner für die Vermutung die Tatsache, daß die Imagines stark positiv heliotropisch sind und Vermögen und Neigung haben, sich durch enge Spalten hindurchzudrängen. Auch wird das Vorhandensein von wohl entwickelten Augen der viele Generationen hindurch im Dunkeln lebenden Larven durch diese Annahme erklärlich. Ob

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

eine Larve zur Puppenlarve oder pädogenetischen Larve sich entwickelt, wird wahrscheinlich schon sehr früh im Mutterleibe bestimmt, da sich die erstgenannten in viel geringerer Anzahl (1—2 statt 6—25) in der Mutter entwickeln. Puppenlarven bleiben verhältnismäßig klein, da eine Nahrungsaufnahme nach der Geburt bei ihnen nicht mehr vorkommt; eine pädogenetische Fortpflanzung ist bei ihnen nie beobachtet worden. Nicht klar zu entscheiden war die Frage, ob im mütterlichen Ovar bei Bildung von Puppenlarven von vornherein nur 1—2 Eier sich entwickelten oder ob nach einer anfangs umfassenderen Eientwicklung ein Teil der Eier und Embryonen später zurückgebildet wurde. Die meisten Fälle schienen die erste Annahme zu bestätigen, doch konnte auch ein Fall für die zweite angeführt werden. Zur Produktion von Puppenlarven gingen bereits Larven von sehr geringer Größe über (1,4 bis 2,3 mm), aus deren Tochterindividuen entstanden dann auffallend kleine Puppen von 1,4 (statt 2,1) mm Länge.

2. Material. Vorkommen.

Anfang August 1912 beauftragte mich Herr Geheimrat Müller, den Ursachen weiter nachzuforschen, die zur Bildung der pädogenetischen Larve einerseits und zu den Puppenlarven andererseits führen. Zu diesem Zwecke legte ich mir zu verschiedenen Zeiten und unter verschiedenen Verhältnissen Zuchten an, die ich mit den Kolonien in freier Natur vergleichen konnte. So erhielt ich ein deutliches Bild von den Beeinflussungen der Larven durch die äußeren Zustände. Diese Untersuchungen stellte ich nur an der „undurchsichtigen" Larvenform an, die auch Wagner, Meinert, Kahle und Müller für ihre Beobachtungen verwandten, weil mir nur diese in großer Menge zur Verfügung stand. Sie ist nach ihren Imagines unzweifelhaft durch Herrn Prof. Rübsaamen als *Miastor metraloas* festgestellt worden.

Das Material war in der Umgebung Greifswalds reichlich vorhanden. Meinen Bedarf deckte ich vor allem an drei Stellen: dem Guester Moor bei Kl.-Schönwalde, am Sölkensee im Potthagener Walde und im Hanshagener Forste. An allen drei Orten kamen die Larven nur unter der Rinde von Birkenstümpfen vor, die schon einige Jahre als Stumpf gestanden haben mußten, denn der Bast war in Zersetzung begriffen. Doch war das Holz noch fest und die Rinde dicht anliegend. In dem Baste, also zwischen Borke und

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

Holz, befanden sich die Kolonien. Für die beiden ersten Stellen gilt weiter das Gemeinsame, daß die Stämme in unmittelbarer Nähe von kleineren Seen standen, der Boden also stets reichlich feucht war. Wenn auch bei dem dritten Fundorte im Hanshagener Walde die unmittelbare Nähe eines offenen Wassers fehlte, so war der Boden doch auch hier nie trocken. An ganz jungen Stümpfen mit noch weißen Baste und an älteren, die schon morsch oder gar dem Zerfallen nahe waren, fand ich die Larven nicht. Wohl aber kam es vor, wenn auch selten, daß in den Stämmen, die den soeben erwähnten Bedingungen genügten, neben *Miastor*-Kolonien solche anderer größerer Insecten, wie Ameisen, gefunden wurden.

Die Birke scheint in der hiesigen Gegend von den Larven bevorzugt zu werden. Ferner fanden sich *Miastor*-Larven in der Umgebung Greifswalds unter der Rinde von Walnuß; diese zeichneten sich durch Durchsichtigkeit aus. Weiter wurden sie unter der Rinde eines pilzkranken Apfelbaumes und eines Buchenstammes getroffen; in diesen beiden Fällen handelt es sich um ziemlich vereinzeltes Vorkommen, so daß Zuchtversuche resultatlos verliefen. Sicher handelt es sich bei der durchsichtigen Form um eine andere Art (vgl. Kahle), aber auch die anderen Funde dürften zu anderen Arten gehören. Dagegen werden ein Fund an einem Erlenstumpf bei Greifswald und zahlreiche Funde unter Eichenrinde in Thüringen zu *Miastor metraloas* zu rechnen sein.

Die Beschaffenheit der Stümpfe war in allen Fällen die gleiche, der Bast muß in langsamer Zersetzung begriffen sein; meist wird der Stumpf noch von Moos oder Rasen umhüllt.

3. Technik.

Die von den Fundplätzen mit in das Institut genommenen Larven wurden dort in Aquarienbecken untergebracht, deren Boden zu unterst eine Schicht von Kies und darüber Erde oder Sand enthielt. Auf diese Unterlage wurden die zusammengehörigen Holz-Borkestücke (vgl. S. 64) gelegt, die, je nachdem die zwischen ihnen befindlichen Larvenkolonien Licht empfangen sollten, mehr oder weniger dicht aufeinander gebunden waren. Diese Anordnung empfahl sich als die beste, die Kolonien gediehen hierin gut und wurden fast gar nicht vom Schimmel heimgesucht. Boden und Holzteile konnten stets auf einem gleichen Feuchtigkeitsgrade gehalten werden. Ältere Anlagen, in denen als Unterlage Fließpapier oder Moos verwendet

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

war, sowie solche, bei denen die Stammteile teilweise in Erde steckten und von Gras und Moos umhüllt waren, neigten sehr zur Schimmelbildung, die dem Fortbestehen der Kolonien nachteilig waren und oft ihr Eingehen veranlaßten. Auch Blumentöpfe, deren Boden mit Erde belegt war und in denen Moos oder Gras die Holzteile umgab, ließen trotz des Abflußloches Schimmel aufkommen, da die Durchlüftung ungenügend war. Ohne jede Feuchtigkeit haltende Unterlage in Gefäßen aufgehobene Stammteile trockneten zu leicht aus. Für Dunkelversuche verwandte ich kleinere Aquarienbecken oder Glaszylinder, die in der zuerst beschriebenen Weise hergerichtet waren und in denen die Holzstücke dicht miteinander verbunden standen oder lagen. Hier wurden auch Stammteile verwandt, bei denen die Rinde überhaupt nicht abgelöst war. Die Vorrichtungen wurden in mit schwarzem Papier und Lack überzogene Kasten gestellt. Je nachdem ich die Gefäße in geheizten oder kalten Räumen aufstellte, sie übermäßig feucht, normal oder trocken hielt, konnte ich mir verschiedene Lebensbedingungen für die Zuchten herstellen oder sie mitten im Entwicklungsgange abändern. Für die täglichen Beobachtungen hielt ich verschiedene Larvenkolonien in mittelgroßen doppelten Glasschalen, ohne jeden Untergrund, in denen sich die Tiere bei täglichem Nachsehen auch gut hielten.

Bei der anatomischen Untersuchung der Larven stieß ich auf dieselben Schwierigkeiten, die auch Kahle empfunden hatte: die gewöhnlichen Tötungs- und Fixierungsmittel, wie Alkohol, Pikrinsäure, Pikrinessigsäure usw., vermochten infolge der äußerst großen Widerstandsfähigkeit der Cuticula diese nicht schnell genug zu durchdringen, und die Tiere quälten sich in den Flüssigkeiten stundenlang ab. In den so getöteten Larven waren die Organe und deren Lage völlig verzerrt und zur Untersuchung nicht brauchbar. Formol wirkte zwar etwas besser, doch gab ich auch dieses Mittel sehr bald auf, da das Wässern sehr langwierig war und die Organe nach solcher Behandlung nur schlecht und ungleichmäßig Farben annahmen. Da die Kahle'sche Methode in erster Linie die Erlangung guter Schnittpräparate bezweckte, auf die es in dieser Arbeit fast gar nicht ankam, so war ich von vornherein bestrebt, mir ein anderes, bequemes, für Totalpräparate geeignetes Mittel zu verschaffen. Ich fand es in dem Fixierungsmittel, das Leeuwen hauptsächlich für Larven angegeben hat. Es hat folgende Zusammenstellung:

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

Pikrinsäure	1 % in Alkoh. absol.	12 Teile
Chloroform		2
Formol	40 %	2

Dieser vorrätig gehaltenen Flüssigkeit wird vor dem Gebrauch ein Teil Eisessig zugesetzt.

Die Maden starben in dieser Flüssigkeit sehr bald, ohne durch Verzerrung Form und Lage der Organe verändert zu haben. Ich ließ die Tiere mindestens 24 Stunden darin liegen und bewahrte sie dann in 96 % Alkohol auf, der anfangs mehrmals gewechselt werden mußte. Die verschiedenen (Formen) Arten der Larven und die Beute der einzelnen Sammeltage hob ich stets gesondert in kurzen, einseitig geschlossenen Glasröhrchen auf, in das ein Zettelchen mit kurzer Angabe über Fundplatz, Datum, Art usw. mit hineinkam und außerdem eine Nummer, die auf eine ausführliche Beschreibung in einem Sonderverzeichnis hinwies.

Die undurchlässige Chitinhülle erschwerte auch die weitere Verarbeitung der Larven; Farbstoffe drangen nicht in das unverletzte Tier ein. Es war deshalb notwendig, die Haut teilweise zu zerstören, was durch Präparation mit Nadeln geschah. Anfangs benutzte ich hierbei die binokulare Lupe, fand dann aber das bildumkehrende Prisma, das auf das Mikroskop aufgesetzt wird, noch besser für diese Zwecke geeignet. Wollte ich ein Totalpräparat haben, so riß ich mit der feinen Nadel die Haut an den ersten und letzten Segmenten auf oder öffnete die Seite mit der harpunenförmigen Nadel. Das Eindringen der Farbstoffe mußte bisweilen durch gelinden Druck mit der Nadel unterstützt werden. Kam es auf einzelne Organe an, so zerlegte ich denselben entsprechend die Larve durch Querschnitte mit der Harpunennadel in mehrere Teile, damit die Flüssigkeit leichter an die gewünschten Stellen dringen konnte. Gefärbt habe ich hauptsächlich mit Alaunkarmin, Bleu de Lyon und Boraxkarmin, später fast nur noch das letztgenannte benutzt, da es die besten Bilder gab. Ich ließ die Objekte meist 24 Stunden in der kalten Flüssigkeit, kleine, wenig geöffnete Larven sogar 48 Stunden. Differenziert habe ich dann in saurem Alkohol je nach der Zeit des Färbens, oft bis 24 Stunden. In der erwärmten Flüssigkeit geschah die Durchfärbung bedeutend schneller, und in kochendem Boraxkarmin gelang es sogar des öfteren unverletzte Larven zu färben. Auch die Differenzierungsflüssigkeit habe ich dann warm angewandt. Die Aufhellung der Objekte geschah in der üblichen Weise durch Xylol oder Kreosot.

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

Sehr gute Präparate einzelner Organe habe ich durch das Zerzupfen lebenden oder frisch abgetöteten Materials erlangt. Die in einer Fixierungsflüssigkeit (Alkohol, Leeuwen'sche Lösung usw.) liegenden Larven wurden an beiden Enden mit spitzen Nadeln gepackt und auseinander gerissen. Geschah dies unvorsichtig und wurde nur eine Stelle der Haut zerrissen, so quollen an dieser Stelle die ganzen Organe als unförmlicher und unbrauchbarer Klumpen heraus. Nach einiger Übung gelang es aber bald, den Darm mit seinen Anhangsorganen und die Speicheldrüsen, die Fettlappen mit den Ovarien und das Gehirn mit der Ganglienkette herauszuziehen. Die Färbung dieser frei liegenden Organe war dann leicht und bequem. Wegen der Kleinheit der Objekte nahm ich das Zerzupfen, Fixieren, Färben usw. gleich auf dem für das fertige Präparat bestimmten Objektträger vor; von dem Fixieren an geschah oft die weitere Behandlung unter dem Deckglase. Auf die Weise verlor ich selten wichtige Teile des Organismus, was bei der Übertragung aus den einzelnen Glasschälchen unvermeidlich gewesen wäre. Auch diese Präparation geschah unter dem Umkehrprisma oder der einfachen 10fach vergrößernden Lupe.

4. Leben der Larven in der Natur.

Die Schilderung des Entwicklungslaufes der Larven von *Miastor metraloas* im Freien möchte ich mit dem Zustande der Kolonien gegen Ende August und Anfang September beginnen. In dieser Zeit sind sie an den Fundorten reichlich vorhanden. Jeder geeignete Baumstumpf zeigt sich stark mit Larvenansammlungen besetzt, die den Raum zwischen Rinde und Holz ausfüllen. Die einzelnen Kolonien erstrecken sich in senkrechter Richtung nicht selten bis zu 7 oder 9 cm Länge, während sie in der horizontalen ungefähr 4 cm messen. Solche Kolonien sind an einem Stamme stets mehrere vorhanden, eine besondere Himmelsrichtung wird nicht bevorzugt. Zwischen diesen mehr oder weniger scharf umgrenzten Ansammlungen liegen Individuen zahlreich in den Zwischenräumen zu kleineren Gruppen zerstreut. Die Larven zeigen sich in pädogenetischer Fortpflanzung. In ihrer Größe bieten sie die mannigfachsten Abstufungen dar. Die ältesten liegen wie prall gefüllte zylindrische Säckchen starr und bewegungslos da, ihre Maße betragen 2,67 × 0,37 bis 4,9 × 0,6 mm. Es sind „Mutterlarven", die reichlich (8—30) zum Ausschlüpfen reife „Tochterlarven" in sich bergen. Jüngere Mutterlarven, von

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

der Größe von 2,5 × 0,33 bis 2,8 × 0,36 mm, bewegen sich langsam und träge weiter. Die Tochterindividuen in einer Mutter sind stets gleich alt, doch da Mutterlarven verschiedenster Größe und Alters vorhanden sind, so kann man alle Entwicklungsstadien erhalten. Bei anderen in pädogenetischer Fortpflanzung begriffenen Larven ist mit der Entwicklung erst vor kurzem begonnen, sie sind kleiner als die vorhergenannten: 1,59 × 0,14 bis 1,8 × 0,25 mm. Alle bisher erwähnten Larven sind durch die auffallend entwickelten Fettlappen oder Fettropfen, die in die Hypodermis eingelagert sind, weiß gefärbt und undurchsichtig. Im Gegensatz zu ihnen sind die jungen vor kurzem ausgeschlüpften Larven durchsichtig, lassen zum mindesten die einzelnen Organe erkennen, da bei diesen die Fettlappen zu einzelnen Abteilungen gesondert und schärfer begrenzt sind und deshalb einen geringeren Raum im Körper einnehmen. Ihre Maße betragen 1,28 × 0,14 bis 1,37 × 0,16 mm; die Eier lassen noch keine beginnende Entwicklung erkennen. In der Mitte der Kolonien, wo mehrere Schichten von Tieren übereinander gehäuft sind, bewegt sich alles regellos durcheinander, wobei sich die jungen Mutterlarven und vor allem die jungen, vor kurzem ausgeschlüpften, pädogenetischen Larven durch große Lebhaftigkeit auszeichnen, während die älteren Mutterlarven träge weiterkriechen oder ganz unbeweglich daliegen. Am Rande der Kolonien und an deren Berührungsstellen mit dem Holz und der Borke liegen hauptsächlich die jüngeren Stadien und zwar in ganz bestimmter Anordnung.

Die Larven sind zu Gruppen vereinigt. Entweder liegen die Tiere radiär angeordnet und berühren mit den dicht beieinander befindlichen Köpfen eine möglichst kleine Stelle des Holzes, oder die Larven liegen dicht aneinander geschmiegt parallel neben oder hintereinander. Um zu verstehen, daß diese Anordnung für die Tiere eine große biologische Bedeutung hat, müssen wir kurz auf die Art der Ernährung eingehen. Der Darm der Tiere enthält stets eine braune Flüssigkeit ohne feste Holzpartikelchen. Der Mund zeigt keine beweglichen Mundwerkzeuge, sondern ist hauptsächlich zum Saugen eingerichtet. Die Nahrung kann also nur in flüssiger Form aufgenommen werden, das Holz wird vor der Aufnahme gelöst und zwar in dem Secret der wohl entwickelten Speicheldrüsen, andere Organe kommen dafür nicht in Frage. Aus ihnen fließt ein Secret auf das Holz, das ein holzlösendes Ferment enthalten muß. Durch die oben beschriebene Anordnung wird bewirkt, daß der von dem einen Individuum abgesonderte Speichel auch den andern Indi-

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

viduen zugute kommt. Jedes Tier ist von der Speichelflüssigkeit, resp. dem gelösten Holz, völlig überzogen, und ebenso das Holz unter ihnen. Durch diese Aneinanderlagerung und die damit zusammenhängende Bedeckung einer größeren Holzmenge mit Speichel geht mehr Holz in Lösung, und die Ernährungsverhältnisse sind dadurch besser, als wenn die Tiere vereinzelt für sich wären. Nach Entfernung der Larven zeigen sich auf dem Holze (Borke), dort wo die Körper aufliegen, mehr oder weniger tiefe Rillen, die durch die Zersetzung durch den Speichel entstanden sind. Eine Beobachtung Pagenstecher's mag hier angefügt werden. Der Autor fand „die etwas starren Larven eingebettet in einer Art kleiner Höhlen in den Runkelrüben-Rückständen. Oft einige nebeneinander in demselben Klümpchen des Stoffes". Durch das Benetzen der pflanzlichen Substanz mit Speichel und die dadurch bewirkte Auflösung des Bastes und Holzes beginnt die Verdauung schon außerhalb des Körpers. Das Tier liegt gewissermaßen in einer Ernährungsflüssigkeit.

Den September hindurch geschieht in den Kolonien draußen keine Veränderung. Die pädogenetische Vermehrung geht weiter vor sich, und die Larvenansammlungen nehmen an Umfang zu. Mitte Oktober ist die Vermehrung auf ihrem Höhepunkte angelangt. Die Kolonien, die sich an den Birkenstümpfen in der Höhe des Erdbodens oder tiefer befinden, bergen ungeheuere Mengen von Larven. Beim Lösen der Rinde hat man den Eindruck, als ob das Holz von schwammartigen Pilzwucherungen überzogen sei; es sind viele tausende von Larven, die in größerer Tiefe fast den ganzen Umfang des Stumpfes einnehmen. Die Tiere liegen in dicken Ballen zu 10—20 Individuen übereinander. Auch die einzelnen Larven haben an Größe gegen früher zugenommen, junge pädogenetische Tiere messen kaum unter 1,78 × 0,16 mm, der Durchschnitt 2,6 × 1,75 mm und die größten 2,8 × 0,196 mm. Sie zeichnen sich durch Durchsichtigkeit aus, die die Organe gut erkennen läßt. Die undurchsichtigen Mutterlarven schwanken in der Größe von 3,36 × 0,28 bis 4,9 × 0,56 mm (Durchschnitt 3,9 × 0,43 mm) und sind fast immer entsprechend der Größe mit jungen Embryonen bis zu reifen Tochterlarven gefüllt.

Eine eigentümliche Art der Fortbewegung kann man leicht beobachten, wenn man einen wirren Knäuel von Larven vor sich hat, wie er jetzt in der Natur vorkommt oder sich in gut angelegten Kulturen bald bildet. Es ist dies ein Fortschnellen, das die lebhaften jungen Larven anwenden, wenn ihnen die Lage nicht zu-

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

sagt. Die Bewegung geschieht folgendermaßen: die ersten und letzten Segmente werden nach einer Seite eingebogen, so daß das Tier die Form eines Halbmondes annimmt. Durch eine plötzliche ruckweise Drehung um seine Längsachse bewirkt nun die Larve ein Empor- und Seitwärtsschleudern des Körpers. Die bei diesem Weiterschnellen zurückgelegte Strecke ist nur gering. Wie erwähnt, kann man diesen Vorgang am häufigsten sehen, wenn man eine größere Ansammlung von Larven beobachtet, wo sie durch die Flüssigkeit, die jedes Individuum umgibt, ziemlich fest aneinander geheftet werden. Die Bewegung wird dann ausgeführt, um sich loszureißen. Das Fortschnellen geschieht ferner, wenn eine Larve allein auf dem Holz oder der Borke liegt oder auf dem Objektträger, wenn das Wasser, von dem sie ursprünglich umgeben wurde, verdunstet ist.

Die reiche Entwicklung der Kolonien erhält sich den Oktober und November hindurch. Mit dem Eintreten des Frostes hört die Vermehrung auf, die Tiere erstarren und liegen regungslos den ganzen Winter hindurch da. In diesen Winterkolonien befinden sich Maden vom jüngsten durchsichtigen Stadium an bis zu einer Länge von ungefähr 3 mm. Aber selbst bei diesen größten Exemplaren liegen keine Embryonen in der Leibeshöhle, dafür sind die fest umschlossenen Fettkörperschläuche sehr reich mit Nahrungsmaterial angefüllt. Werden Kolonien in dieser Zeit in das Zimmer mit genommen, so nehmen sie in der wärmeren Temperatur sehr bald ihre Vermehrungstätigkeit wieder auf. Sobald das Wetter wärmer wird, kommt auch draußen in die Tiere wieder Leben, und Anfang März habe ich schon viele sehr umfangreiche Kolonien in voller Tätigkeit gefunden. Die Larven sind in den verschiedensten Größen vorhanden, alle in pädogenetischer Fortpflanzung. So bleibt es den April und Anfang Mai hindurch. Am 20. Mai 1913 fand ich an den Fundstellen zum ersten Male im Freien Puppenlarven, freilich erst in viel geringerer Anzahl als die pädogenetischen Larven und noch keine gesonderten Gruppen bildend. Aber schon nach 3 Tagen war das Bild der Kolonien draußen allgemein ganz anders geworden. Schon mit dem bloßen Auge unterscheidet man jetzt 2 ganz verschiedene Gruppenbildungen. Die eine befindet sich stets in einiger Tiefe unter Erdbodenhöhe und besteht nur aus Mutterlarven, die mit Tochterlarven erfüllt sind. Langgestreckt liegen sie in den typischen, durch die Fraßrillen bedingten Reihen und bewegen sich kaum. Weit über Erdbodenhöhe befindet sich eine

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

andere Gruppe, die gebildet wird aus dicken Knäueln rundlicher und undurchsichtiger Larven, die sich schon durch den Besitz der Spathula sternalis (vgl. S. 104) als Puppenlarven auswiesen.

Ein großes Rindenstück, das ich von der ganzen Höhe eines Birkenstumpfes abbrach, gab weiteren Aufschluß über die Vorgänge der Puppenbildung. An dem Teile der Rinde, der sich unter Erdbodenhöhe gefunden hatte, liegen ganz in der Anordnung einer weit ausgedehnten pädogenetischen Kolonie dicht aneinander gedrängte leere Häute von langzettlicher Form und Mutterlarvengröße. Sie sind durchsichtig, etwas glänzend und nur noch mit Tracheenresten versehen. Eine Anzahl von ihnen ist bereits in Verwesung übergegangen und kaum noch sichtbar. Über diesen Resten einer Kolonie zeigen einige kriechende mit Brustgräte versehene Larven einen Zug an, der senkrecht nach oben geht, und 10—12 cm darüber befinden sich die dichten Knäuel der Puppenlarven, dem oberen Stumpfende sehr genähert. Wieder nach einigen Tagen (am 1. Juni) finden sich unter der Rinde Puppen von rotbrauner und dunkelbrauner Farbe, auch leere Puppenhäute. Sie liegen entweder dicht am oberen Ende der Stümpfe oder an Rissen in der Rinde. In ihrer Umgebung befinden sich Puppenlarven und leere Häute. Tiefer am Stumpfe, nahe über oder unter der Höhe des Erdbodens, kann man 2 weitere Gruppen von Larven unterscheiden. Die eine Gruppe enthält große, typisch pädogenetische Mutterlarven in verschiedenen Stadien und kleine seit kurzem ausgeschlüpfte Tiere. Die andere Gruppe ist von dieser räumlich getrennt, doch an demselben Stamm befindlich und besteht aus kleinen sehr lebhaften, gelb gefärbten Larven; ich werde sie weiter unten (vgl. „Wanderer" S. 106) ausführlich beschreiben.

Das Ausschlüpfen der Imagines fand ich in den 1. Junitagen (bis Mitte Juni dauernd) ganz allgemein. Die durch die trockene Witterung klaffender gewordenen Borkenstücke sind teilweise mit leeren Puppenhäuten übersät. Bei den dunkelbraunen Puppen kann man häufig das Ausschlüpfen der Imagines beobachten. Die nur aus Puppenlarven bestehenden Kolonien, die sich ziemlich hoch am Stumpfe, jedenfalls über Erdbodenhöhe, befinden, werden gegen Ende Juni immer seltener und verschwinden Anfang Juli ganz. Jetzt kommt es nur noch ganz selten zur Bildung dieser Larven, die dann vereinzelt liegen. Ein Fund vom 4. Juli zeigte bedeutend weniger Kolonien an den Baumstümpfen, und auch die Zahl der Larven war viel geringer als früher. In den in Erdbodenhöhe befindlichen Ansammlungen herrschen junge pädogenetische Larven von der Größe

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

1,540 × 0,14 mm bis 1,988 × 0,19 mm vor. Diese Larven sind zwar durchsichtig, doch nicht so klar wie die Wanderer, auch haben sie keine gelbe, sondern lediglich die durch die Fettmassen bedingte weiße Färbung. Wanderer sind in den Kolonien gar nicht vorhanden. Von den jungen pädogenetischen Tieren gibt es, wie sonst, alle Übergänge in Größe und Undurchsichtigkeit (also Vermehrung der Fettmassen) zu den älteren Larven, bei denen die Entwicklung in den Ovarien schon fortgeschritten ist. Die Maße dieser Individuen, die noch keine Tochterlarven, sondern nur Eier bis mehr oder weniger entwickelte Embryonen enthalten, betragen 2,07 × 0,28 bis 2,35 × 0,42 mm. Von den mit Tochterindividuen erfüllten Muttertieren finden sich nur sehr wenige, die eine geringe Zahl junger Larven beherbergen (die Maße der Mutterlarven 2,7 × 0,3 bis 3,1 × 0,5 mm), und diese tragen keine Anzeichen der Puppenlarve. Weit häufiger sind ältere Mutterlarven, die eine große Anzahl Tochterlarven in sich bergen. Ihre Maße, sowie Zahl und Maße der Tochterindividuen, seien in folgender Übersicht wiedergegeben.

Maße der Mutterlarven	Maße der Tochterlarven	Zahl der Tochterlarven
2,566 × 0,448 mm	1,1 × 0,13 mm	15
2,85 × 0,53	1,371 × 0,12 1,4 × 0,168	27
3,36 × 0,42	1,2 × 0,14	11
3,5 × 0,6	1,36 × 0,13	29
3,56 × 0,56	1,104 × 0,168 0,98 × 0,167	10

Die Tochterlarven sind reif zum Ausschlüpfen sowohl der inneren Organisation wie der Größe nach. Ganz junge pädogenetische Larven von gleichem Aussehen und kaum größer kriechen frei in den Kolonien umher. Die alten Mutterlarven bilden unbewegliche Säcke, dick aufgetrieben und je nach der Lage der Tochterindividuen ausgebuchtet. Andere kriechen schwerfällig umher. Puppenlarven fehlen, wie die Wanderer. Den Juli (1912 und 1913) hindurch findet man die Larven überall in gleich geringer Zahl. Alle Kolonien enthalten rein pädogenetische Formen, von Puppenlarven und Wanderern ist nichts zu sehen. Auch im Anfang August sind die spärlichen Kolonien nur klein. Zusammensetzung und Aussehen bleiben sich gleich. Gegen Ende dieses Monats setzt eine erhöhte Vermehrung ein, die Zahl der Larven nimmt beträchtlich zu, und die Kolonien

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

bedecken größere Strecken der Bastschicht. Bestanden sie bisher nur aus verstreuten kleinen Gruppen, die auf dem Holze verteilt lagen, so bildet sich jetzt eine Larvenschicht über der andern, und durch die dichten Haufen ist von dem Untergrunde nichts mehr zu sehen. Das Aussehen und die weitere Entwicklung der Kolonien schließt sich nun an die Schilderung an, die ich zu Anfang dieses Abschnittes (S. 70) gegeben habe.

Auf eine Erklärung dieser Tatsachen komme ich nach der Besprechung der Zuchtversuche zurück (S. 91).

5. Zuchtversuche.

Nach den Ausführungen von G. W. Müller spielt bei der Entstehung der Puppenlarven das Licht eine wichtige Rolle (vgl. S. 65). So galt es denn, den Einfluß des Lichtes auf die Kolonien durch Versuche festzustellen. Entsprechend dieser Fragestellung wurden Versuche angestellt, die die Beeinflussung durch Dunkelheit, Feuchtigkeit und Wärme darlegen sollten.

Über die Herrichtung der Kulturen habe ich schon in dem Abschnitt „Technik" gesprochen (vgl. S. 67), hier soll nun der Verlauf einiger meiner Züchtungen geschildert werden.

Meine erste Kultur legte ich am 5. Aug. 1912 von dem Larvenmaterial an, das ich an diesem Tage am Kl.-Schönwalder Fundplatze gesammelt hatte. Es war ein Bestand von Mutter- und Tochterlarven der verschiedensten Größe, sie waren, in pädogenetischer Vermehrung begriffen. Die Holz- und Borkestücke, zwischen die die Larven gelegt wurden, paßten schlecht aufeinander, boten daher den Tieren kaum zwei Berührungsflächen zu gleicher Zeit. Da ich die ganze Kultur nur bei der Einrichtung, nachher nicht wieder angefeuchtet hatte, so waren bald die Stammteile außen vollständig trocken. Am 15. August sah ich an Stelle der Kolonie nur noch einige träge Mutterlarven, die nahe daran waren ihre Brut zu entlassen. Alle anderen Tiere waren verschwunden. Am 30. August fand ich nicht eine Larve mehr auf der Holz- und Borkefläche, dafür zeigten aber tiefe, schmale Rillen und Gänge an, daß die Tiere den Weg in das Innere der Baumstücke genommen hatten. Beim Zerbrechen der Stücke wurden denn auch die Larven in einer Tiefe von $^1/_2$—1 cm, je nach der Dicke des Holzes oder der Borke, in denselben gefunden. Die jetzige Umgebung der Larven, also die Mitte der Holzstücke, zeigte immer noch etwas Feuchtigkeit, wäh-

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

rend die Oberfläche vollständig ausgetrocknet war. Ferner waren die Tiere hier in Dunkelheit, da die schmalen Rillen, die in die Tiefe der Borke führten, schon wegen der Lage der Holzstücke kaum Licht eindringen lassen konnten. Die Larven selbst hatten ihren pädogenetischen Charakter beibehalten, waren also im wesentlichen unverändert, nur war die Vermehrung ins Stocken geraten.

Im Anschluß an diesen Versuch möchte ich gleich einen späteren erwähnen, der zu der gleichen Beobachtung Anlaß gab. Am 10. Juli 1913 setzte ich pädogenetische Larven, die ich an diesem Tage von dem Fundorte geholt hatte, auf einem Borkestück ohne jegliche Überdeckung dem Lichte aus. Puppenlarven befanden sich nicht unter dem Material. Am 20. hatte auch hier eine taktische Reaktion alle jugendlichen Larven in die Borke hineingetrieben, ältere Mutterlarven, meist mit einer großen Zahl von Tochterindividuen versehen, lagen noch auf der Oberfläche. Nun war leicht zu beobachten, wie die Tochterindividuen, die den Müttern entschlüpften, nach kurzer Zeit des Umherkriechens auf der Borke den Weg ins Innere nahmen. Ebenfalls auf der Oberfläche der Borke befanden sich einige Larven, die Puppenlarven entwickelten. Sie unterschieden sich schon durch die geringere Größe von den typisch pädogenetischen Mutterlarven. In ihren Ovarien befanden sich neben den vielen unentwickelten und normal großen Eiern 1—2 größere Embryonen, die noch von der gemeinsamen Ovarhaut umgeben waren. Oder neben den zerrissenen, mit entwickelten Eiern erfüllten Ovarien lagen frei in der Leibeshöhle 2—3 (4) Embryonen in fortgeschrittenem Zustande. Am 30. des Monats befanden sich auf dem Borkestück einige Puppenlarven; die in der Tiefe der Borke reichlich vorhandenen Maden waren pädogenetisch.

Die vorerwähnte taktische Reaktion hatte ich stets Gelegenheit zu beobachten, wenn sich junge typisch pädogenetische Larven in einer Umgebung befanden, in der sie nicht gleichzeitig von der Unterlage und dem Deckstücke berührt wurden. Die Larven verschafften sich dann sehr bald die allseitige Berührung des Körpers mit dem umgebenden Medium durch Eindringen in Holz und Borke. Ruhende pädogenetische Mutterlarven, Puppenmütter und Puppenlarven zeigten diese Eigentümlichkeit nicht.

Am 12. Oktober brachte ich von den Fundplätzen Kolonien mit, die jetzt draußen besonders reich an Individuen waren (vgl. S. 72), und legte mir von ihnen eine Kultur in der Weise an, daß das Licht Zutritt zu den Stammstücken hatte. Jedoch lagen die Holzborke-

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

teile dicht aneinander, so daß sie den sich zwischen ihnen bewegenden Larven von oben und unten Berührungsflächen boten. Es handelte sich auch hier nur um pädogenetische Formen. Diese Kultur hielt ich feucht, doch so, daß sich nie Wasser auf dem Boden des Glasgefäßes ansammelte; außerdem stand sie in einem mäßig warmen Raum. Es zeigte sich eine starke Vermehrung des Larvenbestandes, die den Oktober hindurch und Anfang November anhielt, ohne daß eine wesentliche Veränderung in der Beschaffenheit der einzelnen Larven stattgefunden hätte. Auch hier lagen in wirrem Knäuel, wie dies schon vorher beschrieben wurde, die Larven in großer Zahl zwischen Holz und Borke, hauptsächlich an und in dem Baste. In der Mitte des Haufens befanden sich die großen, dicken Maden (3,6 × 0,5 bis 4,5 × 0,69 mm) mit zahlreichen Tochterlarven angefüllt, dazwischen undurchsichtige pädogenetische Larven mittlerer Größe (2,5 × 0,3 bis 3,3 × 0,4 mm) mit allen Übergängen zu den großen Mutterlarven wie zu den durchsichtigen beweglichen jungen Maden (1,68 × 0,2 bis 2,8 × 0,19). Nach dem Rande der Anhäufung zu sowie etwas abseits von ihr lagen große Mutterlarven, deren Haut zwar noch ganz war, aber nur noch einen steif ausgestreckten Sack bildete. Diese Maden waren regungslos, die Mundwerkzeuge außer Tätigkeit, und der Darm, der auch schon bei älteren träge umherkriechenden Mutterlarven außer Funktion war, war hier völlig aufgelöst. Das gleiche Schicksal hatten auch schon alle anderen inneren Organe je nach der Zeit der Ruhe mehr oder weniger erlitten. Außer den Tracheen war bei den meisten nichts mehr vorhanden. Der Fettkörper hatte seine Form längst verloren, er war zum größten Teil aufgelöst und für die Ernährung der jetzt reifen Tochterlarven verwandt worden. Die Maße dieser Mutterlarven betrugen 2,56 × 0,4 bis 4,93 × 0,56 mm, in dem Hautsacke selbst befanden sich mindestens 8 Tochterlarven (1,1 × 0,167 bis 1,4 × 0,168 mm), die die pädogenetische Larvenreihe fortsetzten. In dieser Kolonie konnte ich häufig die schon S. 72 besprochene Fortschnellbewegung beobachten.

Ende November (28.) beobachtete ich in der Kultur verstreut am Rande der Borkestücke einige kleinere Mutterlarven, die vereinzelt unter der großen Menge der eben beschriebenen Mutterlarven lagen. Von diesen unterschieden sie sich außer der geringeren Größe (2,0 × 0,3 bis 2,3 × 0,3 mm) dadurch, daß sie nur 2—5 Tochterlarven enthielten. Im übrigen war die Vermehrung weiter gegangen, die Kolonien angewachsen.

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

Das Schicksal dieser kleinen Mutterlarven konnte ich vorläufig nicht weiter verfolgen; irgendwelche Zustände der Kultur (das Glasgefäß stand während der Zeit in einem dunklen kalten Raume) müssen störend auf ihre Entstehung und Weiterbildung gewirkt haben. Jedenfalls zeigten sie sich während des ganzen Dezembers nur selten.

In den ersten Tagen (5.—10.) des Januar zeigte das massenhafte Auftreten einer neuen Larvenform eine Umwandlung an, und zwar erfolgte diese in den dem Lichte stark ausgesetzten Borkestücken. Es waren dies kleine Maden, die in Bau und Größe den jungen pädogenetischen außerordentlich glichen (1,2×0,128 bis 1,59×0,15 mm), von ihnen aber durch ihre gelbe Farbe und sehr große Beweglichkeit zu unterscheiden waren. Die auffälligste Eigenschaft dieser kleinen gelben Larven war, daß sie in dichten Zügen die Kolonie verließen und weiter wanderten, weswegen ich sie mit der Bezeichnung „Wanderer" belegt habe. Die weiteren Schicksale dieser Wanderer habe ich in einem eigenen Versuche verfolgt, den ich am Ende dieses Abschnittes bringen werde.

Wenn auch die ganzen Glaswände mit diesen Larven überstreut waren, so hielten sich doch die Wanderer in der Hauptsache zu Zügen vereint, in denen die Tiere in mehreren Schichten übereinander hinwegglitten. Kamen ihnen bei der Wanderung Hindernisse entgegen, wie sie die steilen Borkeränder und die Kante des Glasgefäßes bildeten, so ballten sich die Maden zu wimmelnden Klumpen zusammen, indem die tiefste Schicht mit dem Vorkriechen einhielt, die nachfolgenden über die unteren bis zum Rande weiterglitten, wieder von den nächsten überschichtet wurden usf. Hatte sich nun eine Kugel fortwährend mit dem Vorderkörper in der Luft umhertastender Larven von 1 cm Durchmesser aufgetürmt, so geriet die ganze Masse durch die nachdringenden und immer von neuem darüber kriechenden Tiere ins Schwanken, verlor das Gleichgewicht und stürzte vom Rande der Borke oder des Glases herab. Auf dem Boden angelangt, löste sich der Knäuel auf, und der Zug ging weiter. Die Erscheinung forderte zu einem Vergleiche mit den Zügen des Heerwurms heraus, wenn auch nicht die Stärke dieser erreicht wurde.

Mitte Januar, während also die Auswanderung im besten Gange war, traten in der Kolonie die „Puppenlarven" zahlreicher auf, die sich bald verpuppten und nach einigen Tagen (20.) die Imagines ausschlüpfen ließen. Sie sind uns schon Ende Juli begegnet (vgl. oben S. 77), in der Zwischenzeit habe ich sie nur vereinzelt

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

beobachtet, wahrscheinlich ist die größere Zahl von mir übersehen worden. Die Kolonie bot nun ein ganz verändertes Aussehen. In der Mitte der größeren sich deckenden Holzborkestücke, wo also verhältnismäßig wenig von dem eindringenden Lichte hingelangen konnte, lagen nur wenig pädogenetische Mutterlarven und junge Tiere, weiter zum Rande der Ansammlung hin kam eine Region, in der sich hauptsächlich Mutterindividuen befanden, die Puppenlarven erzeugten, also nur wenig Tochterlarven bargen. Diese Larven nenne ich „Puppenmütter". Die Puppenlarven selbst lagen noch weiter gegen das Ende der Holzstücke und der Kolonie, also auch zum einfallenden Lichte hin. Sie waren deutlich, und zwar schon im Mutterleibe, durch verschiedene Merkmale von allen anderen Larven unterschieden. Es traten Imaginalanlagen für Kopf, Flügel, Beine und Geschlechtswerkzeuge auf, die Ovarien blieben klein wie bei jungen pädogenetischen Larven, erfuhren keine Entwicklung zu Embryonen. Die Augen, die bei den anderen Larven sich mit der konvexen Seite berührten, waren auseinandergerückt, das Gehirn umfangreicher.

Ein sehr auffälliges Merkmal der Puppenlarven, das ich bei den *Miastor*-Larven zum ersten Male hier sah und auch immer nur bei den Puppenlaren wiederfand, war die bei den Cecidomyidenlarven weit verbreitete Spathula sternalis, die Brustgräte. Auf dieses Organ komme ich bei der genaueren Beschreibung der Puppenlarve (S. 104) zu sprechen.

Hatten die Puppenlarven die Haut der Mutter verlassen, so krochen sie träge umher, ohne Nahrung aufzunehmen. Sie begaben sich, wenn das Mutterindividuum noch nicht am Rande der Kolonie in der Nähe der Lichtöffnungen gelegen hatte, dorthin und verpuppten sich hier bald. Die anfangs weißen Puppen färbten sich nach einigen Stunden rot, dann rotbraun und dunkelbraun; alle diese Färbungsstadien lagen durcheinander auf dem Holze. Nach einer 3—5tägigen Puppenruhe schlüpften die Imagines aus. Zwischen den Puppen und Puppenlarven krochen Wanderer umher und schickten sich an, in Holz und Borke einzudringen oder die Kolonie zu verlassen. Alle pädogenetischen Larven waren zur Puppenlarven- oder Wandererbildung übergegangen. Das Licht hatte, um es noch einmal hervorzuheben, zu allen Teilen der Kultur Zutritt. Der soeben geschilderte Zustand der Kultur erhielt sich den Januar und Anfang Februar hindurch, in dieser Zeit traten besonders starke Wanderzüge auf. Die Auswanderung ließ mit Ende Februar nach,

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

ein großer Teil der Wanderer war zur Bildung von typisch pädogenetischen Larven geschritten. Doch entwickelten sich stets beträchtliche Wanderzüge, wenn der Kultur zuviel Wasser zugesetzt wurde. In der Zeit vom Februar bis Mai zeigten sich alle Larvenformen nebeneinander. Am 15. des Monats hatte das Ausschlüpfen von Imagines eine bisher nicht erreichte Stärke angenommen.

Ein besonders interessantes Bild bot in derselben Kultur ein längeres Holzstück, dessen bedeckende Borke beim Auffinden abgenommen, nachher aber genau in seine alte Lage gebracht worden war. Eine Hälfte der Borke hatte sich eng dem Bastteile des Holzes wieder angefügt, während die andere durch den hier aufgelockerten Bast etwas abstehend vom Holze blieb, der entstandene Hohlraum selbst war jedoch von dem Bast ausgefüllt. Mitte Mai fand ich die Oberfläche des Holzes in eine weißgelbe und rotbraune Hälfte geteilt. Die Farbe wurde verursacht von den sehr zahlreichen Puppen. In der rotbraun gefärbten Abteilung, derjenigen, deren Rinde stark gelockert war, hatte das Licht früher unter die Borke dringen können. Hier hatten sich alle Larven verpuppt, und die Puppen hatten bereits die Farbe angenommen.

In der anderen Abteilung war noch keine Puppe höheren Alters, also von dunkler Farbe, vorhanden, hier lagen nur solche jüngeren Stadiums, dazwischen eine Menge Puppenlarven, Puppenmütter und junge Maden, von denen ein Teil in pädogenetischer Fortpflanzung begriffen war. Die Larven und die jungen nicht ausgefärbten Puppen gaben diesem Teile des Holzes die weißliche Färbung.

Obwohl nach der Lage der Larven und Puppen kein Zwischenraum zwischen beiden Abteilungen vorhanden war, so waren doch beide Gruppen (durch die Farbe) scharf voneinander abgegrenzt, und die Trennungslinie fiel als fast geradliniger Strich mit der Linie der Borke zusammen, an der diese die innige Verbindung mit dem Holze verloren hatte. Beim Zerbrechen der Borke fand ich Wanderer im Innern, der andere Teil dieser Larvenform hatte die Kolonie bereits verlassen. In der Tiefe der dickeren Holzborkestücke fanden sich einige Exemplare pädogenetischer Mutterlarven, die von den eingedrungenen Wanderern stammten. Zunehmende Wärme und die austrocknende Wirkung der Sonnenstrahlen ließ auch das Gefüge dieser Holzteile sich lockern und dem Einflusse des Lichtes zugänglich werden. So hielt die Umwandlung der Larven zu Puppen und Imagines den Juni hindurch an, wobei sich naturgemäß die Kolonien durch den Verlust der verwandelten

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

Puppenlarven immer mehr verkleinerten. Am 28. d. M. waren alle Puppen geschlüpft, die Borkestücke waren weiß von leeren Puppenhäuten, die alles bedeckten und bei Luftzug fortflogen. Auf der Stelle der alten Kolonien krochen wenig Wanderer und aus ihnen hervorgegangene pädogenetische Larven zwischen den Puppenhäuten umher. Beim Zerbrechen der Borke- und Holzstücke konnte man Wanderer und seltener auch junge pädogenetische Larven antreffen.

Eine Veränderung der Kolonie trat in der Folgezeit nicht ein. Die Wanderer, die die Kultur nicht verlassen hatten, waren alle mehr oder weniger tief in Holz und Borke eingedrungen. Auch jetzt (Mitte Juli) zeigten sie zum Teil, soweit sie nicht schon zur pädogenetischen Fortpflanzung übergegangen waren, noch ihre alten Merkmale, ihre gelbe Färbung und die deutliche Sonderung der einzelnen Fettlappen. Dafür hatten sie an Größe zugenommen: ihre Maße betrugen $1.4 \times 0{,}19$ bis $1{,}9 \times 0{,}19$ bis $2{,}24 \times 0{,}196$ mm. Die pädogenetischen Larven hatten sich nur wenig vermehrt, sie lagen wie früher zwischen Holz und Borke in nur schwachen Gruppen. Ein Teil von ihnen, meist jüngere, war auch tiefer in die Stammteile gewandert.

Den Juli hindurch blieben die Ansammlungen schwach, und die Wanderer behielten Gestalt und Farbe bei, doch wuchsen sie immer noch heran. Um die Kulturen erstarken zu lassen, entzog ich sie mehr der Lichtbeeinflussung. Als einzige Veränderung der Kultur im August konnte man bemerken, daß nun bei einem größeren Teil der Wanderer die scharfe Umgrenzung der einzelnen Fettlappen verschwand, mehr Fett abgelagert wurde, so daß die Tiere von einer großen Fettmasse durchzogen waren. Die gelbe Färbung verlor sich bei ihnen, und die Ovarien begannen mit der Entwicklung von Eiern. Es gingen also immer mehr Wanderer zur pädogenetischen Vermehrung über. Im September 1913 wurde die Verwandlung der Wanderer zu pädogenetischen Larven allgemein. In den Kolonien begann eine regere Vermehrung, und sie wuchsen wieder annähernd zu dem alten Umfange heran. Außer einigen verstreuten Wanderern war der ganze Bestand der Larven pädogenetisch.

Während die Verwandlung der Wanderer zu typisch pädogenetischen Larven leicht verfolgt werden konnte, habe ich nie beobachtet, daß sie sich direkt zu Puppenmüttern entwickelten.

Mitte September 1912 richtete ich mir Kulturen zur Beobachtung des Lichteinflusses ein, indem ich gleichzeitig Larven-

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

material sowohl dem Lichte aussetzte wie auch in Dunkelheit ließ. Die erste Art der Zuchten richtete ich in der gewöhnlichen Weise her. Ich gab das vom Fundort heimgebrachte Material zwischen lose aufeinandergelegten Holz- und Borkestücken dem Tageslicht preis.

Bei einem anderen Teile der Kolonien brachte ich Holz und Borke in der ursprünglichen Lage sorgfältig zur Deckung und befestigte die Teile durch Umwinden. Ferner ließ ich Stammteile von vornherein in natürlichem Zusammenhang, von denen ich wußte, daß sie Kolonien bergen mußten, wie aus den im Umkreise um sie herumkriechenden Maden zu erkennen war. Von den beiden letztgenannten Kulturen ließ ich einige in ihren Glasgefäßen ohne weitere Umhüllung im Zimmer stehen. Die meisten brachte ich unter eine Kiste, die mit schwarzem Papier verklebt und mit schwarzem Lack überzogen war und deren ebenso behandelter Deckel gut abschloß. Durch diese Maßnahme war das Licht abgeschlossen; leider lockerte sich später der Deckel.

Die dem Lichte zugängliche Kultur sandte Anfang November (4.) eine große Menge von Wanderern aus, es traten Puppenmütter und Puppenlarven auf. Am 9. d. M. hatte in derselben Kultur die Auswanderung der Wanderer bedeutend zugenommen, die Larven verließen in dichten Zügen, wie sie S. 79 beschrieben sind, die Holzteile.

Die Kulturen, deren Borkestücke ich in der ursprünglichen Lage gelassen hatte, waren mit der Zeit durch Ausdörren an den Rändern etwas aufgesprungen. Auch in ihnen erschienen vereinzelt Wanderer und Puppenmütter, aber in so geringer Menge, daß von einem Zuge oder einem Zusammenschluß der Wanderer nicht die Rede sein konnte.

Dagegen schritten die in der schwarzen Kiste befindlichen Zuchten nicht zur Wandererbildung. Die frei im Zimmer stehenden Kulturen, die schon Wanderer gebildet hatten, waren einige Tage (Mitte November) trocken gehalten worden. Die Trockenheit hatte zunächst zu einer Lockerung der Rinde, weiter zum Eindringen der pädogenetischen Maden in das Holz und zur Verstärkung der Wanderer-Erzeugung geführt.

In den Kulturen, die durch den schwarzen Kasten möglichst vom Licht abgeschlossen waren, bestanden die Kolonien vom November 1912 bis in den April 1913 aus rein pädogenetischen Larven aller Größen und Stadien, die sich bei gleichmäßiger Befeuchtung reichlich vermehrten. Es zeigte sich hier also keine Veränderung, von

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

Wanderern, Puppenmüttern und Puppenlarven war nichts zu sehen. Bei dem regelmäßigen Befeuchten und dem in letzter Zeit häufiger vorgenommenen Nachsehen ließ es sich jedoch nicht vermeiden, daß Licht in die Kulturen eindrang. Auch war der Deckel der Kiste an einer Ecke undicht geworden und ließ von hier aus Licht eindringen. Daraus ist es zu erklären, daß Anfang Mai (9.) die Dunkelkultur doch zur Puppenbildung schritt. Der größte Teil der Larven blieb jedoch typisch pädogenetisch (in der Mitte der Holzborkestücke) und pflanzte sich reichlich fort. Nur ein kleiner Teil der Larven, die am Rande der Kolonien lagen und beim Öffnen am leichtesten Licht empfangen mußten, war zur Bildung von Puppenlarven übergegangen.

Die sich verwandelnden Larven hatten als Puppenmütter die Holzteile verlassen und waren auf dem Boden des Glasgefäßes dem schwachen Lichtschimmer, der unter dem Deckelrande einzudringen vermochte, nachgegangen, soweit es das Glasgefäß gestattete. Hier hatten sie Puppenlarven geboren, die den eventuell noch fehlenden Rest des Weges zurücklegten und sich dann in der der Lichtquelle am nächsten liegenden Ecke verpuppt hatten. Die wenigen Puppen, die überhaupt gebildet waren, lagen an dieser Stelle vereint. Wanderer waren in dieser Bucht ebenfalls nur in sehr geringer Anzahl vorhanden, sie lagen verstreut auf den Borkestücken, bisweilen krochen einzelne auf dem Glase umher, ohne daß es zu einer Zugbildung gekommen wäre.

Die dem Lichte ausgesetzte Parallelkultur hatte zu der gleichen Zeit bereits seit langem Puppenmütter und Puppenlarven gebildet, die sich teilweise schon zu Puppen verwandelt und Imagines entsandt hatten.

Den Mai und Anfang Juni hindurch hielt sich die Dunkelzucht auf dem gleichen Stadium, es wurden zwar hin und wieder Puppenlarven gebildet, doch nur vereinzelt. Das oftmalige Nachsehen der Kultur mag durch die dabei erfolgende Belichtung dazu beigetragen haben, daß die Bildung der fertigen Fliegen den Juni hindurch und Anfang Juli anhielt und auch etwas zunahm, doch blieb die Zahl der Puppen und Puppenlarven im Verhältnis zu den pädogenetisch gebliebenen Maden klein. Wanderer wurden wenig gebildet, entsprechend der geringen Menge der Imagines.

In den dem Lichte ausgesetzten Kulturen waren im Juli alle pädogenetischen Larven zur Puppenlarvenbildung geschritten. Durch das Ausschlüpfen der Imagines war die Zahl der Individuen sehr

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

reduziert. Ende Juli gab es in diesen Lichtkulturen nur noch verhältnismäßig junge pädogenetische Tiere, die sich aus Wanderern herangebildet hatten, und Wanderer selbst.

Mitte Oktober erhielt ich von Herrn Prof. G. W. Müller Kolonien von *Miastor*-Larven, die er in Groß-Tabarz (Thüringen) an Eichenstümpfen gefunden hatte und die mit meinem Material identisch waren. Sie wurden zur Herrichtung einer neuen Zucht benutzt. Die nur aus pädogenetisch sich fortpflanzenden Tieren bestehende Kolonie kam im Institut jedoch zu keiner guten Entwicklung, da ich versäumt hatte, die Stammteile von andern, teilweise tief in der Borke sitzenden Dipterenlarven (Musciden) zu befreien. Diese Räuber hatten sich schnell über die Kolonie hergemacht und sie zum großen Teile vernichtet, ehe ich dem Übelstande abhelfen konnte. Nach Beseitigung der unangenehmen Gäste (November 1912) erholte sich die *Miastor*-Kolonie wieder so weit, daß die Tiere sich regelmäßig fortpflanzten und Beobachtungen ermöglichten.

Mitte Januar schritt die dem Lichte ausgesetzte Kolonie zur Bildung von Wanderern und Puppenlarven, von denen besonders die erstgenannten sehr zahlreich auftraten und im Verhältnis zur Gesamtstärke der Larven stattliche Züge hervorbrachten. Gegen Ende des Monats kam eine kurze Flugzeit der Imagines. Es erfolgte dann allmählich die Verwandlung der in der Kolonie verbliebenen Wanderer zu typisch pädogenetischen Maden. Durch diese neuen Larvenverluste war die Kolonie wieder sehr schwach geworden und pflanzte sich nur kümmerlich bis zum Juni fort. Die Erzeugung von Puppenlarven hielt, da ich die Holzteile stets dem Licht zugänglich ließ, dauernd an, so daß schließlich der Larvenbestand derart zusammenschmolz, daß er weitere Beobachtungen nicht mehr ermöglichte. Es gab Ende Juni nur noch wenig tief in der Borke sitzende Wanderer, bisweilen erschien eine pädogenetische Larve, die aus den vorgenannten hervorgegangen war.

Am 28. April 1913 holte ich von den Fundorten neues *Miastor*-Material, das noch vollständig aus pädogenetischen Mutter- und Tochterlarven bestand. Die Rinde war beim Sammeln der Larven von den Holzteilen entfernt worden und nur locker wieder befestigt. Es konnte genügend Licht zu den Tieren gelangen. Die Kolonie vermehrte sich gut und bildete schon nach 2 Wochen Puppenmütter, die in der erwähnten Weise hauptsächlich die Ränder der Borkeholzteile zu ihren Ruheplätzen machten. Am 20. Mai waren bereits massenhaft Puppenlarven vorhanden, die sich verpuppten und nach

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

den wenigen Tagen der Puppenruhe die Imagines hervorbrachten. So schlüpften am 25. bedeutende Mengen von Fliegen aus. Wenige pädogenetische Tochterlarven und Wanderer waren die einzigen Tiere, die am 30. Mai noch in der Kolonie vorhanden waren.

Eine Anfang Oktober angesetzte für das Licht zugängliche Kultur hielt ich während des Januar übermäßig feucht, um das Verhalten der Larven gegen das Wasser festzustellen. Die Stammteile wurden täglich derart befeuchtet, daß sie ganz mit Wasser durch- und überzogen waren und auf dem Grunde des Glasgefäßes die Flüssigkeit in einer Höhe von ungefähr 1 cm stand. Die Larven begannen bereits nach einigen Tagen abwärts zu wandern und gerieten dabei in das stehende Wasser auf dem Grunde des Gefäßes. Es waren zunächst nur junge pädogenetische Larven mit ziemlich unentwickelten Ovarien, die auf dem Boden in der Flüssigkeit ein wenig umherkrochen, dann aber, nach einem Tage, bewegungslos dalagen und nur ab und zu einige windende Bewegungen ausführten. Am 10. Januar erschienen auf dem Grunde größere Mengen von Wanderern, die jedoch nicht planlos unter dem Wasser umherirrten, sondern es in gerader Richtung durchzogen, an der Glaswand in die Höhe und unter dem eng aufliegenden Glasdeckel hindurchkrochen. Sie entwickelten dabei eine große Lebhaftigkeit und legten den Weg durch das Wasser und über die Glaswand bis zur Tischplatte in verhältnismäßig kurzer Zeit zurück. Nach einer Woche (12. Januar) war die ganze Einwohnerschaft der Borke auf dem Gefäßboden angelangt, jetzt lagen alle Stadien der pädogenetischen Larven im Wasser von den jüngsten eben ausgeschlüpften bis zu den ältesten Mutterlarven, die kürzlich Angekommenen umherkriechend, einige sich windend, die meisten aber regungslos. Unter den stillliegenden befanden sich auch einige Puppenlarven und Puppenmütter. Die Wanderer hatten alle vermöge ihrer größeren Beweglichkeit und Ausdauer das Wasser durchquert, waren dann aber auf den Glaswänden oder dem Tische eingetrocknet. Während dieser Zeit schien die Produktion von pädogenetischen und Puppenlarven in geringerem Maße vor sich zu gehen und dafür Wanderer in großen Mengen erzeugt zu werden.

Ich ließ die Tiere über 2 Wochen in dem Wasser liegen, ohne daß sie zugrunde gingen. Zwar lagen sie regungslos und wie tot da, erholten sich aber, auf feuchte Borke gebracht, sehr schnell, nahmen am folgenden Tage Nahrung auf und gingen zur Produktion neuer Larven über.

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

Derartige Feuchtigkeitsversuche habe ich einigemale wiederholt, auch an solchen Kolonien, in denen alle Larvenformen reichlich vorhanden waren. Änderte man bei derartigen dem Lichte ausgesetzten Kulturen die äußeren Verhältnisse, indem man die Stammteile reichlich feucht hielt, so traten zunächst die Wanderer ganz allgemein ihren Ausmarsch an. Ihnen folgten die jungen pädogenetischen Larven, die den jetzt unzweckmäßig gewordenen Wohnplatz aufgaben. Sie hielten mit ihrer Wanderung aber ein, sobald das übermäßige Wasser entfernt worden war, die örtlichen Verhältnisse also günstiger wurden. Die Wanderer kamen dagegen erst nach längerer Zeit zur Ruhe. Die Puppenlarven beteiligten sich meist nicht an den Wanderungen. Hielt man eine Kultur, in der sich alle Larvenformen befanden, trocken (vgl. S. 76), so bohrten sich die Wanderer außer denen, die auch jetzt fortzogen, tief in die Borke hinein, mit ihnen die pädogenetischen Larven jungen und mittleren Alters. Die älteren Mutterlarven blieben an ihrem Standorte liegen. Ein Teil der ausschlüpfenden jungen Generation, der an dem dunkel gehaltenen Stellen der Kulturen geboren wurde, schlug auch den Weg in das Innere der Holzteile ein. Daneben kam es an den dem Licht ausgesetzten Stellen der Kolonien reichlich zur Bildung von Puppenlarven. Diese und ihre Mütter blieben liegen, und die Puppen ließen bei der Trockenheit, besonders wenn noch Wärme hinzukam, die Imagines sehr bald entschlüpfen.

So war jedesmal eine Kultur, die längere Zeit hindurch nicht befeuchtet war, bald auf der Oberfläche von allen Larven befreit, die dann in größerer oder geringerer Tiefe der Borke wieder angetroffen wurden. Selbst wenn die Borke vollständig ausgetrocknet war, hielten sich die Tiere, vor allem die Wanderer, in dieser Umgebung monatelang am Leben.

Im Anschluß an die Feuchtigkeitsversuche möchte ich noch die von Schneider und Karsch gemachten Beobachtungen erwähnen, die die Fähigkeit der *Miastor*-Larven, im Wasser lange Zeit lebend auszuhalten, zeigen. Wie bereits in der Einleitung (S. 63) gesagt wurde, fand Schneider in den Gruben des Potschappel-Burgk'schen Steinkohlenreviers *Miastor*-Larven, die hier zu ständigen Wasser- oder Feuchtigkeitsbewohnerinnen geworden waren. Einen ähnlichen Fall beobachtete derselbe Forscher bei der Untersuchung der Halleschen Braunkohle-Schachtwässer, in denen er zahlreiche weiße Cecidomyidenlarven fand, die wohl auch aus unterirdischen Pilzen

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

stammten. Von diesen lebten einige über 2 Jahre lang in bloßem Wasser, das einen Bodensatz von Kohlepulver enthielt.

Auch Rübsaamen erwähnt in seiner „Lebensweise der Cecidomyiden" die große Widerstandsfähigkeit der Larven dieser Familie gegen das Wasser wie auch gegen das Vertrocknen.

Um genaueren Aufschluß über die weiteren Schicksale der Wanderer, ihr Verhalten zum Licht usw. zu erhalten, stellte ich (10. Februar 1913) folgenden Versuch an. Auf zwei nebeneinandergestellte Tische wurden lange Handtücher gelegt, deren Enden in ein Wasser enthaltendes Gefäß tauchten, auf die Handtücher kam feines Fließpapier. So wurde dieser Boden immer gleichmäßig feucht gehalten, ohne daß sich stehendes Wasser bildete. In die Mitte des Tisches wurde eine große Zahl Wanderer gesetzt, die auf dem feuchten Grunde nicht austrocknen konnten. Ungefähr 45 cm von diesem Haufen Larven befand sich sowohl nach der Lichtseite (Fenster) wie nach der mehr im Dunkeln liegenden Seite je ein Stück nicht infiziertes Birkenholz mit Rinde von einem alten gefällten Stamm aus dem Institutsgarten. Die Holzstücke waren vorher von allen Lebewesen durch sorgfältiges Reinigen und Wässern befreit, der Stamm hatte auch nie *Miastor*-Larven enthalten. Schon am nächsten Tage hatten sich die Larven nach verschiedenen Richtungen hin verstreut, die Hauptmasse lag aber noch zusammen auf dem alten Fleck. Nach 3 Tagen (11. Februar) waren beide Holzstücke mit einigen Larven besetzt, die sich sofort an die Nahrungsaufnahme machten. Leider schien der Boden (Fließpapier) ungünstig für das Kriechen zu sein, und ich glaube, wenn ich Erde als Unterlage verwendet hätte, würde das Resultat noch besser gewesen sein. Ein Stückchen Holz, das ich auf einem Stück Fließpapier in 15 cm Entfernung von einem Wandererhaufen hinlegte, war schon nach einigen Stunden stark von Larven besetzt und nach ein paar Tagen ganz zersetzt und zerfressen.

Auch die beiden in größerer Entfernung liegenden Holzstücke infizierten sich immer mehr und waren bald (15. Februar) mit einer großen Menge eingewanderter Larven besetzt. Eine Bevorzugung der im intensiveren Lichte gelegenen Holzborkestücke konnte nicht festgestellt werden.

Diese von Wanderern infizierten Holzstücke wurden nun als gesonderte Zucht weiter beobachtet und dabei gefunden, daß die meisten der Larven sich sofort und kräftig an die Nahrungsaufnahme machten. Nach kürzerer Zeit (24. Februar) hatte ein Teil

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

von ihnen bereits die gelbe Farbe verloren, reichlich Fett angesammelt und war durch dieses weiß gefärbt. Diese Tiere lagen zu den besprochenen charakteristischen Fraßfiguren auf dem Holze vereint, krochen nur wenig umher und begannen pädogenetisch eine neue Generation heranzubilden, die nicht wieder Wanderer, sondern weiter junge pädogenetische Larven erzeugte. Eine direkte Bildung von Puppenmüttern kam nicht vor.

Der geringere Teil der Wanderer hatte Form und Farbe beibehalten, fraß jedoch auch und wuchs bis zu 1,9 × 0,19 mm heran, ohne jedoch im Gegensatze zu dem eben besprochenen Teile der Wanderer zur Pädogenese überzugehen. Sie krochen (im Gegensatz zu den zur Pädogenese übergegangenen Larven) rege umher und bohrten sich in das Holz ein. In der Tiefe des Holzes befand sich eine große Zahl von ihnen.

Während in der folgenden Zeit (Mitte Juli) immer mehr Wanderer zur Pädogenese übergingen und die Kolonie sich wie eine typisch pädogenetische verhielt, fand ich noch Ende Juli Wanderer in der Borke, die sich nicht verändert hatten, sondern nur gewachsen waren (2,3 × 0,2 mm). Sie bildeten in der Tiefe der Borke, zu Gruppen von Individuen vereinigt, eine Dauerform, deren außerordentliche Widerstandsfähigkeit bemerkenswert ist. Die Tiere können es hier monatelang aushalten.

6. Ergebnisse der Zuchten.

Wir unterscheiden 3 Larvenformen: typisch pädogenetische Larven, Puppenlarven und Wanderer. Die uns am meisten hier interessierende Frage ist die nach der Ursache oder nach den Bedingungen für die Entstehung dieser verschiedenen Formen. G. W. Müller hat die Anschauung ausgesprochen, daß Puppenlarven unter dem Einflusse des Lichtes entstehen. Ähnliche Anschauungen vertrete ich für die Wanderer. Entscheidend müßten in dieser Beziehung Parallelversuche sein zwischen Kolonien, die dem Licht ausgesetzt sind, und solchen, die im Dunkeln gehalten werden. Aber der in diesem Sinne angestellte Versuch (vgl. S. 82—84) ist nicht rein und kann nicht rein sein. Die im Dunkeln gehaltenen Larven müssen doch von Zeit zu Zeit nachgesehen und dabei der Wirkung des Lichtes ausgesetzt werden; abgesehen davon scheint auch ein Fehler in der Anordnung des Versuches vorgekommen zu sein. Immerhin sehen wir bei den dem Licht ausgesetzten Kolonien alle Individuen zur Pro-

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

duktion von Puppenlarven oder von Wanderern übergehen, während beide Formen in den Dunkelkolonien sehr selten blieben.

Man könnte nach der vorgetragenen Theorie erwarten, daß in Kolonien, die dem Lichte ausgesetzt sind, stets alle Individuen zur Produktion von Puppenlarven oder Wanderern übergingen. Das ist nicht immer der Fall. Wenn nur ein Bruchteil oder zunächst überhaupt keine Individuen dazu übergehen, so erklärt sich das daraus, daß die Tiere, veranlaßt durch die tactische Reaktion, in die Tiefe eindringen, sich der Einwirkung des Lichtes entziehen. Wie Versuche zeigten (S. 76), können die Tiere sich in dem Maße aus dem Wirkungsbereiche des Lichtes entfernen, daß es überhaupt nicht zur Bildung von Puppenlarven oder Wanderern kommt.

Sehr deutlich für eine Einwirkung des Lichtes spricht der Versuch S. 77. Wie wir uns die Einwirkung des Lichtes in der Natur vorzustellen haben, scheint einigermaßen der S. 81 wiedergegebene Versuch darzulegen. Danach erfolgt keine Produktion von Wanderern und Puppenmüttern, resp. Puppenlarven, solange Holz- nnd Borkestücke dicht aufeinander liegen. Sobald sie sich wenig voneinander abheben, beginnt die Einwirkung des Lichtes, ohne daß die Larven durch den Tangoreflex (tactische Reaktion) zu einer Flucht vor dem Licht veranlaßt werden. In diesem Falle verwandeln sich dann alle Individuen zu Puppenmüttern, Puppenlarven und Wanderern. Ferner sind hier auch die Versuche von G. W. Müller zu erwähnen.

Diese Versuche scheinen auch eine andere Frage zu beantworten, nämlich die, ob etwa nur gewisse Individuen der Einwirkung des Lichtes zugänglich sind oder sämtliche. Nach den eben genannten Versuchen würden sämtliche Individuen der Einwirkung zugänglich sein.

Alle Versuche über die Einwirkung des Lichtes leiden unter einer Schwierigkeit. Es ist nicht möglich, einzelne Tiere zu isolieren und unter verschiedenen Bedingungen zu beobachten. Man würde dabei die natürlichen Existenzbedingungen zu sehr verändern. Andrerseits wirkt der mehrfach erwähnte Tangoreflex überaus störend. Immerhin glaube ich, daß durch die Versuche der Nachweis geliefert ist, daß Puppenlarven und Wanderer lediglich unter dem Einfluß des Lichtes entstehen. Wovon es abhängt, ob die eine oder andere Form gebildet wird, werden wir weiter unten sehen.

Bezüglich des Wandererversuches habe ich kurz folgendes zu bemerken. Die Wanderer werden bei Lichteinfluß von pädogene-

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

tischen Mutterlarven gebildet. Sie stellen eine Art Dauerform dar, bestimmt, die Kolonien unter ungünstigen Bedingungen zu erhalten, wie sie andrerseits durch ihr Auswandern für die Weiterverbreitung der Art in der näheren Umgebung sorgen. Erst wenn sie sich dauernd an einem Orte festgesetzt haben, gehen sie allmählich zur Pädogenese über. Die gelbe Farbe verschwindet, und in den Ovarien beginnt die Entwicklung der Eier in gleicher Weise wie bei den typisch pädogenetischen Tieren, von denen sie sich dann nicht mehr unterscheiden. Ihre Tochterindividuen sind stets typisch pädogenetische Larven, eine direkte Entwicklung der Wanderer oder ihrer unmittelbaren Nachkommen zu Puppenlarven habe ich nie beobachtet.

Ein gewisser Feuchtigkeitsgrad der Umgebung ist für die Kolonien notwendig. Beginnt die Oberfläche der Holzteile auszutrocknen, so erfolgt eine Wanderung der Larven in das Innere, das immer noch lange Zeit etwas Feuchtigkeit bewahrt. Zuviel Feuchtigkeit vertreibt die Larven von ihren Aufenthaltsorten. Ausgenommen sind hier die bewegungsunfähigen Mutterlarven sowie die ruhenden, sich umbildenden Puppenlarven und Puppen. Ein Übermaß von Trockenheit sowohl wie von Feuchtigkeit können die äußerst widerstandsfähigen Larven lange Zeit überstehen, doch wirken diese Umstände hemmend auf die pädogenetische Vermehrung ein. Diese Fortpflanzung ist überhaupt am stärksten, wenn in der betreffenden Kolonie nur die pädogenetische Larvenform vorhanden ist, sie sich also im Dunkeln befindet.

7. Erklärung der Vorgänge im Freien.

Im Sinne der soeben ausgeführten Theorie läßt sich nun auch eine Erklärung für die Vorgänge im Leben der *Miastor*-Larven in der freien Natur geben. Die im September angetroffenen Larvenkolonien befinden sich unter der Borke der Baumstümpfe sowohl über wie unter Erdbodenhöhe. Da die Rinde stets dicht am Holze anliegt und der Stamm meist von Gras und Moos umgeben ist, herrscht in der Umgebung der Tiere völlige Dunkelheit. Die Larven sind durchweg pädogenetisch und in starker Vermehrung begriffen. Der Frost bringt die Winterstarre der Tiere, die bis Ende Februar anhält; während dieser Zeit wird die pädogenetische Vermehrung völlig eingestellt. Mit dem Eintreten der wärmeren Tage beginnt auch wieder die Fortpflanzung, die bis Mitte Mai

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

gleich bleibt. Die nun schon stärker einwirkende Frühlingswärme bedingt eine Lockerung der Holz- und Rindenteile des Baumstumpfes, so daß das Licht eindringen kann. Durch den Einfluß des Lichtes kommt es in den Kolonien zur Bildung von Puppenmüttern, die vermöge ihrer positiv-heliotropischen Eigenschaft dem Lichtschimmer nachgehen, also stammaufwärts wandern und immer mehr in den Einfluß des Lichtes gelangen. Das Klaffen der Rinde veranlaßt andrerseits wieder pädogenetische Larven, ihrer tactischen Reaktion zu folgen und tiefer zu wandern. Sehr tief gelegene Kolonien werden überhaupt nicht vom Licht erreicht. So ergeben sich Ende Mai an denselben Baumstümpfen zwei getrennte Gruppen von Kolonien; unterhalb der Erdbodenhöhe befinden sich im Dunkeln die pädogenetischen Larven, während oberhalb des Erdbodens im Bereiche des Lichtes die Puppenlarven-Ansammlungen sind. Die Puppenlarven selbst setzen vom Licht angezogen ihre Wanderung nach der Schnittfläche des Stumpfes fort (vgl. S. 73).

Durch die wärmere Temperatur wird die Rinde immer mehr gelockert und rissiger, so daß Licht auch in größere Tiefen eindringen kann.

Die Puppenlarven sind auf ihrer Höhenwanderung an die Risse der Borke gelangt und haben sich hier, an der inneren Mündung des Lichtschachtes, verpuppt, von wo aus für die Imagines der Weg ins Freie ziemlich offen daliegt. Die ausschlüpfenden Imagines, die in den ersten Junitagen häufig beobachtet werden können, zwängen sich durch die Spalten hindurch und fliegen im Sonnenschein lebhaft davon. Sie zeigen sich hier, wie auch bei den Zuchten im Institut, positiv-heliotropisch, indem sie sich durch enge Spalten und Risse zum Lichte hindurchzwängen.

Zugleich mit der Entwicklung von Puppenmüttern kommt es in den lichtbeeinflußten Kolonien zur Bildung von Wanderern, die, zu eigenen Gruppen vereint, teils in Erdbodenhöhe unter der Rinde bleiben, teils nach oben streben, um hier die Rinde zu verlassen, an der Außenseite des Stammes in mehr oder weniger starken Zügen herabzuwandern und sich in der Umgebung zu zerstreuen. Die kleinen gelben Wanderer erhalten derart den alten Wohnplatz, indem sie sich an ihm als Dauerform niederlassen; andrerseits sorgen sie durch ihr Auswandern für Neugründungen von Kolonien in der näheren Umgebung und tragen dadurch, wie die Imagines, zur Verbreitung der Art bei.

Ende Juli haben sich die vom Lichte getroffenen Kolonien zu

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

Puppenlarven verwandelt, das Ausschlüpfen der Imagines ist beendet. Unter der Borke befinden sich jetzt im Bereiche der Dunkelheit nur noch Kolonien der pädogenetischen Form sowie die Gruppen der Wanderer, die sich allmählich zu pädogenetischen Larven umwandeln.

Durch die im Juni erfolgende Ablage der wenigen (2—5) großen Eier durch die Weibchen kommt es zu Neugründungen von Kolonien an weiter entfernten Baumstümpfen. (Der vorhandene große Nahrungsvorrat der Eier befähigt die ausschlüpfenden Larven, bald zur Pädogenese überzugehen.)

8. Unterschiede der einzelnen Larvenformen.

Da die Anatomie der pädogenetischen Larven von *Miastor metraloas* schon von den älteren Autoren eingehend beschrieben worden ist, will ich außer Berichtigungen nur die unterscheidenden Merkmale der einzelnen Larvenformen bringen. Was allgemein gültig ist, führe ich bei der Beschreibung der typisch pädogenetischen Larve mit auf.

Die typisch pädogenetischen Larven besitzen, wenn sie dem Muttertiere entschlüpfen, eine durchschnittliche Größe von 1,35 × 0,16 mm (ihre Maße schwanken zwischen 1,2 × 0,128 und 1,4 × 0,17 mm). Der aus 14 Segmenten bestehende Körper ist spindelförmig und trägt ventral am 1. Segment an einer Kopfkapsel die Mundwerkzeuge. Die Kopfkapsel (Taf. 1 Fig. 10—12) besteht aus einem komplizierten System von Chitinspangen, sie trägt die Antennen und die Reste der mit ihr ziemlich vollständig verschmolzenen Mundwerkzeuge. Eine Deutung der einzelnen Teile des Mundes ist wegen der hochgradigen Verschmelzung und der geringen Größe des Kopfes schwierig. Es ließen sich höchstens eine verdickte Oberlippe, zwei kieferartige Gebilde und eine sehr stark umgeformte Unterlippe erkennen, aber diese Deutung ist sehr unsicher.

Der Darm zerfällt in 3 deutlich getrennte Abschnitte. Der schlauchförmige Vorderdarm bildet nur wenig Schlingen (oft nur eine) und reicht bis zum 5. Segment. Der viel dickere Mitteldarm ist gerade gestreckt und mit Anhangsdrüsen versehen, er reicht bis in das 10. Segment. Ihm schließt sich der wieder dünne Enddarm an, der sich mehrfach in Windungen legen kann.

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

Ein Paar, bei den typisch pädogenetischen Larven sehr umfangreiche, Speicheldrüsen (Taf. 1 Fig. 1, Taf. 2 Fig. 14 *S. D*) liegen im 5. und 6. Segment seitlich vom Darm. Jede von ihnen ist im gut entwickelten Zustande deutlich in 2 Teile gesondert, die winklig gegeneinander geneigt liegen. Die zwei aus den Speicheldrüsen entspringenden Vasa efferentia ziehen die größte Strecke ihres Weges voneinander getrennt unter dem Gehirn entlang und vereinigen sich zu einem einzigen Gange, der erst kurz vor der Mundöffnung in den Schlund mündet. Ein eigentliches Fressen oder Benagen des Holzes findet nicht statt, da die Beschaffenheit der Mundwerkzeuge dies nicht zuläßt. Die Tiere benetzen mit dem holzlösenden Secret der Speicheldrüsen die Fraßstellen, um dann die in Lösung gegangene Nährmasse aufzusaugen. Eine Folge dieser Ernährungsart sind die charakteristischen Fraßfiguren, die schon ihre Würdigung fanden (S. 72).

Durch die Mundöffnung gelangt die Holzlösung in den ziemlich langen Ösophagus, der bei Larven jugendlichen und mittleren Alters in fast beständiger saugender Bewegung ist.

Bei seinem Übergange in den Mitteldarm ragt der Ösophagus ein Stück weit in diesen hinein und besitzt hier ein von Kahle aufgefundenes Ventil. Der gerade Mitteldarm (Taf. 1 Fig. 1 *M. D*) gliedert sich in 2 Teile, von denen der erste eine ziemlich gleich dicke Röhre von dem 4—5fachen Durchmesser des Ösophagus bildet. Am Ende des ersten Drittels seiner Länge liegen symmetrisch 2 Anhangsorgane, jedes aus einem kleineren nach vorn und einem größeren rückwärts gerichteten Blindsack gebildet. Der zweite Teil des Mitteldarmes ist von länglich-ovaler Gestalt und mehr oder weniger blasenartig erweitert. Gegen sein Ende läuft er spitz zu und nimmt an der Übergangsstelle in den Enddarm die 4 Malpighi'schen Gefäße auf. Die Darmwand wird gebildet aus großen vier- oder vieleckigen Zellen, die einen großen Kern führen.

Der Enddarm ist eine Röhre ungefähr vom Querschnitt des Ösophagus; sie führt mit einigen Windungen in den etwas erweiterten After, der von den erwähnten Analklappen begrenzt wird.

Bereits älteren Beobachtern war ein merkwürdiger Darminhalt aufgefallen. So berichtet Wagner von einer vom Tractus intestinalis unabhängigen farblosen Röhre, die die Schleimhaut zu vertreten schien. Durch vielfache Windungen erreichte die Röhre eine viel bedeutendere Länge, als sie das ganze Tier besaß. Ihr Inhalt war bei jüngeren Tieren gelblich, erhärtete und färbte sich bei älteren braun, besonders bei Mutterlarven. Nach Wagner's Vermutungen

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

ist durch dieses Gebilde eine Verlängerung des Darmes zur besseren Ausnützung der Nahrung geschaffen. Pagenstecher hält die Röhre nicht für „einen Teil der Organisation des Darmkanales", sondern für ein strukturloses hautartiges Gebilde, vielleicht ein Secret der Magenspeicheldrüsen, das die Nahrung umhüllt. Auch Kahle findet in dem durch gelbliche Färbung hervortretenden Mitteldarm ein gelbes Secret von ziemlich zäher Konsistenz, das oft in Form von scharf umrissenen zickzackförmigen Strängen erscheint. Die anderen Beschreiber der *Miastor*-Larve haben eine derartige Röhre nicht gefunden, und Ganin hebt das Fehlen ausdrücklich hervor.

Es gelang mir, diesen merkwürdigen Darminhalt bei allen pädogenetischen Larven, aber auch nur bei diesen, nachzuweisen; nur ganz junge pädogenetische Tiere besaßen ihn noch nicht.

Er tritt nach einer kurzen Zeit bei den jungen Tieren als vollkommen durchsichtiges einfaches Band auf, das, aus dem ersten Teile des Mitteldarmes kommend, in den zweiten hineinragt; es ist in diesem Zustande leicht zu übersehen. Das Band legt sich dann am Ende des blasenartigen Darmes in einigen Schlingen zusammen und verfärbt sich gelblich, wodurch der gefärbte Inhalt von der durchsichtigen gleichartigen Umhüllung unterscheidbar wird. Mit dem Alter der Larve verlängert sich das Band, neue Schlingen legen sich zu den alten, und der Inhalt wird zäher und kräftiger gefärbt. Die Ablagerung der Schlingen geschieht ganz regelmäßig, durch den Druck der neu hinzutretenden Schlingen werden die alten fester zusammengepreßt, und die Umkehrungsstellen erscheinen eckig. Man hat den Eindruck, als ob es sich um Pilzhyphen handle, deren Aufnahme natürlich schon durch die rein saugende Tätigkeit der Mundwerkzeuge ausgeschlossen ist; außerdem versagt jegliche Cellulosereaktion.

Man kann sich gute Präparate des Bandes verschaffen, indem man den herauspräparierten Mitteldarm an beiden Enden mit Nadeln faßt und auseinanderzieht. Der Knäuel fällt dann heraus und läßt sich bei vorsichtiger Behandlung leicht als ein zusammenhängender Faden auseinanderwickeln. Der Faden nimmt wenig mehr Farbe an als das Chitin der Haut, Zellen und Kerne können nicht festgestellt werden. An den Umkehrungsstellen kann man erkennen, daß der Querschnitt des Bandes eher flach-oval als kreisförmig ist.

Die beste Erklärung dieses Gebildes scheint mir die zu sein, daß es sich um die peritrophische Membran handelt. Diese

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

dürfte hier, wie bei anderen Insecten, ausgestoßen werden, solange der Enddarm funktioniert. Der Enddarm scheint bei den typisch pädogenetischen Larven nur kurze Zeit durchlässig zu sein, und zwar im jugendlichen Stadium; es findet sich bei diesen Maden keine Ablagerung der Membran. Bei älteren pädogenetischen Tieren jedoch, bei denen die Eier bereits das Ovar verlassen haben und sich in der Leibeshöhle weiter entwickeln, ist der Enddarm sicher undurchlässig und erfährt schließlich mit anderen Organen eine (gleich zu besprechende) Auflösung. Von diesem Stadium an wird nun in den Larven die peritrophische Membran, die schließlich nur noch Unverdauliches enthält, im Darme selbst abgelagert. Mit zunehmendem Alter vergrößert sich die Menge des abgelagerten Bandes immer mehr, bis es dann bei alten Mutterlarven das ganze Lumen des Mitteldarmes erfüllt. Wenn die Organe der Mutterlarven nach und nach aufgelöst werden, bleibt der erhärtete Darminhalt unverändert bestehen, und man findet daher in den Häuten längst abgestorbener und von den Tochterindividuen verlassener Tiere dieses gelbe Gebilde, das die Form des umgebenden Darmes angenommen hat (Taf. 1 Fig. 7 *M. D*). Es ist mit den Tracheen der einzige Rest, der von dem gesamten Körperinhalt der Made in der leeren Haut zurückbleibt; er ruft zunächst den Eindruck einer Chitinverdickung hervor. Bisweilen sieht man, daß diese Reste aus nebeneinanderliegenden und zusammenhängenden Bändern gebildet werden, meist ist die Aneinanderlagerung so dicht, daß man nur eine gelbe (bis braune) gestreifte Masse wahrnimmt. Mit ziemlicher Regelmäßigkeit ist an den verlassenen Häuten der letzte erweiterte Teil des Mitteldarmes so erhalten, daß er das Aussehen einer Keule hat. Doch findet man auch häufig den ganzen Mitteldarm mit den Darmblindsäcken von dem Bande ausgefüllt, so daß dadurch ein Bild des Verdauungstractes von dem Darmventil an bis zur Einmündungsstelle der Malpighi'schen Gefäße entsteht. Die Malpighi'schen Gefäße, der Ösophagus und der Enddarm sind nie mit den gelben Resten erfüllt; nur selten sieht man noch rudimentäre Partikel von ihnen.

Am Ende des 14. Segments liegt der After, neben dem 2 symmetrische Analklappen stehen, welche weit vorstreckbar sind und auch wieder vollständig in das Segment zurückgezogen werden können, wodurch der Enddarm geschlossen wird. Ferner umgeben den After kranzförmig 6 bewegliche Chitinhaken.

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

Ein gut ausgebildeter Muskelschlauch befähigt die jungen Tiere zu lebhaften Bewegungen. Der Bewegung dienen kleine Chitinzähnchen, die in dicht hintereinanderliegenden Querreihen angeordnet sind und die Made gürtelartig umgeben. Sie fehlen dem 1., 3. und 14. Segment (Kopf nicht als Segment gerechnet), befinden sich im 2. am hinteren Rande, während sie sonst am Vorderrand jeden Segments stehen. Es sind durchschnittlich je 10 Querreihen vorhanden, dorsal etwas weniger, während in der Mitte der ventralen Seite die Zahl etwas höher ist. Die Chitinspitzen sind sowohl auf der Bauch- wie Rückenseite entwickelt, zum Unterschiede von anderen sehr nahe stehenden Cecidomyidenlarven, die solche Spitzen nur ventral tragen und nur auf einer „Unterlage" leben. Diese Tatsache steht im Zusammenhang mit der bereits erwähnten tactischen Reaktion (Tangoreflex) der jungen typisch pädogenetischen Larven, durch die die Tiere zum Aufenthalt in engen Rillen und Spalten des Holzes und der Borke gezwungen sind. Da in solchem Falle die dorsale wie die ventrale Seite der Made an das umgebende Holz stößt und für die Fortbewegung in Betracht kommt, so sind auch an beiden Seiten die Chitinspitzen vorhanden. Fühlt sich die Larve nicht zugleich dorsal und ventral mit der Umgebung in Berührung, so sucht sie sich eine derartige Berührungsfläche zu verschaffen. Daß nicht eine Flucht vor dem Lichte die Ursache des Tiefwanderns ist, wurde durch Versuche bewiesen.

Bei dem gegenseitigen Verschieben der Segmente, dem Ausstrecken und Zusammenziehen der Larve, werden die Spitzen nach Bedarf gegen die Unterlage gedrückt und liefern dadurch die Stützpunkte zur Fortbewegung. Eine ähnliche Aufgabe haben die in der Umgebung des Afters gelegenen Chitinhäkchen, die, ins Holz eingeschlagen, durch Zusammenziehen der Made deren Rückwärtsbewegung bewirken. Die Häkchen können in das Segment zurückgezogen werden.

Eine weitere Bewegungsart ist außer dem schon erwähnten Fortschnellen (vgl. S. 72) folgende: der spitze und stark chitinisierte Kopf (mit dem 1. Segment) wird gegen das 2. Segment zurückgebogen und gegen die Unterlage gedrückt; er bildet jetzt den Stützpunkt zum Nachziehen der anderen Segmente, die dabei teilweise ineinandergeschoben werden. Ist dies geschehen, so faßt das Tier mit dem letzten Segment festen Fuß und dehnt den Körper in der Richtung nach dem Kopfe wieder aus. Die große Beweglichkeit des Kopfes und des 2. Segments sowie das Zurückziehen dieser beiden

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

Segmente in die folgenden wird durch eine im 2., 3. und 4. Segment besonders stark entwickelte Muskulatur ermöglicht. Diese und die vorher beschriebene Art der Fortbewegung gehen meist Hand in Hand.

Das Nervensystem (Taf. 2 Fig. 14—16) ist gut entwickelt. Zu erwähnen ist ein großes Ganglion, daß dem eigentlichen Gehirn vorgelagert ist und als Träger der Augen fungiert (Ganglion opticum). Dieses Ganglion liegt im 2. Segment und ist von dreiteiliger, herzförmiger Gestalt. Die Augen sind eiförmige Gebilde, deren untere Hälfte mit violettrotem Pigment angefüllt ist, das dem ganzen Gebilde seine Farbe gibt. Über dem gefärbten Teile liegt eine sehr durchsichtige Linse, die schwer zu sehen ist. Da der Pigmentbelag an den Wänden vorn und hinten weit heraufreicht, so erscheinen die Augen in geneigter Lage wegen der Durchsichtigkeit der Linse bohnenförmig. Bei den typisch pädogenetischen Larven sind nun die beiden Augen dicht aneinandergelagert und berühren sich mit den einander zugekehrten Seiten, so daß die bekannte X-Form erscheint.

Der Fettkörper (Corpus adiposum) läßt lange Zeit einen kleinen isoliert liegenden Teil von viereckiger bis ovaler Gestalt gleich hinter dem Gehirn im 4. und 5. Segment unterscheiden. Weitere langgestreckte Lappen finden sich symmetrisch zur Sagittalebene angeordnet, sie behalten ihre scharf umrissene Form nur kurze Zeit. Hat die Larve eine Größe von 1,6 × 0,168 mm erlangt, so haben die seitlichen Lappen derart an Masse zugenommen, daß sie sich dicht aneinander lagern, teilweise ineinander übergehen und wie eine einheitliche Fettmasse wirken. Zugleich geht eine Veränderung mit den Fettropfen vor sich, auch diese nehmen an Menge und Größe zu und bewirken mit der allgemeinen Ausdehnung des Fettkörpers ein Undurchsichtigwerden der pädogenetischen Larve mittleren Alters. Die glasige Durchsichtigkeit der Jugend ist damit verschwunden, und an ihre Stelle ist eine durch das Fett bedingte milchig weiße Farbe getreten. Über die Auflösung des Fettkörpers berichte ich weiter unten im Zusammenhange mit der Auflösung der anderen Organe.

Am hinteren Ende zweier seitlicher Fettlappen liegen, mit dem Fettkörper eng verbunden, die beiden Ovarien als helle, ovale Ballen. Sie sind im Anfangsstadium so durchsichtig, daß es leicht zu verstehen ist, wenn die ersten Beobachter sie nicht fanden. Da

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

sie mehr als die anderen Organe Farben annehmen, sind sie durch Färbung leicht sichtbar zu machen. Die Eifollikel sind dann gut zu erkennen. Auf die Entwicklung des Eies und des Embryos innerhalb und dann außerhalb des Ovars will ich nicht eingehen, da hierüber die ausführliche Arbeit Kahle's berichtet, auf die ich verweise.

Veränderungen der pädogenetischen Larve. Die Zeit der Aufnahme der pädogenetischen Fortpflanzung bei den jungen geschlüpften Larven und die ganze Zeitdauer vom Ausschlüpfen einer Generation bis zum Gebären einer neuen kann nicht allgemein angegeben werden, da sie von den äußeren Umständen der betreffenden Kolonie abhängig ist. Temperatur, Feuchtigkeit und Nahrungsverhältnisse spielen eine große Rolle. Doch kann man bei einer gut gedeihenden Kolonie beobachten, daß die ausgeschlüpften Larven nach ungefähr 5 Tagen mit der Ausbildung einer weiteren Generation beginnen und daß sich der Zeitraum zwischen dem Ausschlüpfen zweier aufeinanderfolgenden Generationen auf ungefähr 14 Tage (auch mehr) beläuft.

Beim Verlassen des Mutterleibes ist die junge Larve mit ihrer Ausbildung fertig — auf den Vorgang des Ausschlüpfens komme ich weiter unten zu sprechen — und weist bereits das hauptsächlichste Kennzeichen der jugendlichen pädogenetischen Form auf, nämlich eine verhältnismäßige Durchsichtigkeit, die die Lage der Organe deutlich erkennen läßt. Der Fettkörper wird aus einzelnen gut begrenzten, langgestreckten Schläuchen gebildet, die aufgespeicherte Reservestoffe in Form kleiner Fettröpfchen enthalten und wegen ihres geringen Querschnittes und ihrer scharfen Umgrenzung den Blick zwischen sich hindurch zu den anderen Organen frei lassen.

Mit der Entwicklung der Embryonen gehen im Innern der Mutterlarve Veränderungen vor sich, die sich am deutlichsten am Fettkörper zeigen. Die Larve wächst während dieser Zeit noch weiter, weniger durch eine Neubildung von Zellen als durch Vergrößerung der alten, was sich besonders bei der Hypodermis verfolgen läßt, deren Zellen ihre ursprüngliche Größe bald um ein bedeutendes übertreffen (Taf. 2 Fig. 23): von 0,026 auf 0,052 mm Durchmesser.

Mit zunehmenden Alter wird die typisch pädogenetische Mutterlarve in ihren Bewegungen immer träger und hört, wenn sie eine

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

Länge von 3—4 mm erreicht hat, mit der Nahrungsaufnahme durch den Mund auf. Die meist zahlreichen Embryonen (5—30) sind unterdes in ihrer weiteren Entwicklung in der Leibeshöhle weit vorgeschritten und haben die Form junger Larven angenommen. Jetzt löst sich der Fettkörper auf, und die Fettröpfchen zerstreuen sich, die Leibeshöhle ist mit einer Flüssigkeit erfüllt, die infolge der vielen in ihr herumschwimmenden Fettropfen verschiedenster Größe ein milchig-getrübtes Aussehen besitzt. Während die Nährflüssigkeit zur Weiterbildung der in ihr liegenden Embryonen verbraucht wird, hören in dem Muttertiere die Lebensfunktionen allmählich auf, das Herz schlägt kaum noch; die Larve wird zu einem regungslosen Sack. Mit der Aufzehrung der Reste des Fettkörpers setzt eine Auflösung der weiteren Organe ein. Es verschwinden das Herz und die Augen, der Vorder- und der Enddarm sowie die Speicheldrüsen und Malpighi'schen Gefäße, desgleichen die gesamte Muskulatur und das Nervensystem.

Die auffälligste Erscheinung in diesem Stadium bietet die Hypodermis. Sie wird gebildet aus verhältnismäßig großen Zellen (0,05 mm Durchmesser) von vieleckiger Gestalt, deren jede einen großen Kern führt. Die Haut erscheint zu dieser Zeit durch die Einlagerung zahlreicher Fettröpfchen getrübt. Zwischen diesen Fettröpfchen markieren sich helle Linien, die polygonale Felder begrenzen. Diese Felder sind nichts anderes als die sehr großen Hypodermiszellen mit eingelagerten Fettröpfchen, die an den Grenzen der Zellen fehlen. Nicht immer sind die Hypodermiszellen so groß. Bei jugendlichen Larven haben sie nur eine Größe von 0,02—0,03 mm, da sie sich aber beim Wachstum des Tieres nicht vermehren, lediglich an Größe zunehmen, erreichen sie schließlich den erwähnten Durchmesser.

Woher kommen diese Fettropfen in den Hypodermiszellen? Die nächstliegende Annahme ist natürlich die, daß sie aus dem aufgelösten Fettkörper oder aus den zerfallenden Organen stammen. Ich bemerke schon hier, daß es sich wahrscheinlich um aus der Umgebung aufgenommene gelöste Nahrung handelt. Wir müssen bedenken, daß sich die Tiere in einer Lösung von Holzstoff befinden, wie sie dem Tiere als Nahrung dient, der ganze Körper mit einer solchen Lösung überzogen ist. Ich komme auf die Frage wiederholt zurück.

Mit dem Eintreten der Reife der jungen Larven verschwinden auch die Fettröpfchen in den Hypodermiszellen und diese selbst.

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

Von Imaginalscheiben ist zu keiner Zeit etwas zu sehen.

Das Muttertier ist schließlich nur noch ein Schlauch, der durch die Flüssigkeit prall angefüllt ist und je nach Lage und Zahl der Tochterindividuen ausgebeult erscheinen kann. Außer den Embryonen enthält er nur harte Gebilde, die Tracheen und den Darminhalt, zwischen denen größere und kleinere Fettropfen umherschwimmen. Die bewegungslose Mutterlarve nennt Pagenstecher in seiner Arbeit einen „Puppenzustand", ein Ausdruck, der leicht Mißverständnisse hervorrufen könnte und den ich deshalb nicht annehmen möchte.

Die Tochterlarven haben also das Ende ihrer Ausbildung in dem Mutterkörper erreicht. Sie liegen in ihm von zwei Häuten umhüllt; die äußere, das Amnion, ist von langgestreckter ovaler Form, umgibt nur locker die junge Larve und ragt besonders am Kopf und Afterende weit über das Tier hinaus. Sie besitzt weder Chitinspitzen noch Mundwerkzeuge und Antennen. Die innere ist die erste Körperhaut der jungen Larve, sie liegt ihr dicht an, besitzt Mundwerkzeuge, Antennen, Chitinspitzenringe und Afterklappen und -haken. Unter ihr wird kürzere Zeit vor dem Ausschlüpfen eine neue Körperhülle gebildet.

Die Tochterlarven vollführen im Innern der Mutter Bewegungen, die um so lebhafter werden, je näher der Zeitpunkt der völligen Ausbildung und des Ausschlüpfens kommt. Durch solche seitlichen Bewegungen zerreißt meist schon innerhalb der Mutterhaut die äußere embryonale Hülle, aus denen sich das junge Tier, noch von der enganliegenden, aber schon losen ersten Körperhaut umgeben, herauswindet. Bei den sehr heftigen Windungen schlagen der Kopf und die ersten Segmente gegen die stramm gespannte Mutterhaut, die dadurch gesprengt wird, indem sich ein Riß durch ein Segment hindurch bildet. Diese Geburtsöffnung ist an keinen Ort gebunden, doch liegt sie meist innerhalb der vorderen sechs Segmente. Durch weitere schlängelnde und schlagende Bewegungen gelangen die Larven aus der hinter ihnen zusammenschrumpfenden Mutterhaut und veranlassen hier durch Zusammenziehen und Ausdehnen der Segmente ein Zerreißen der ersten Körperhaut, aus der sie sich dann ebenfalls herauswinden.

Gewöhnlich bleibt das Amnion im Muttersack zurück, während die erste Körperhaut außen abgestreift wird. Es können auch beide Hüllen schon innerhalb oder, in seltneren Fällen, beide erst außerhalb der Mutter abgestreift werden. Ich vermute, daß bei der Geburt der Tochterlarven Druckdifferenzen zwischen der im Innern

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

des Mutterschlauches befindlichen Flüssigkeit und jener, die ihn umgibt, mitwirken, infolge deren die Haut so gespannt wird, daß sie durch die Stöße der sich bewegenden jungen Larve leicht zum Platzen gebracht werden kann. Benetzt man eine bewegungslose mit reifen oder fast reifen Tochterindividuen gefüllte Mutterlarve mit Wasser, so platzt die Haut, und die Geburt geht in kürzester Zeit vonstatten.

In der von den Tochterindividuen verlassenen Mutterhülle bleiben, wie schon erwähnt wurde, nur die Tracheen, der verhärtete Darminhalt und, jedoch nicht immer, vereinzelte Fettropfen und die Embryonalhäute der Tochterindividuen zurück.

Unter dem im vorhergehenden Teile beschriebenen Einfluß des Lichtes kommt es zur Bildung von Puppenmüttern (Taf. 1 Fig. 2). Sie gleichen anfangs vollständig den typisch pädogenetischen Mutterlarven, Unterschiede machen sich erst geltend, wenn mit der Produktion von Tochterindividuen begonnen wird. Zunächst dürfte uns auffallen, daß bei gewissen Individuen die Zahl der Tochterlarven eine sehr geringe ist (2—5), besonders kleine Individuen bergen sogar nur eine Tochterlarve. Beobachten wir derartige Individuen genauer, so dürfte uns auffallen, daß sich unter ihnen sehr kleine Exemplare befinden, kaum größer als ganz jugendliche pädogenetische Exemplare. Die volle Größe der typisch pädogenetischen Mutterlarven erreichen sie nie, sondern höchstens eine Größe von $3{,}2 \times 0{,}5$ mm. Wir stellen weiter fest, daß die in solchen Individuen entstandenen Kinder Imaginalscheiben tragen, also zu Puppen und Imagines bestimmt sind, weshalb wir die Mütter als „Puppenmütter“ bezeichnen. Schließlich finden wir die Individuen im allgemeinen nicht in großen Haufen beieinander, sondern sehr vereinzelt. Sie haben die Tendenz sich zu zerstreuen und nach dem Lichte hin zu wandern. Ich gehe auf die Unterschiede noch näher ein.

Die geringe Zahl der erzeugten jungen Larven wird entweder dadurch bedingt, daß im Ovar der jungen Puppenmutter nur die geringe Zahl der Eier zur Entwicklung gelangt, oder es entwickelt sich eine größere Zahl von Eiern, die dann in der Leibeshöhle eine Reduktion erfährt, indem hier nur 2 oder 3 Embryonen weiter entwickelt werden, während die übrigen zerfallen. (Ein Zerfall von Embryonen, der zur Reduktion der Zahl der Eier führt, kann nur erfolgen, solange die Embryonen noch sehr klein sind.) Welcher

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

von den beiden Wegen eingeschlagen wird, scheint nur von dem Zeitpunkte der Lichtbeeinflussung abzuhängen.

Die geringe absolute Größe beweist, daß unter Einwirkung des Lichtes Individuen zur Fortpflanzung übergehen, die unter normalen Verhältnissen noch eine längere Wachstumsperiode vor sich gehabt hätten. Auf die biologische Bedeutung dieser Tatsache komme ich weiter unten zurück.

Wenn die Puppenmütter durchweg beträchtlich kleiner sind, nur eine Größe von $2{,}0 \times 0{,}25$ bis $3{,}2 \times 0{,}5$ mm erreichen, so scheint das zu beweisen, daß mit der Bildung der Puppenlarven eine selbständige Ernährung und ein Wachstum der Puppenmütter aufhört. Ob wirklich jede weitere Ernährung und jedes weitere Wachstum unterbleibt, lasse ich dahingestellt. Jedenfalls werden infolge des Zerstreuens der Puppenmütter die Bedingungen für die Ernährung sehr viel ungünstiger. Besonders bemerkenswert erscheint das Verhalten der Hypodermiszellen. Zunächst erreichen sie nicht die gleiche Größe, nur 0,026 statt 0,052 mm, aber das erklärt sich zur Genüge daraus, daß ja auch die Larve selbst nicht so groß wird. Wir vermissen aber auch jede Ablagerung von Fettröpfchen in den Hypodermiszellen. Diese könnte aber auch nach der vorgetragenen Anschauung nicht erfolgen, da ja das Tier nicht von gelöster Nahrung überzogen ist. Ich sehe in dieser Tatsache (in dem Fehlen der Fettröpfchen in den Hypodermiszellen) eine wesentliche Stütze für die oben ausgesprochene Annahme, daß bei den typisch pädogenetischen Mutterlarven eine osmotische Ernährung durch die Hypodermiszellen erfolgt.

Die Puppenlarven (Taf. 1 Fig. 3, 4) sind so auffallend von den anderen Larvenformen unterschieden, daß sie sehr leicht zu erkennen sind. Ihre Größe schwankt bei der Geburt zwischen $1{,}7 \times 0{,}25$ und $2{,}7 \times 0{,}26$ mm. Die kleinen Individuen von nur 1,7 mm Länge finden sich in der Einzahl in den kleinsten Mutterlarven. Der Fettkörper ist gut ausgebildet, weswegen sie wie die älteren pädogenetischen Tiere undurchsichtig sind, dagegen ist die Muskulatur etwas schwächer als bei den pädogenetischen Larven und den Wanderern entwickelt. Die 3 Thoraxsegmente enthalten die Imaginalanlagen für Beine, Flügel und Schwingkölbchen, im 11. Segment liegen die sich während des Larvenstadiums nicht weiter entwickelnden Anlagen der Geschlechtsdrüsen, und im letzten Segment befinden sich neben den Analklappen die Anlagen für den

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

äußeren Geschlechtsapparat. Alle diese Organanlagen nehmen in hohem Maße Farbe an, treten also bei gefärbten Tieren sehr stark vor den anderen Organen hervor.

Speicheldrüsen, Ösophagus und Enddarm habe ich nicht immer nachweisen können, jedenfalls bleiben sie rudimentär. Im ganzen erscheint der Darm gleich dem der pädogenetischen Larven angelegt, doch ist er kürzer und einfacher, der Mitteldarm nicht so weit ausgebuchtet. Eine Ablagerung von peritrophischer Membran mit verhärtetem Darminhalt kommt nicht vor.

Charakteristisch ist die Stellung der Augen (Taf. 2 Fig. 17, 18). Diese sind bei den typisch pädogenetischen Maden und den Wanderern so weit genähert, daß sie sich seitlich und etwas geneigt mit der konvexen Seite berühren. Bei der Puppenlarve sind sie um 0,11 mm auseinander gerückt. Diese Erscheinung wird bedingt durch die Vergrößerung der einzelnen Teile des Nervensystems. Das Vorhirnganglion ist wesentlich größer als bei den typisch pädogenetischen Larven und schiebt dadurch die Augen auseinander.

Bei den Puppenlarven haben die Hypodermiszellen ein ganz anderes Aussehen als die bei den pädogenetischen Muttertieren. Zwar sind sie auch großkernig, doch nicht über die normale Größe gewöhnlicher Hypodermiszellen hinausgehend (durchschnittlich von 0,015—0,21 mm Durchmesser). Ihnen fällt ja auch eine andere Aufgabe als bei den Muttertieren zu. Sie haben die Puppenhaut zu bilden, während eine Ernährung durch sie nicht stattfindet (vgl. hierzu Taf. 2 Fig. 24). Da auch, wie erwähnt, der Darm rudimentär ist, sind die Puppenlarven für ihre Ernährung lediglich auf den Mutterkörper angewiesen, und zwar dürfte die Nahrungsaufnahme hier osmotisch erfolgen. Eine Nahrungsaufnahme nach der Geburt auf dem einen oder anderen Wege findet nicht mehr statt.

Das auffälligste Kennzeichen der Puppenlarven ist die Spathula sternalis, die Brustgräte (Taf. 1 Fig. 3, 8, 9). Es handelt sich um ein Organ, das den Gallmückenlarven eigentümlich ist, aber je nach der Art Verschiedenheiten aufweist. Übereinstimmend ist bei allen Arten die ventrale Lage in der Mittellinie des 1. Thoraxsegments. Hier durchzieht ein stark chitinisierter Stiel die ganze Länge des Segments als Verdickung der Haut. Die Basis und die Spitze dieses Chitinstieles sind verbreitert, und die etwas über die Haut hervorragende Spitze trägt ein oder mehrere Zähnchen, deren Form und Zahl je nach der Art verschieden ist.

Bei der Puppenlarve von *Miastor metraloas* beginnt die ver-

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

dickte und nach den Rändern etwas ausgezogene Basis der Brustgräte an der Grenze des 1. und 2. Thoracalsegments, der sich anschließende leicht gebogene Stiel geht unter der Haut des 1. Segments nach vorn und verläuft am vorderen Rand dieses Segments in die besonders stark chitinisierte frei liegende Spitze. Es ist ein einzelner abgerundeter Höcker, der aus der Haut hervorragt, sich nach beiden Seiten zu schwach einbuchtet und dann wieder unter der Haut je eine schwache Chitinspange entsendet, die eine kurze Strecke der Segmentgrenze folgt. Das ganze Organ ist rotbraun gefärbt und hebt sich auffallend gegen die farblose Haut ab.

Bei sehr jungen Puppenlarven findet man die Brustgräte erst teilweise, und zwar die Spitze, chitinisiert, so daß bei flüchtiger Beobachtung eine Verschiedenheit vorzuliegen scheint, doch erfahren die anderen Teile sehr bald ihre Verdickung und Färbung.

Von den früheren Bearbeitern der *Miastor*-Larve haben diese Brustgräte nur Wagner und Ganin beobachtet, die Anderen fanden sie nicht; es läßt sich daraus wohl ein Rückschluß ziehen auf die Formen, die den Betreffenden zur Untersuchung vorlagen. Wagner, der Entdecker der Larve, fand das Organ nur bei starken, mit kräftig entwickelter Muskulatur und reichlichen Fettkörpern versehenen Exemplaren, während es bei vielen nur als Ansatz vorhanden war und den meisten Tieren ganz fehlte. Ganin berichtet, daß alle Larven, die er untersucht hat, die Brustgräte besaßen, er beschreibt sie allerdings weit einfacher. Pagenstecher und Kahle erwähnen ausdrücklich das Fehlen des Organs.

Über den Zweck der Spathula sternalis gehen die Ansichten der Forscher auseinander. Rübsaamen, der das Organ für viele Gallen bewohnende Gallmückenlarven beschrieben hat, macht in seiner „Lebensweise der Cecidomyiden“ (1899, p. 529 ff.) einige Angaben. Danach soll es ein Bewegungsorgan der Larve sein oder zur Veränderung der Lage der Larve innerhalb der alten Larvenhaut (Tönnchen) und der Galle dienen. Bei gewissen Larven, die ihre Gallen zur Verwandlung in der Erde verlassen, soll es eine fortschnellende Bewegung ermöglichen. Von anderer Seite wird angenommen, daß die Mundwerkzeuge der Maden ungeeignet sind, die Verletzung der Nährpflanze zu vollziehen, um den ernährenden Saft zum Ausfließen zu veranlassen. Hier soll die Gräte als Ersatz dienen. Ferner wird gesagt, daß das Organ einen Bohrapparat darstelle, mit dem die in der Galle selbst sich verwandelnden Larven die Wandung fast ganz durchbohrten, so daß die Puppe oder die Imago das stehen gebliebene

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

dünne Häutchen leicht durchbrechen könnten. Endlich soll der Chitinstiel bei der Anfertigung der Kokons Verwendung finden. Brauer berichtet in seiner Schrift „Die Zweiflügler d. k. Mus. zu Wien" von der Ausrüstung der Cecidomyidenlarven „mit einer als Fuß dienenden Chitinplatte, welche aus einem queren Spalte des 3. Ringes hervorstreckbar ist"; ich habe niemals ein sonderliches Hervorstrecken der Brustgräte aus dem Segment oder deren Verwendung als Bewegungsorgan überhaupt beobachten können. In gewissen Grenzen mögen die Ansichten Wagner's und Ganin's zutreffen, nach denen das Organ beim Gangbohren oder beim Einziehen des Kopfes als Stützpunkt Verwendung finden soll. Doch kann ich für die *Miastor*-Larve der Brustgräte keine wesentliche Bedeutung zumessen, da sich alle die Funktionen, die von dem Organ ausgeübt werden sollen, bei der pädogenetischen Form auch ohne dasselbe vollziehen.

Wie ihre Erzeugerinnen sind die Puppenlarven positiv heliotropisch. Sie setzen den von den Puppenmüttern zum Lichte hin eingeschlagenen Weg fort und gelangen an das obere Ende des Baumstumpfes oder an Risse in der Borke, wo sie sich verpuppen.

Bei der Charakterisierung der Wanderer (Taf. 1 Fig. 5, 6) kann ich mich kurz fassen, da sie anatomisch vollständig der jungen pädogenetischen Form gleichen. Ihr einziges, aber sehr auffallendes Merkmal ist die gelbe Färbung der Fettkörperlappen, die so lange bestehen bleibt, wie die Larve die Lebensweise der Wandererform besitzt; an Durchsichtigkeit übertreffen sie noch die jungen pädogenetischen Tiere. Die Wanderer sind außerordentlich lebhaft und, außer den Individuen, die sich in der Tiefe der Borke oder des Bastes befinden, immer in Bewegung. Sie zeichnen sich durch größere Ausdauer und Widerstandsfähigkeit vor den anderen Formen aus, ihrer Wanderungen ist schon genügend Erwähnung getan (vgl. S. 79, 86). Die gelben Fettkörperlappen bleiben in ihrer stark umrissenen Form bestehen, selbst wenn die Tiere von ihrer ursprünglichen Größe von $1{,}2 \times 0{,}13$ auf $1{,}7 \times 0{,}17$ mm herangewachsen sind. Ebenso bleiben die Ovarien in ihrer anfänglichen Gestalt bestehen, eine Entwicklung der Eier tritt nicht ein. Da der Enddarm funktionsfähig bleibt, solange die Larve ein Wanderer ist, kommt es zu keiner Ablagerung verhärteter Substanz im Mitteldarm. Über die Entstehung aus pädogenetischen Mutterlarven sowie die spätere Umwandlung zur typisch pädogene-

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

tischen Form vgl. S. 88, 89. Die Wanderer zeigen keine ausgesprochene Zu- oder Abneigung gegen das Licht.

9. Rückblick.

Die Unterschiede der einzelnen Larvenformen.

a) Die typisch pädogenetische Larve.

Die stark umgebildeten und verschmolzenen Mundwerkzeuge sind saugend (S. 71, 93).

Zwei gut entwickelte Speicheldrüsen liefern ein Holz lösendes Secret, das schon außerhalb des Körpers die Verdauung einleitet (S. 94).

In dem mit 2 geteilten Blindschläuchen und 4 Malpighi'schen Gefäßen versehenen Darm lagert sich mit zunehmendem Alter der Larve die peritrophische Membran ab, die unverdauliche Speisereste umhüllt. Der Enddarm funktioniert in diesem Stadium nicht mehr (S. 95, 96).

Das Wachstum der Fettkörper veranlaßt ein Undurchsichtigwerden der anfangs durchsichtigen Made (S. 98).

Die Augen sind einander genähert, durch die Berührung ihrer konvexen Seiten entsteht die bekannte X-Form (S. 98).

Die Hypodermis besteht aus vier- oder vieleckigen Zellen, die je einen großen Kern führen. Sie erreichen bei den erwachsenen Tieren einen Durchmesser von 0,05—0,06 mm (S. 100).

Imaginalscheiben werden nicht gebildet (S. 101).

Durch eine tactische Reaktion werden die Larven zum Aufenthalte in Holz- und Borkerissen oder zwischen eng aneinanderliegende Holz-Borkestücke und durch die Art der Ernährung zu geselliger Lebensweise gezwungen (S. 71, 77).

Die Zahl der Nachkommen ist immer groß, sie schwankt zwischen 5 und 30.

Der Zeitraum zwischen dem Ausschlüpfen zweier aufeinanderfolgender Generationen beträgt ungefähr 14 Tage (S. 99).

Größenverhältnisse: jung: 1,3 × 0,15 bis 2,6 × 0,25 mm, mittel (undurchsichtig): 1,6 × 0,15 bis 3,4 × 0,3 mm, alt (mit Tochterlarven): 2,8 × 0,5 bis 4,9 × 0,6 mm.

b) Die Wanderer (S. 106) gleichen im anatomischen Bau den jungen typisch pädogenetischen Larven, von denen sie sich durch die auffallende gelbe Farbe des Fettkörpers unterscheiden.

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

Sie behalten ihre Durchsichtigkeit bei.

Von viel größerer Lebhaftigkeit als die anderen Larvenformen, zeigen sie auch größere Widerstandsfähigkeit als diese.

Eine peritrophische Membran gelangt nicht im Darm zur Ablagerung, der Darm funktioniert in seiner ganzen Länge.

Ihr Verhalten gegen das Licht ist indifferent.

Maße: 1,2 × 0,13 bis 1,7 × 0,17 mm.

c) Die Puppenmütter (S. 102, 103) gleichen in ihrem anatomischen Bau anfangs vollständig den typisch pädogenetischen Mutterlarven.

Während jedoch diese im Stadium der Entwicklung der Tochtergeneration weiter wachsen, findet bei den Puppenmüttern während dieser Zeit keine Größenzunahme statt.

Daraus ergibt sich die geringe Größe der Form (s. unten) und auch die Beschaffenheit der verhältnismäßig kleinen Hypodermiszellen (ungefähr 0,026 mm Durchmesser).

Die Puppenmutter entwickelt in ihrem Innern nur 2—3 (höchstens 5) Tochterindividuen, die Puppenlarven. Die geringe Zahl wird entweder dadurch erreicht, daß nur ein bestimmter Teil der Eier im Ovar zur Entwicklung gelangt oder die Zahl der Embryonen in der Leibeshöhle auf 2—3 reduziert wird.

Die Puppenmütter wandern dem Lichte entgegen. Dementsprechend finden wir sie meistens vereinzelt. So erklärt es sich, daß wir keine Fettropfen in der Hypodermis finden. Ob bei Anhäufung von Puppenmüttern, die auch vorkommt, sich die Tiere anders verhalten, weiß ich nicht.

Sie können bereits bei so geringer Größe fertige Puppenlarven enthalten, bei welcher typisch pädogenetische Larven noch nicht mit der Ausbildung von Embryonen begonnen haben.

Maße: 2,0 × 0,25 bis 3,2 × 0,5 mm.

d) Die Puppenlarve (S. 103—106).

Mundwerkzeuge und Speicheldrüsen sind rückgebildet, desgleichen der Darm schwächer entwickelt.

Der Fettkörper ist von Anfang an stark ausgebildet, weshalb die Larven auch in der Jugend nicht klar durchsichtig sind.

Die peritrophische Membran wird nicht abgelagert.

Die Augen sind auseinandergerückt, ein Umstand, der mit einer Vergrößerung der Ganglien zusammenhängt.

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

Die Hypodermis ist normal, die Zellen 0,02 mm im Durchmesser. Imaginalanlagen sind vorhanden.
Ventral am Thorax tritt die Spathula sternalis auf.
Die Larven zeigen positiven Heliotropismus.
Maße: 1,7 × 0,25 bis 2,7 × 0,26 mm.

Die Entstehung der verschiedenen Larvenformen.

a) Die typisch pädogenetische Larve entsteht unter Abschluß von Licht, stets, solange dieser anhält.

Die Larve entwickelt wieder typisch pädogenetische Tochterlarven. Diese Art der Fortpflanzung scheint unbegrenzt zu sein.

b) Unter der Einwirkung des Lichtes auf Kolonien von typisch pädogenetischen Larven kommt es gleichzeitig zur Bildung von Wanderern und Puppenlarven (S. 90).

Die Wanderer werden bei Lichteinfluß von pädogenetischen Mutterlarven gebildet.

c) Die Bildung von Puppenlarven erfolgt unter dem Einfluß des Lichtes, es werden typisch pädogenetische Mutterlarven zu Puppenmüttern, indem in ihnen entweder nur 2—3 Eier zur Entwicklung gelangen oder die Zahl der schon in Entwicklung begriffenen Eier und Embryonen auf die angegebene Zahl reduziert wird (S. 102).

Da sich in der Tiefe der Baumstümpfe stets Stellen befinden, zu denen das Licht nicht dringen kann, werden dort auch jahrelang in ununterbrochener Generationsfolge typisch pädogenetische Larven als solche erhalten bleiben.

Die Bedeutung der Larvenformen.

a) Die typisch pädogenetische Larvenform repräsentiert eine Anpassung an eine starke Vermehrung an Ort und Stelle unter Ausschluß der normalen Fortpflanzungsweise, die unter den obwaltenden Verhältnissen nicht erfolgen kann, ferner an die eigenartigen Ernährungsverhältnisse. Die geselligen Larven finden sich eingehüllt in einen gelösten Speisebrei (S. 71); die Hypodermis, die weder eine neue Haut noch Imaginalscheiben zu bilden hat, scheint eine osmotische Ernährung zu vermitteln (S. 100).

b) Die Wanderer repräsentieren eine Larvenform, die berufen ist, beim Eintritt von Existenzbedingung, die für die typisch pädo-

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

genetischen Tiere ungünstig sind (Trockenheit, Licht), den Wohnort zu behaupten, auch neue Wohnorte in der Nachbarschaft zu erobern.

c) Die Bedeutung der Puppenlarven liegt in ihrer Bestimmung für die Bildung der Imagines, und diese dienen der Verbreitung der Art. So erklärt sich ohne weiteres das Vorhandensein der Imaginalscheiben, wohl auch die Beschaffenheit der Hypodermis und das stärker entwickelte Nervensystem (S. 104).

Die Spathula sternalis hat meiner Ansicht nach keine andere Bedeutung als den eines Rückschlags in die ursprüngliche Larvenform

Eigenartig und sicher nicht ursprünglich ist die Ernährung der Puppenlarven. Sie nehmen nach ihrer Geburt keinerlei Nahrung mehr auf und entstehen lediglich, aber in geringer Zahl, auf Kosten des mütterlichen Körpers. Ich sehe die Bedeutung dieser Eigenschaft in Folgendem: wenn die Bedingungen eintreten, unter denen die Puppenlarven entstehen — das wird im allgemeinen nach anhaltender Trockenheit der Fall sein —, so ist es für die Tiere von der größten Wichtigkeit, daß die Entwicklung der Puppen möglichst beschleunigt wird, da jeder Regenguß Rinde und Holz zum Quellen bringt und die Ausgänge schließen kann. Die in Ausbildung begriffenen Puppenlarven würden dann zugrunde gehen. So sehe ich darin, daß sich die ganze Entwicklung der Puppenlarven im mütterlichen Körper vollzieht, dafür aber nur eine geringe Zahl von Nachkommen produziert wird, ein Mittel zu einer starken Beschleunigung der Entwicklung (Zeitdauer nur einige Tage). Auch die Tatsache, daß unter Einwirkung des Lichtes sehr jugendliche Individuen, die sich unter normalen Verhältnissen noch nicht fortgepflanzt hätten, zur Produktion von Puppenlarven übergehen, scheint in ähnlichem Sinn zu deuten. Auch diese Individuen würden sonst aller Wahrscheinlichkeit nach zugrunde gehen, während sie so der Erhaltung der Art dienen.

Der positive Heliotropismus veranlaßt das Wandern der Puppenlarven an solche Stellen, von denen aus es den Imagines leicht ist, ins Freie zu gelangen.

Wie haben wir uns die Entstehung der pädogenetischen Fortpflanzung zu denken?

Von *Miastor* nehme ich an, daß die Vertreter dieser Dipterengattung ursprünglich die normale Art der Fortpflanzung besaßen (Parthenogenese vgl. unten). Die Larven mögen unter der Rinde

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

älterer Stümpfe vom faulenden Baste gelebt haben, doch stets nur in einer solchen geringen Entfernung von der Schnittfläche des Stumpfes resp. einem Risse in der Borke, daß es ihnen möglich war, nach der normalen kurzen Fraßzeit sich an die Lichtöffnung zu begeben und sich dort zu verpuppen. Eine Verpuppung erfolgte nur, wenn die Larve das Licht erreichte. Allmählich mögen die Larven dem Baste nach tiefer und tiefer unter die Rinde eingedrungen sein, so daß schließlich ein Teil von ihnen den Weg zum Lichte nicht mehr fand, der dann vermutlich das Larvenleben beträchtlich ausdehnte, aber doch schließlich zugrunde ging. Es könnten sich nun neben den unendlich vielen zugrunde gegangenen Maden einige gefunden haben, die die Fähigkeit besaßen, sich als Larven zu vermehren. Sobald einmal derartige Individuen aufgetreten waren, wurde die Auslese eine sehr scharfe. Nur die mit dieser Fähigkeit ausgestatteten Individuen würden sich vermehrt haben, alle andern würden ohne Hinterlassung von Nachkommen zugrunde gegangen sein, und so könnte sehr schnell eine Varietät resp. Art mit der eigentümlichen pädogenetischen Fortpflanzung entstanden sein. Man könnte sich vielleicht vorstellen, daß die Verlängerung der Larvenzeit zu einer Reifung und Entwicklung der Eier während der Larvenperiode führte. Die Geschlechtszellen, die ja vielfach ein sehr selbständiges Leben führen, reiften, während der übrige Körper auf einer früheren Stufe stehen blieb. Allerdings würde diese Annahme voraussetzen, daß sich bereits bei der Stammform die Fähigkeit parthenogenetischer Fortpflanzung fand. Leider wissen wir noch nichts über Parthenogenese bei den anderen Cecidomyiden (vgl. die folgende Ausführung über den Axolotl). Kamen die Larven an das Licht, so bedeutete das eine Rückkehr zu den ursprünglichen Lebensverhältnissen, und mit dieser Rückkehr trat auch ein Rückschlag zu der ursprünglichen Art der Fortpflanzung ein. Es entstanden Puppenlarven, Puppen und Imagines. Dazu paßt die Feststellung, daß die Puppenlarven Charaktere besitzen, die ohne Bedeutung für sie sind (Brustgräte), aber als Rückschlagsbildungen aufgefaßt werden können.

Es drängt sich hier ein Vergleich mit dem Axolotl auf, dessen Fortpflanzung von manchen Autoren (Boas) ebenfalls als Pädogenese bezeichnet wird, von Anderen mit Rücksicht auf die Amphigonie als Neotenie (Kollmann). Das Wichtige ist, daß wir es in beiden Fällen mit Larvenformen zu tun haben, die sich fortpflanzen. So möchte ich denn die Frage aufwerfen, ob und inwie-

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

weit Analogien zwischen der Fortpflanzung von *Miastor* und dem Axolotl vorhanden sind.

A. Weismann berichtet in seiner Abhandlung: „Ueber die Umwandlung des mexikanischen Axolotl in ein Amblystoma“ (in: Studien zur Deszendenz-Theorie, Heft 2, Leipzig, 1876): „Es gibt also sicher Siredon-Arten, welche auch unter ihren natürlichen Lebensbedingungen regelmässig die Amblystoma-Form annehmen und sich in ihr fortpflanzen, während es andrerseits mindestens zwei Arten gibt, welche sich unter ihren jetzigen natürlichen Lebensbedingungen nur als Seredon fortpflanzen“ (l. c., p. 238). Zu diesen letztgenannten gehört nun der echte Axolotl, der die Seen um die Stadt Mexiko bewohnt und sich dort niemals in die *Amblystoma*-Form verwandelt, wohl aber diese Verwandlung in der Gefangenschaft unter gewissen Bedingungen eingeht. Über diese Bedingungen unterrichten uns die Versuche des Frl. v. Chauvin (1874), welche zeigten, daß die Axolotllarven ihre Metamorphose zu Amblystomen vollenden, wenn sie (bei richtigem Ernährungszustand usw.) vom Atmen unter dem Wasser zum Atmen über dem Wasser gezwungen werden. Läßt man sie jedoch bei Wasseratmung, so tritt die Metamorphose nicht ein. Nun, berichtet Weismann weiter, mag ein hypothetisches Amblystoma, die Stammform des heutigen mexikanischen Axolotl, „dadurch zum Rückschlag in die Perennibracheniatenform veranlasst worden sein [1]), dass ihm die Möglichkeit, ans Land zu gehen, entzogen und es zum Verharren im Wasser gezwungen worden sei“. Es folgt eine Aufzählung von Gründen, die das Anlandgehen und die Ernährung dort (der Salzgehalt und die Überkrustung des Seebodens und Ufers) erschweren. Den Hauptgrund, daß es nicht zur *Amblystoma*-Bildung kommt, sieht Weismann darin, daß die Luft auf jenem mexikanischen Hochland das ganze Jahr über hochgradig trocken ist. Amblystomen können dort nicht existieren und müssen vertrocknen. Daß früher an der Stelle Verhältnisse gewaltet haben, die die Existenz von Landsalamandern ermöglichten, geht aus den Angaben Humboldt's hervor, nach denen der Wasserspiegel der Seen einst viel höher gestanden hat und die Verdunstung der großen, weniger salzreichen Wasserflächen eine sehr feuchte Atmosphäre geschaffen hat, „welche der Vegetation günstig und der Lebensweise nackter Amphibien angemessen war“.

1) Auf die Deutung der *Amblystoma*-Form als früheres phyletisches Stadium, nicht als Larvenform, gehe ich nicht ein.

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

Weismann meint, daß in der Fortpflanzung des Axolotl keine Parallele „mit der echten Larvenfortpflanzung der Wagner'schen Cecidomyiden-Larven" vorliegt, da es sich beim Axolotl um einen „Rückschlag auf ein älteres phyletisches Stadium" handelt, was bei den Insecten nicht zutrifft. Aber doch glaube ich, daß ein weitgehender Parallelismus zwischen der Fortpflanzung des Axolotl und der von *Miastor* vorhanden ist. In beiden Fällen werden die Tiere vor dem völligen Abschluß der Entwicklung (in der Larvenform) geschlechtsreif. (Die Mehrzahl der Forscher bezeichnet den Axolotl als Larvenform, Weismann bezeichnet ihn [l. c., p. 249] als Rückschlagsbildung. Mir scheint dieser Unterschied in der Auffassung unwesentlich zu sein.) In beiden Fällen ist nach der hier vorgetragenen Auffassung die Fortpflanzung in einem früheren Entwicklungsstadium entstanden unter dem Zwang äußerer Verhältnisse, welche das Tier verhinderten, die Metamorphose zu Ende zu führen. In beiden Fällen kehren die Tiere zur ursprünglichen Fortpflanzung als *Amblystoma* resp. als Fliege zurück, wenn die Tiere in die ursprünglichen Verhältnisse versetzt werden. Daß neben diesen Analogien eine ganze Reihe von Unterschieden besteht, daß das Zurückversetzen in die ursprünglichen Verhältnisse das eine Mal spontan und leicht, das andere Mal nur gezwungen erfolgt, ist mir natürlich bekannt.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Geheimen Regierungsrat Prof. Dr. G. W. Müller meinen herzlichsten Dank auszusprechen für das Interesse, das er dieser Arbeit entgegenbrachte, sowie für die vielen Ratschläge und Unterstützungen während der Abfassung derselben.

Dank schulde ich auch dem Assistenten Herrn Dr. W. Baunacke für manchen nützlichen Rat.

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

Literaturverzeichnis.

1. v. Baer, Karl Ernst, Bericht über eine neue von Prof. Wagner in Kasan an Dipteren beobachtete abweichende Propagationsform, in: Bull. Acad. Sc. St. Pétersbourg, 1863, Vol. 6, p. 239.
2. —, Ueber Prof. Nic. Wagners Entdeckung usw., ibid., Vol. 9, 1866, p: 63.
3. Brauer, Friedrich, Die Zweiflügler des kais. Mus. zu Wien, in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Vol. 47, 1883.
4. Ganin (Hanin), M., Beiträge zur Erkenntnis der Entwicklungsgeschichte bei den Insekten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 15, 1865.
5. —, Neue Beobachtungen über die Fortpflanzung der viviparen Dipterenlarven, ibid., p. 375 ff.
6. Gerstaecker, A., Ueber die Fortpflanzungsweise von Miastor, in: SB. Ges. naturf. Freunde Berlin, Mai 1865.
7. Giard, Alfred, Sur l'organe appelé spathula sternalis et sur les tubes de Malpighi des larves de Cécidomyies, in: Bull. Soc. entomol. France, Vol. 62, 1893.
8. Hegner, R. W., The history of the germ cells in the paedogenetic larva of Miastor, in: Science (N. S.), Vol. 36, p. 124—126, 1912.
9. Hewitt, C. G., The cytological aspect of parthenogenesis in Insects, in: Manchester lit. phil. Soc., Vol. 50, No. 6.
10. Kahle, Walther, Die Pädogenesis der Cecidomyiden, in: Zoologica, Heft 55, 1908.
11. Karsch, Ueber eine Cecidomyide aus den Rhizomorphen des Kohlenreviers bei Burgk (Sachsen), in: Entomol. Nachr., Jg. 13, 1887, p. 198—200.
12. Leuckart, Rudolf, Ueber Metamorphose, ungeschlechtliche Vermehrung, Generationswechsel, in: Z. wiss. Zool., Vol. 3, 1851.

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

13. Leuckart, Rudolf, Zur Kenntnis des Generationswechsels und der Parthenogenesis bei den Insekten, Frankfurt a. M. 1858.

14. —, Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Cecidomyidenlaren, in: Arch. Naturg., Vol. 31, 1, p. 286, 1865.

15. Loew, Hermann (Entomol. Abhandlungen), Ueber den Bernstein und die Bernsteinfauna, Meseritz 1850.

16. Meinert, Fr., Miastor metraloas, in: Naturh. Tidsskr., R. 3, Vol. 3, 1864, p. 37. (Eine deutsche Uebersetzung in: Ztschr. wiss. Zool., Vol. 14, p. 394; s. Siebold.)

17. —, Om Larvespirernes Oprindelse i Miastorlarven, ibid., R. 3, Vol. 3, 1865, p. 83.

18. —, Ednu ed par ord om Miastor, ibid., R. 3, Vol. 3, 1865, p. 225.

19. —, Om Äggets Anlæg og Udvikling og om embryonets förste Dannelse i Miastorlarven, ibid., R. 3, Vol. 8, 1872, p. 345.

20. Metschnikoff (Mecznikow), E., Ueber die Entwicklung der Cecidomyidenlarve aus dem Pseudovum, in: Arch. Naturg., Vol. 31, 1, p. 304, 1865.

21. Müller, G. W., Beobachtungen an pädogenetischen Miastorlarven, in: Zool. Anz., Vol. 40, No. 6/7, p. 172—176, 1912.

22. Pagenstecher, Alexander, Die ungeschlechtliche Vermehrung der Fliegenlarven, in: Z. wiss. Zool., Vol. 14, Heft 4, p. 400, 1864.

23. Rübsaamen, Ewald H., Ueber die Lebensweise der Cecidomyiden, in: Biol. Ctrbl., Vol. 19, No. 16ff., 1899.

24. —, Die Gallmücken des kgl. Museums für Naturkunde zu Berlin, in: Berl. entomol. Ztschr., Vol. 37, 1893, p. 319—417.

25. Salenski, W., Ueber die Metamorphose von Miastor metraloas (russ.), Kiew.

26. Schneider, Robert, Amphibisches Leben in den Rhizomorphen bei Burgk, in: SB. Akad. Wiss. Berlin, 1886, 2. Halbbd., p. 883 bis 900).

27. v. Siebold, C. Th. E., Weitere Erläuterungen über die von Prof. Nic. Wagner beschriebene Insektenlarve. Mitget. von Fr. Meinert; aus dem Dänischen übersetzt von v. Siebold, in: Z. wiss. Zool, Vol. 14, 1864.

28. —, Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden, 1871.

29. Wagner, Nicolaus, Ueber spontane Fortpflanzung der Larven bei den Insekten (russ.), in: Denkschr. kais. Kasanschen Univ., Kasan 1862.

30. —, Beitrag zur Lehre von der Fortpflanzung der Insektenlarven, in: Z. wiss. Zool., Vol. 13, p. 513, 1863.

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

31. Wagner, Nicolaus, Ueber die viviparen Gallmückenlarven; Sendschr. an Siebold, in: Z. wiss. Zool., Vol. 15, p. 106, 1865.

32. Weismann, August, Studien zur Deszendenz-Theorie. II. Ueber die letzten Ursachen der Transmutationen, Leipzig 1876.

33. Winnertz, J., Beiträge zu einer Monographie des Gallmücken, in: Linnaea entomol., Vol. 8, 1853.

Erklärung der Abbildungen.

A. B Aufhängeband
Af After
Am Amnion
Ak Analklappen
at Antennen
Au Auge
B. D Blindschläuche des Mitteldarmes
C. H Chitinhaken um den After
C. S Chitinspitzen der Spitzenringe
Ed Enddarm
Em Embryo
E. Z Epithelzellen des Mitteldarmes
F. K Fettkörper
g. o Ganglion opticum
H. Z Hypodermiszellen
I. A Imaginalanlagen
M. D Mitteldarm
oes Ösophagus
Or Ovarien
P. M Peritrophische Membran
R. T Reste der Tracheen
S. D Speicheldrüsen
S. s Spathula sternalis
T. L Tochterlarven
Ve Vasa efferentia der Speicheldrüsen
V. M Vasa Malpighii

(Alle Abbildungen sind mit dem Abbe'schen Zeichenapparat gezeichnet.)

Tafel 1.

Fig. 1. Junge pädogenetische Larve. Eingezeichnet ist der Darmtractus mit Blindschläuchen und Malpighi'schen Gefäßen, das Hirn mit vorgelagertem Ganglion opticum, die Speicheldrüsen und die Ovarien. 2,6 × 0,25 mm.

Fig. 2. Puppenmutter mit 2 Puppenlarven. Die Organe der Mutter sind aufgelöst, einige Fettropfen schwimmen noch im Muttersack. Die Tochterlarven sind vom Amnion umgeben. 2,0 × 0,25 mm.

Fig. 3. Puppenlarve. Vorderende der Larve ventral mit der Spathula sternalis.

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

Fig. 4. Puppenlarve, dorsal. Die Imaginalanlagen am Thorax, am hinteren Körperende und die Ovarien treten deutlich hervor. 1,7 × 0,25 mm.

Fig. 5. Wanderer, dorsal. Deutliche Gliederung des Fettkörpers. Ovarien sehr durchsichtig. 1,7 × 0,2 mm.

Fig. 6. Wanderer, seitlich. Wie Fig. 5.

Fig. 7. Leerer Hautsack einer alten typisch pädogenetischen Mutterlarve, aus der die Tochterlarven ausgeschlüpft sind. In dem Hautsack nur noch Tracheenreste und der verhärtete Inhalt der peritrophischen Membran, der hier den ganzen Tract des Mitteldarmes ausfüllt. Kopfkapsel mit den Antennen bleibt erhalten. 4,9 × 0,6 mm.

Fig. 8. Spathula sternalis (Brustgräte) der Puppenlarve. Ventrale Aufsicht. Der Stiel liegt unter der Haut, der abgerundete Zapfen ragt aus ihr hervor. 400 : 1.

Fig. 9. Dasselbe seitlich.

Fig. 10. Kopfkapsel mit den Antennen in dorsaler Aufsicht. 400 : 1.

Fig. 11. Kopfkapsel, optischer Schnitt in mittlerer Höhe.

Fig. 12. Kopfkapsel, von der Seite.

Fig. 13. Körperende einer älteren pädogenetischen Larve. Die Chitinhaken sind fast vollständig ausgeschlagen, zwischen ihnen die Analklappen. 400 : 1.

Tafel 2.

Fig. 14. Kopf und Vorderkörper einer typisch pädogenetischen Larve von der Seite. Der Ösophagus zieht unter dem Ganglion opticum und dem Hirn durch. Über dem Hirn der Hirnfettlappen. Speicheldrüsen mit ihren Ausführgängen. 265 : 1.

Fig. 15. Das Gleiche in Aufsicht. Die dem Ganglion opticum aufgelagerten Augen liegen dicht aneinander. 265 : 1.

Fig. 16. Wie Fig. 15 bei tieferer Einstellung, Anfang der Ganglienkette.

Fig. 17. Kopf und Ganglion opticum einer Puppenlarve, seitlich. 265 : 1.

Fig. 18. Das Gleiche in Aufsicht. Die Augen sind auseinander gerückt.

Fig. 19. Epithel des Mitteldarmes einer typisch pädogenetischen Larve älteren Stadiums. Durch die Zellen scheint die peritrophische Membran hindurch, die sich abzulagern beginnt. 140 : 1.

Fig. 20. Ovar einer kürzlich geschlüpften Puppenlarve, an einem Fettkörperlappen befestigt, mit Aufhängeband. 210 : 1.

Fig. 21. Ovar einer älteren Puppenlarve. Differenzierung der Eier. 210 : 1.

Fig. 22. Ovar einer Puppenmutter. In jedem Ovar ist nur ein Ei zur Entwicklung gelangt. Ein Embryo hängt noch am Ovar, von dem

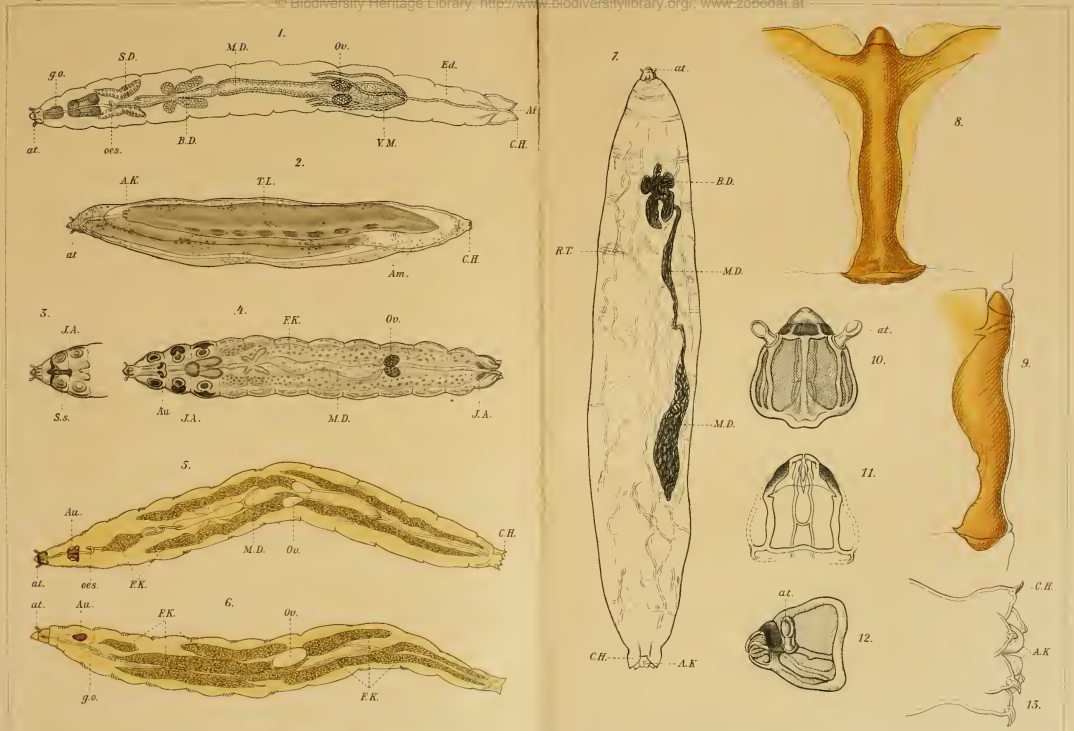
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

anderen hat sich der 2. Embryo bereits gelöst und liegt in der Leibeshöhle. 210 : 1.

Fig. 23. Hypodermiszellen der älteren typisch pädogenetischen Mutterlarve (bis 0,06 mm Durchmesser). Durch die Zellen scheinen die Embryonen hindurch. 400 : 1.

Fig. 24. Hypodermiszellen einer Puppenlarve (0,015—0,026 mm Durchmesser). 400 : 1.

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



F. Springer jun.
Verlag von Gustav Fischer in Jena
P. Weise, Lith. Jena

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