

Morphologie des Hypopygiums, der männlichen Genitaldrüsen und des Verdauungssystems von *Thaumastoptera calceata* Mik (Tipulidae, Diptera).

(Mit 17 Textfiguren.)

Von

Shuwen Liang

(aus Futschau [China]).

Aus dem Zoologischen Institut der Westfälischen Wilhelms-Universität,
Münster i. W.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite		Seite
1. Einleitung	1	7. Das Verdauungssystem der Imago	21
2. Literatur . . .	2	8. Das Verdauungssystem der Larve	23
3. Material und Methode .	3	9. Zusammenfassung der Ergebnisse	29
4. Die segmentale Gliederung der Larve und Imago	5	10. Literaturverzeichnis	30
5. Der männliche Kopulationsapparat (Hypopygium)	9		
6. Die männlichen Genitaldrüsen	16		

Einleitung.

Der Kopulationsapparat („Hypopygium“) der männlichen Dipteren ist seit langem Untersuchungsgegenstand verschiedener Forscher gewesen und in seiner mannigfachen Gestaltung mehr oder weniger eingehend beschrieben worden. Merkwürdigerweise blieb die eigenartige Lageveränderung („Drehung“) des Apparates bei der jungen (frisch geschlüpften) Imago bis in die Neuzeit unentdeckt. — Der interessante Vorgang wurde zuerst 1915 von Christophers (46) bei *Anopheles*-Männchen beobachtet. — Edwards (9) hat dann festgestellt, daß auch bei *Phlebotomus* (Psychodidae) sowie bei Dixiden und Tipuliden (*Molophilus* und *Rhypholophus*) die „emergence of the adult, the tip of abdomen undergoes torsion through an angle of 180°, so that the parts which are morphologically ventral become dorsal, and vice versa.“ — Unabhängig von Christophers

und Edwards fand 1921 Feuerborn (11) bei *Psychoda* die Umdrehung des Hypopygiums. Während die erstgenannten Forscher sich darauf beschränkten, lediglich die Tatsache festzustellen, gab letzterer 1922 (12) eine eingehende morphologische und physiologische Deutung des Drehungsvorgangs, der sich in der Regel kurz nach dem Ausschlüpfen der männlichen Imago vollzieht. Zugleich begründete Feuerborn, unter Hinweis auf die Arbeit Brüels (4), die Ueberzeugung, daß bei Musciden (*Calliphora*) eine Drehung des Kopulationsapparates um 360° vorliegen müsse. Zur Kennzeichnung dieser Verhältnisse schlug Feuerborn die Benennungen „Hypopygium inversum“ bzw. „circumversum“ vor.

Zur restlosen Klärung der Frage, wie die Drehung des Hypopygiums, die Lindner (27) als „einzigartige Tatsache“ bezeichnet, vor sich geht, und zur Aufhellung auch der weiteren Frage, wie sie entwicklungsgeschichtlich zustande gekommen ist, bedarf es natürlich eingehender Untersuchungen an möglichst verschiedenartigen Dipteren. Vor allem ist zunächst natürlich die Feststellung von Interesse, ob die Drehung ein allen Dipteren zukommendes morphologisches Merkmal ist, oder ob etwa bei ursprünglicheren Dipterenfamilien abweichende Verhältnisse vorliegen.

Unter diesem Gesichtspunkt wurde ich durch meinen Lehrer, den Herrn Privatdozenten Dr. Feuerborn, angeregt, den Genitalapparat einer männlichen Tipulide zu untersuchen, wobei die Wahl auf *Thaumastoptera calceata* Mik fiel. — Diese Tipulide wurde zuerst von Mik (30) im Jahre 1866 unter dem neuen Gattungsnamen „*Thaumastoptera*“ beschrieben, und zwar als bisher einzige Art dieser Gattung. Westhoff (37) stellte sie unter die Abteilung Autochinae. Nach Kertész (19) gehört sie zur Unterfamilie der Rhamphidiinae, der Familie der Limnobiidae. Die Larve ist als einzige gehäusetragende Form unter den Tipuliden bekannt. Das brillenfutteralähnliche Gehäuse, das auch von der Puppe bewohnt wird, baut die Larve aus Teilchen zerfallenden Laubes und sonstigem Detritus mit Hilfe besonderer Spinndrüsen.

Das vorliegende Material bot zugleich Gelegenheit, außer auf den männlichen Genitalapparat der Imago, auch auf einige weitere morphologische Eigentümlichkeiten einzugehen, wobei auch die Larve und Puppe berücksichtigt werden konnten. — Die Untersuchungen, deren Resultate im folgenden dargestellt sind, wurden im zoologischen Institut der Westfälischen Wilhelms-Universität zu Münster angestellt. Es möge mir gestattet sein, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Privatdozenten Dr. Feuerborn, für die freundliche Anregung und Unterstützung sowie alle geistige Förderung hier meinen aufrichtigsten Dank zu sagen.

Literatur.

Die zahlreichen Arbeiten, die sich mit der Beschreibung, morphologischen Deutung und Segmentzugehörigkeit der Insekten ganz allgemein oder der Dipteren im besonderen befaßt haben, sollen hier nicht

aufgeführt werden. Auf Einzelheiten der Untersuchungen, soweit sie Unterstützungs- oder Vergleichspunkte für die Betrachtung des im folgenden behandelten Objektes liefern, wird im Laufe der Darstellung zurückzukommen sein.

Kurze Erwähnung mögen an dieser Stelle nur die Arbeiten finden, die sich auf die einschlägigen morphologischen Verhältnisse der Tipuliden beziehen. — Zuerst hat Reaumur in seinem umfassenden Werke „Histoire des insectes“ (33) den Kopulationsapparat der Tipuliden durch einige wenige schematische Abbildungen erläutert und die äußerlich sichtbaren Teile desselben beschrieben. — Ausführlichere Angaben über die Anatomie der Tipuliden (insbesondere der Genital- und Verdauungsorgane) finden wir in dem Werke des französischen Arztes Léon Dufour (8). Untersuchet wurden von ihm *Tipula oleracea lunata* u. a. — Loew (28) hat zur systematischen Charakterisierung der Tipuliden Beschreibungen über die Teile des äußeren männlichen Kopulationsapparates, des Hypopygiums, gegeben. Doch sind die Angaben wenig ausführlich. — Dagegen hat Westhoff in seiner Dissertation „Bau des Hypopygiums der Gattung *Tipula* Meig.“ (37) die einzelnen Teile des Kopulationsapparates vergleichend-anatomisch untersucht und genau beschrieben. Die Untersuchungen Westhoffs an einem umfangreichen Material sind dadurch besonders wertvoll und für die Folgezeit grundlegend geworden, daß eine sorgfältige Homologisierung und gleichsinnige Benennung der einzelnen Teile des Kopulationsapparates angestrebt ist. Nebenbei sei hier bemerkt, daß die seitdem gebräuchlich gewordene Bezeichnung „Hypopygium“ für den aus mehreren Segmenten aufgebauten Kopulationsapparat der Dipteren nicht von Westhoff stammt, wie Kolbe (24) irrtümlicherweise angibt, sondern von Loew. — Untersuchungen über die Begattungsanhänge einzelner Tipuliden verdanken wir ferner Snodgrass (32) und de Meijere (29). — Während die bisher genannten Forscher sich auf äußere Morphologie beschränkten, beschäftigten sich Keuchenius (20), Chlodorovsky (4 und 5) und dann in der neuesten Zeit Bodenheimer (2) mit der histologischen Untersuchung der Genital- und Verdauungsorgane.

Von Keuchenius wurden die Morphologie und Histologie der inneren männlichen Genitalorgane einiger Diptereengruppen eingehender und gründlicher behandelt. Von den Tipuliden hat er bei seinen Untersuchungen *Tipula oleracea* und *Dicranomyia chorea* berücksichtigt. — Spezialarbeiten über die mikroskopische Anatomie der Tipulidenlarve, außer der Arbeit von F. Gerbig (14), liegen, soweit mir bekannt, bisher nicht vor.

Material und Methode.

Die Larve von *Thaumastoptera* wurde zuerst von Lenz (26) beschrieben auf Grund von Material, das in Quellen Holsteins erbeutet wurde. Sie ist ein Bewohner kalter Quellen. Die Larven leben auf

und zwischen dem von dem Quellenrinnsal angefeuchteten und überrieselten Laub. In Westfalen wurde die Larve von Feuerborn festgestellt, und zwar im Jahre 1919 in einem quelligen Sumpfe bei Gütersloh (vergl. Lenz, p. 116), später in verschiedenen Quellen in der Nähe von Havixbeck (Baumberge — nw. von Münster). An letzter Fundstelle konnte ich dann auch in den Monaten April und Mai 1923 in größerer Zahl die Larven erbeuten, im Juni-Juli auch Puppen und Imagines. Die hell gefärbten langbeinigen Imagines halten sich gern auf den Blättern der umstehenden Gesträucher auf und fallen durch ihre typische (auch von Lenz erwähnte) Schaukelbewegung auf. Die reichste Ausbeute lieferte eine Nebenquelle der Aa bei Laasbeck, wo auf einem ausgedehnten, schlammigen Untergrund zwischen rasenartigen Grasbüscheln kleine Quellrinnsale die erforderliche konstante Feuchtigkeit, und umstehende Bäume durch ihr Fallaub die notwendige Nahrung boten. Als zweiter Hauptfundort sei die Maasbecker Aaquelle (ebenso, wie Laasbeck, in der Nähe von Havixbeck) genannt.

Die gesammelten Larven und Puppen wurden zum Teil sofort nach Herausnahme aus ihren Gehäusen zu Totalpräparaten verarbeitet und zum Teil für mikroskopische Untersuchungen konserviert. Für die Aufzucht zur Gewinnung von Imagines wurden die Larven in flachen Schalen gehalten, deren Boden mit feuchtem Fliespapier und einer dünnen Lage zerfallender Erlen- und Buchenblätter bedeckt war. Die Aufzucht gelingt ohne große Schwierigkeit. — Als Nahrung der Larven dienen außer modernem Laub wahrscheinlich besonders Diatomeen, deren Schalen ich in einigen Schnittserien im Darmlumen fand.

Das Puppenstadium währte 10 bis 15 Tage. Bis zum Ende Juli schlüpften die Imagines aus den gezüchteten Larven bzw. Puppen nach und nach aus. An der Fundstelle fand ich Ende Juli nur noch vereinzelte Puppen und daneben viele leere Gehäuse. Die Imagines scheinen nur kurze Zeit zu leben. Die in den Schalen gehaltenen gingen nach einigen Tagen zugrunde.

Die Fixierung des Materials geschah ausschließlich mit dem Henning'schen Gemisch (s. A. Koch, 23).

Da die Larven und Puppen unter dem Schutz des Gehäuses eine verhältnismäßig dünne Chitincuticula besitzen, liefern sie bei geeigneter Konservierung gute Schnittserien. Bei der Konservierung der Larven tritt eine leichte Krümmung ein, die eine geeignete Orientierung für die Querschnittserien erschwerte. Als Intermedium erwies sich Chloroform besser als Xylol. Die Schnittserien wurden in einer Dicke von 7—15 μ angefertigt und mit Haematoxylin (Delafield) gefärbt. Zur Nachfärbung diente Eosin, das in ca. 96 prozentigem Alkohol gelöst war.

Bei der Anfertigung der Totalpräparate wurde zur Aufhellung Kreosot benutzt, das die Objekte geschmeidiger erhält als andere Aufhellungsmittel.

Die segmentale Gliederung der Larve und Imago.

Ueber die äußere Morphologie des Larven- und Puppenstadiums findet man ausführliche Auskunft in der Arbeit von Lenz (26). Auf die Imago ist dort nicht näher eingegangen. — Für unsere Untersuchungen sind zunächst die Angaben über die segmentale Gliederung des Larvenkörpers von Interesse. Lenz sagt darüber: „Es sind 12 Segmente und die für Limnobiiden typische retraktile Kieferkapsel vorhanden.“

„Das elfte Segment ist etwas abgeflacht und läuft in vier Lappen aus, die einen sich dorsalwärts öffnenden Spalt bilden, in dem die Stigmenöffnungen liegen. Unterhalb des Segmentspaltes (also auf der Unterseite des vorletzten Segments) stellt sich das letzte Segment, als abgestufter kegelförmiger Höcker dar, der zu beiden Seiten die Analschläuche trägt. Am distalen Ende des letzten Segments befindet sich der After.“ . . . „Auf der Dorsal- und Ventralseite der Segmente 5—10 verläuft nahe dem oralen Segmentrande ein ganz schmal erscheinendes Querband.“ — Ich möchte dieser kurzen Charakterisierung hinzufügen, daß oral von dem zwölften und letzten Segment (am elften Segment) bei älteren Larven eine ventrale Querfalte, die durch Einstülpung der Anlagen für die Ausführungsgänge der Genitaldrüsen und für die Anhangdrüsen hervorgerufen ist, zum Vorschein kommt. Ebenfalls kann man bei solchem Larvenstadium die unter dem oralen Teil des zweiten Segments durchschimmernde Augenanlage beobachten.

Ueber das Puppenstadium schreibt Lenz: „Die Puppenhaut läßt Thorax und Abdomen erkennen, ersteren bilden die drei vordersten verschmolzenen Segmente, so daß noch neun Abdominalsegmente übrig bleiben. Die Abdominalsegmente 3—6 tragen in ihrer oralen Partie ein Band gelber, gedrungener, mit der Spitze analwärts gerichteter Spitzen.“ — Weiter heißt es: „Das vorletzte (achte Abdominal-) Segment ist beim Männchen sehr kurz, das letzte ist umgebildet zu paarigen Taschen für die Genitalzangen und der Hülle des unpaarigen Mittelstückes mit zwei Säckchen für die beiden Chitingräten oder -Klauen.“ — Dieser Ansicht von Lenz — Umwandlung des letzten Segments — kann ich nicht beipflichten, denn wir werden bei der Imago finden, daß die Genitalzangen (Gonopoden) zum elften Segment (dem achten Abdominalsegment) gehören, und das Mittelstück (Penisrohr) wie auch die Chitingräten (Gonapophysen) als selbständige Gebilde angesehen werden müssen.

Wir wollen zunächst die letzten Abdominalsegmente der Larve betrachten (Fig. 2). Das Tergit des neunten Abdominalsegmentes, das bei der Imago dicht hinter dem achten Tergit liegt, läßt sich bei der Larve nicht erkennen. Offenbar schiebt sich das achte Segment mit den Hinterstigmen während der Embryonalentwicklung analwärts und drängt so das neunte Tergit an die Ventralseite der Larve. Es kommt so das ganze neunte Segment und damit auch der After ventralwärts zu liegen. Als Sternit dieses Segmentes deute ich den leicht

gewölbten Bezirk vor dem Afterquerspalt. Bei älteren Larven ist dieser Bezirk, wie schon oben bemerkt wurde, deutlich oralwärts durch eine Querfalte abgegrenzt, die durch die dort erfolgende Einstülpung für die Bildung des Genitalausführungsapparates entsteht. Die Einstülpung findet demgemäß zwischen dem achten und dem neunten Sternit statt.

Ähnliche Verhältnisse des Hinterendes trifft man bei der *Psychodidenlarve*, die zu einem Vergleich herangezogen werden mag (Fig. 1). Auch dort ist die Grenze zwischen dem achten und neunten Tergit oder Sternit äußerlich nicht erkennbar. Die Figur

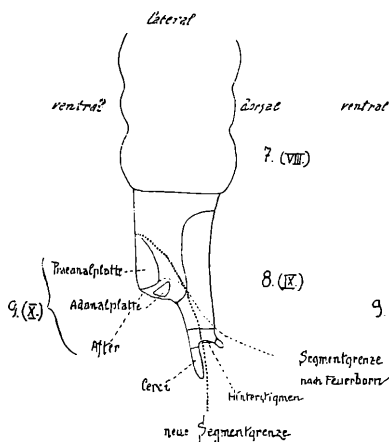


Fig. 1.

Fig. 1. Letzte Abdominalsegmente der Larve von *Psychoda*, Lateralansicht (nach Feuerborn). Die römischen Zahlen geben die Segmentzählung von F. an. Die „neue Segmentgrenze“ ist vom Verf. eingezeichnet. — Die Borsten sind fortgelassen.

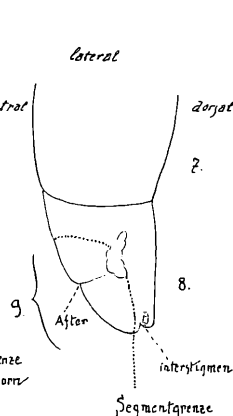


Fig. 2.

Fig. 2. Letzte Abdominalsegmente der Larve von *Thaumastoptera*, Lateralansicht.

zeigt, welche Segmentgrenze von Feuerborn (12) angenommen worden ist. Es scheint mir aber diese Deutung nicht richtig zu sein, denn die Hinterstigmen gehören wohl sicher zu dem achten Segment. In seiner früheren Mitteilung (1921) (11), hat Feuerborn sie auch diesem Segment (IX, bzw. 8.) zugerechnet. Nur so ergibt sich eine Uebereinstimmung mit den Verhältnissen bei *Thaumastoptera*. — Dabei möge einstweilen daran festgehalten werden, daß die „Cerci“ bei *Psychoda* dem neunten (X.) Segment zugehören. Weiterhin vermute ich aber, daß die „Analplatte“ bei *Psychoda* dem entsprechenden Bezirk bei *Thaumastoptera* entspricht, also als Sternit des neunten Segments gedeutet werden kann. Wir kommen dann zu einer neuen Segmentgrenze zwischen dem achten und neunten Seg-

ment bei *Psychoda*, wie ich sie in der Figur 1 angedeutet habe, und wie sie mit den Befunden an *Thaumastoptera* in Einklang steht.

Wenn wir jetzt die Aufmerksamkeit der Puppe (Figur 4) von *Thaumastoptera* zuwenden, so ist hervorzuheben, daß die Hinterstigmen weit nach vorn geschoben sind. Entsprechend muß das bei der Larve ventral gelegene Tergit des 9. Abdominalsegmentes an der Dorsalseite erscheinen. — Von der Psychodidenpuppe (Fig. 3) sagt Feuerborn (12 p. 196), daß sich an der Ventralseite des „Siphonalsegments“ (das vom achten (IX.) und 9 (X.) Segment gebildet wird) bei der männlichen Puppe zwei nach hinten gerichtete Aussackungen, die „Gonopodenscheiden“ finden. Sie gehören dem achten (IX.) Segment an. — Ich halte dementsprechend die so-

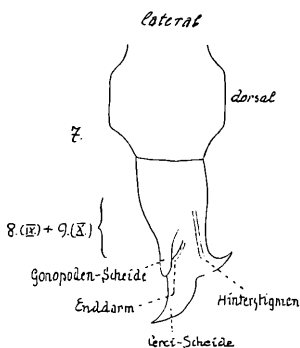


Fig. 3.

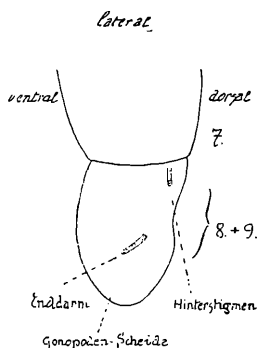


Fig. 4.

Fig. Letzte Abdominalsegmente der Puppe von *Psychoda*, Lateralansicht (n. Feuerborn).

Fig. 4. Letzte Abdominalsegmente der Puppe von *Thaumastoptera*, Lateralansicht.

nannten „paarigen Taschen etc.“ (Lenz) bei der Puppe von *Thaumastoptera* ebenfalls für Bildungen, die dem vorletzten (bezw. 8.) Segment zuzurechnen sind.

Bei der Imago bieten Feststellungen über die Segmentierung des Abdomens erhebliche Schwierigkeiten. Ganz allgemein herrschen noch große Unstimmigkeiten hinsichtlich der Zählung der Abdominalsegmente bei den Insekten, insbesondere bei den Dipteren. — Nach Berlese (1) soll das erste Abdominalsegment bei den Dipteren ganz verloren gegangen sein. Somit beginnt die Zählung sofort mit dem zweiten Abdominalsegmente. Es würde dann *Thaumastoptera* 10 Abdominalsegmente aufweisen. — Auf Grund der Untersuchungen an Psychodiden kam Feuerborn (11) auf dieselbe Zählung, wenn auch auf anderem Wege. Er konnte nämlich die Gliederung der Imago durch Feststellung typischer Chitinplatten und Borsten der Larve und Puppe, die in bestimmter Zahl und Anordnung vorhanden sind, nach-

weisen und stellte die Behauptung auf, daß das erste sternitlose Abdominalsegment, zu dem die Halteren gehören, in den Brustkorb eingezogen sei. Deshalb hat er bei der Zählung des Abdomens ein Segment eingefügt, dem wir vorhin bei der Psychodidenlarve und -Puppe (mit römischen Zahlen angegeben) auch begegnet sind. — Andere Forscher sind einer gegensätzlichen Auffassung. So schreibt Kolbe (24): „Nur bei einer geringen Zahl von Insekten bleibt der erste Hinterleibring vollständig, und zwar sowohl in den auf einer niedrigen Stufe stehenden Ordnungen (Libelluliden, Ephemeriden, Sialiden, Dermapteren, Orthopteren z. T.) als auch bei den Dipteren, Hemipteren und Makrolepidopteren.“ Danach sollen also bei den Dipteren alle Abdominalsegmente vollzählig vorhanden sein.

Snodgrass (32), de Meijere (29) u. a. beginnen ebenso die Zählung der Abdominalsegmente mit dem ersten Abdominalsegment, nehmen also das Fehlen des betreffenden Segments am Abdomen nicht an. — Ein Urteil darüber, welche Auffassung richtig ist, vermag ich hier nicht abzugeben, da die Entscheidung dieser Frage sorgfältige Untersuchungen an zahlreichen Objekten voraussetzt. — Daher möchte ich bei der älteren Deutung bleiben und zähle drei Thorakalsegmente und die daran anschließenden Segmente als 1.—9. Abdominalsegment. Das zehnte Abdominalsegment bei *Psychoda* entspricht also dem 9ten bei *Thaumastoptera* usw. — Die beiden Gonopoden, die Feuerborn als Anhänge des 9ten Abdominalsegments betrachtet, rechne ich zu dem 8ten Segment. — Wenn wir in diesem Sinne die abdominale Gliederung der männlichen Imago von *Thaumastoptera* näher untersuchen, so ergeben sich die folgenden Feststellungen: Die ersten beiden Abdominalsegmente sind verhältnismäßig kurz, während die folgenden (3.—8.) ungefähr gleiche Größe besitzen. Das 8te, zu dem praesegmental die Hinterstigma (Fig. 8) gehören, ist einer gewissen Reduktion unterworfen und trägt lateral zwei mächtige Anhänge (Fig. 7) — Was die Homologie dieser Anhänge (wie überhaupt der äußeren Genitalanhänge) betrifft, so gehen die Ansichten der Forscher sehr auseinander. Berlese nennt sie *Mesostyli* und deutet sie als Anhänge des 10ten Sternits. Nach de Meijere sollen sie mit den *Styli* der Thysanuren homolog sein, für die er eine „weite Verbreitung“ bei dem Männchen annimmt. Er hat dann auch bei *Trichocera* die Bezeichnung „*Styli*“ (Fig. 6) angewandt. — Dagegen zweifelt Handlirsch (16) wieder an der Homologie und vertritt die Ansicht, es dürfte besser sein, für alle diese beweglich und direkt an dem Sternalteile des 9. Segments befestigten Gebilde den Ausdruck Gonopoden oder Genitalfüße zu gebrauchen. — Ich schließe mich mit Feuerborn dem Vorschlag von Handlirsch an, zumal die ähnliche Lagestellung der Anhänge bei beiden Objekten am 8ten Sternit leicht zu vergleichen ist, und nenne diese Anhänge „Gonopoden“ — Dicht hinter dem 8. Tergit finden wir das stark reduzierte letzte (9.) Abdominalsegment (Fig. 5), das den After enthält, als schürzenförmige Platte zwischen den Gonopoden. Besondere Anhänge sind

an diesem Segment nicht vorhanden. — Das 9. Tergit (Fig. 8) wölbt sich stark konkav ventralwärts, so daß der After mehr ventral ausmündet. Das 9. Sternit stellt sich als gerade Platte dar und liegt dicht auf dem Penis. — Die Abdominalsegmente sind mit langen blassen Borsten, die nur dem Analsegment (9. Abdominalsegment) fehlen, besetzt. Zwischen diesen finden sich noch Reihen von kleinen Spitzen vor. Von den Querbändern der Larve und Puppe läßt sich keine Andeutung erkennen.

Der männliche Kopulationsapparat (Hypopygium).

Der Bau des Kopulationsapparates bei den verschiedenen Diptereengruppen weist mannigfaltige Unterschiede auf. Loew (28), Westhoff (37) u. a. haben bei den Tipuliden festgestellt, daß

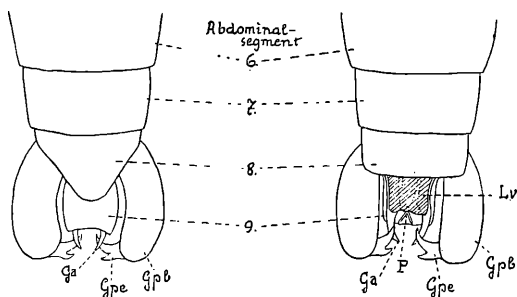


Fig. 5.

Fig. 5. Hypopygium von *Thaumastoptera*, links Dorsal-, rechts Ventralansicht.

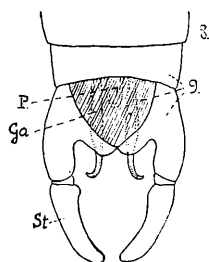


Fig. 6.

Fig. 6. Hypopygium von *Trichocera*, Ventralansicht (nach de Meijere).
Abkürzungen zu Fig. 5 und 6: Ga = Gonapophyse; Gpb = Basalglied des Gonopods; Gpe = Endglied des Gonopods; P = Penis; Lv = Ventralappen; St. = Stylus.

die Abdominalsegmente 8 und 9 am Bau des männlichen Kopulationsapparates teilnehmen. — Bei *Thaumastoptera calceata* ist nach meiner Ansicht das 8te Segment allein an der Bildung der eigentlichen Copulationsanhänge beteiligt, doch ist das 9. Segment natürlich zu dem Hypopygium hinzuzurechnen. — Das 8. Tergit (Fig. 5) hat seitlich geringere Ausdehnung, läuft medianwärts mehr oder minder stumpfwinklig abgerundet zu und wölbt sich konkav ventralwärts, so daß es wie ein Dreieck erscheint und das 9te Tergit (Analsegment) fast überdeckt. — Das 8te Sternit (Fig. 5) erscheint in der Gestalt eines mehr oder weniger breiten Halbringes. — Am lateralen hinteren Rande des Segmentes inserieren die beiden auffällig groß entwickelten Anhänge, die Gonopoden. — An den Gonopoden lassen sich zwei Glieder unterscheiden, das mächtige Basalglied und das

stark chitinierte Endglied. Das Basalglied stellt ein abgeplattetes längliches Gebilde dar und ist mit langen Borsten besetzt. Medial weist es eine schwache Chitinleiste auf, die in den Sternalteil des 8ten Segments übergeht. Das gabelförmig verzweigte Endglied ist dem Basalglied distal eingelenkt und dorsomedial gerichtet. Zwischen den beiden Gonopoden ragt der Penis mit den beiden Chitinzapfen (Fig. 5) hervor, die ich als „Gonapophysen“ bezeichnen möchte

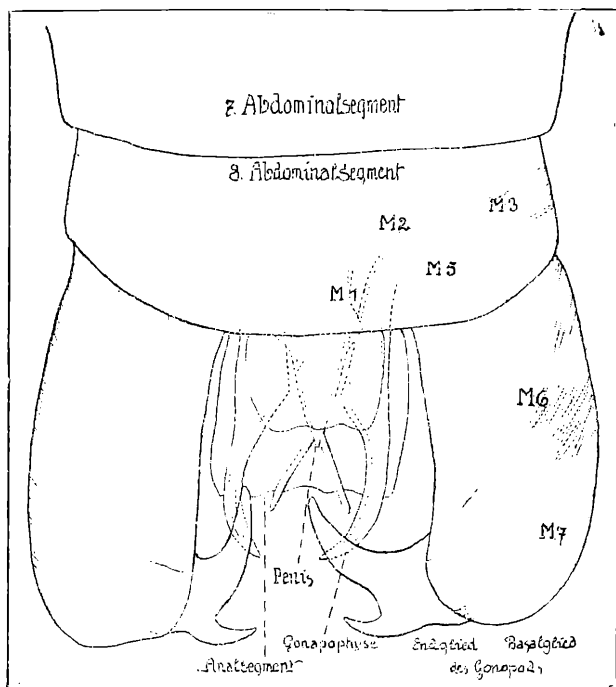


Fig. 7. Das Hypopygium von *Thaumastoptera* mit eingezeichneter Muskulatur, Ventralansicht. Vergr. 150:1.

(Snodgrass, de Meijere). — Die Figur 6 stellt Abdominalsegmente in der Ventralansicht von *Trichocera* (nach de Meijere) dar und bietet einen guten Vergleich mit der Ventralansicht der Fig. 5.

Abgesehen davon, daß *Trichocera* 10 Abdominalsegmente — also ein Segment mehr — enthält, können wir die einzelnen Teile leicht in Homologie bringen. — Der „Stylus“ entspricht bei *Thaumastoptera* dem Endglied der Gonopoden, während das Basalglied von de Meijere zum 9ten Segment (= 8ten Segment bei *Thaumastoptera*) gerechnet wird. — Von dem hinteren Teil des 9ten Segmentes (schraffiert) von *Trichocera* sagt de Meijere: „Auf diesem Ring folgt ventral eine große Platte, deren Basalteil mem-

branös ist, während der stärker chitinierte und gefärbte Hinterrand seitlich unmittelbar in die Basalglieder der Zange (Gonopoden) übergeht.“ — Ähnliche Ausbildung finden wir auch bei *Thaumastoptera* hinter dem 8ten Segment (Ventrallappen des Penis), wovon nachher noch die Rede sein wird. — Das 10. Segment von *Trichocera* (Analsegment) ist stark reduziert zu einer kleinen halbmondförmigen Platte (in der Fig. 6 nicht sichtbar), die sich ohne scharfe Grenze an das 9te Tergit anschließt. — Die bereits erwähnten Gonapophysen zeigen bei *Thaumastoptera* innen hohle Beschaffenheit (Fig. 11) und ragen in das 8. Segment hinein, wo sie lateralwärts gebogen sind und hauptsächlich als Ansatzstelle der Muskeln dienen. Etwa in der Mitte ihrer Länge gelenken sie mit dem dorsalen chitinösen Teil des Penis (Fig. 9). — Damit kommen wir zur Betrachtung des eigentlichen Penis und seiner Teile. — Es sind ein mittlerer, kräftig chitinisierter Teil und zwei weichhäutigere Gebilde, der „Dorsallappen“ (lobus dorsalis) und der „Ventrallappen“ (lobus ventralis), aus denen das Begattungsorgan sich zusammen setzt (Fig. 8 und 11). — Der mittlere Teil wird von zwei chitinösen Halbrinnen gebildet, einer dorsalen und einer ventralen, die sich durch häutige Verbindung zu einem Chitinrohr vereinigen, in das der kurze Ductus ejaculatorius einmündet. — Die „Dorsalrinne“ ist analwärts über das Ende der Ventralrinne hinaus verlängert und endet mit einem frei vorragenden, gegabelten Endstück („Penisgabel“). Oral biegt sie etwas dorsalwärts und trägt im mittleren Teil beiderseits eine dorsolateral gerichtete Flügel-leiste, die mit der entsprechenden Gonapophyse (Fig. 9) in gelenkiger Verbindung steht.

Der „Dorsallappen“ entspringt vom 8. Segment als dünne chitinöse Lamelle (Fig. 8), läuft zwischen dem Analsegment und der Dorsalrinne nach hinten und geht dann in die Basis der Penisgabel über, nachdem er zwei kleine seitliche Aussackungen gebildet hat. — Die Penisgabel erweist sich als hohles Gebilde, dessen Entstehung nach dem Prinzip einer Chitintüte erklärt werden kann. Die Figur 8 läßt erkennen, daß die Hypodermis des Dorsallappens mit der der Höhlung im Zusammenhang steht. — Der schwach chitinierte und membranöse „Ventrallappen“ stellt eine weite Aussackung (Fig. 8 und 11) des Sternalteiles des 8ten Segmentes dar und stülpt sich hinter dem Ende der „Ventralrinne“, deren Fortsetzung er bildet, in den hinteren Teil der Dorsalrinne eingefaltet hinein. Dadurch erhält das Penisrohr einen dehnbaren Verschuß, der bei der Entleerung des Samens von großer Bedeutung ist, wie wir bei der Besprechung der Muskeln des Apparates sehen werden. — Ob die beschriebenen Chitingebilde, insbesondere Penisrohr und Gonapophysen, den Wert eines eigentlichen Sternits darstellen, läßt sich ohne weiteres nicht sicher stellen, denn bei der Larve ist die Andeutung eines solchen Sternits nicht zu finden. — Handlirsch (16. p. 115) faßt das eigentliche Begattungsorgan (Penis und Gona-

pophysen) als selbständiges Gebilde auf und bemerkt: „Ob überhaupt und in welchem Maße der Sternalteil des 10. Segments an dem Aufbau dieses so komplizierten und verschieden gestalteten Organs beteiligt ist, erscheint mir nicht erwiesen.“ — Doch fehlt es nicht an Auffassungen, nach denen wenigstens die Gonapophysen auf ein Sternit

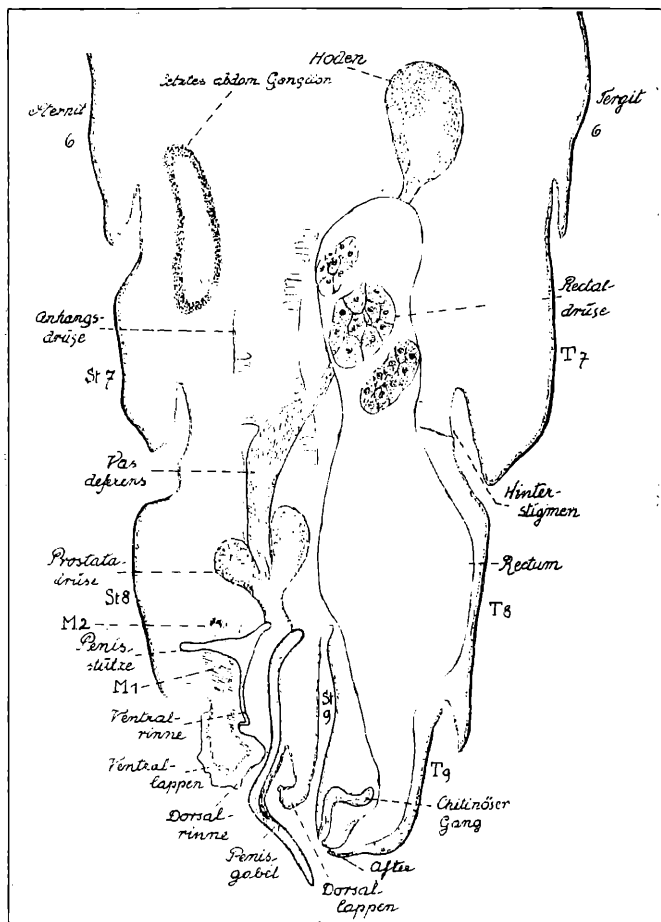


Fig. 8. Sagittalschnitt durch das hintere Abdomen der männlichen Imago von *Thaumastoptera*. Vergr. 150:1.

zurückgeführt werden. Es würde hier, bei *Thaumastoptera*, das 9. Sternit oder ein Teil davon in Betracht kommen.

Als wichtiges Gebilde bleibt noch der ventrale Fortsatz der Ventralrinne zu erwähnen übrig (Fig. 9 u. 10). Es handelt sich um eine kräftige solide Chitineinfaltung (oder Chitinleiste), die

ventral etwa im Bereich des proximalen Drittels der gesamten Penisrohrlänge (incl. Penisgabel) von der Ventralrinne ausgeht, sich dann verschmälert und in annähernd rechtem Winkel zum Penisrohr gerichtet in dem ventralen Teile des 8. Segmentes endet. Sie dient zur Insertion der Hauptmuskeln des Hypopygiums. — Ohne Zweifel ist diese Chitinleiste den Bildungen homolog, die von Feuerborn bei *Psychodiden* als „Penisstütze“, von Edwards bei *Aedes* als „basal plate“ („apodeme“) beschrieben worden sind. Bei

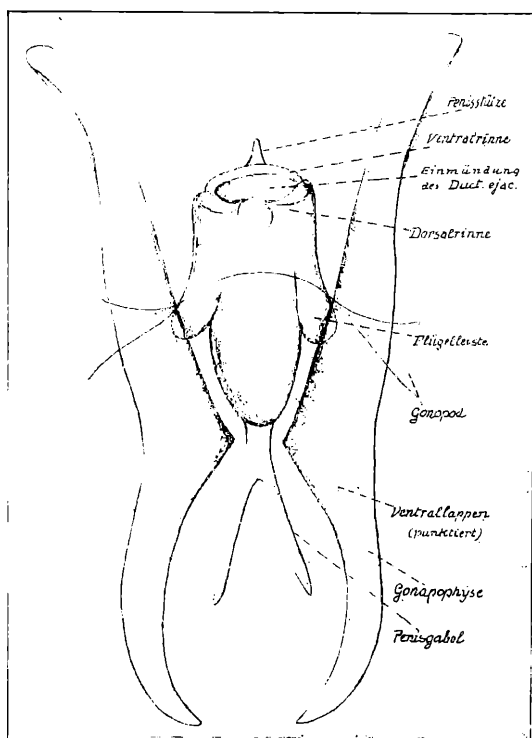


Fig. 9. Dorsalansicht des Penis mit Gonapophysen *Thaumastoptera*
Vergr. 300:1.

Psychodiden. ist es nach Feuerborn (12, p. 201): „ein kräftig chitinisierter, mehr oder weniger langgestreckter, bald stab- oder röhrenförmiger, bald — vor allem distal — plattenförmiger, im Innern des Hypopygiums gelegener und oft bis in das 8. oder 7. Segment reichender Anhang des Ductus ejaculatorius, der als ventrale, oralwärts gerichtete Aussackung nahe der Geschlechtsöffnung entsteht“. Die besondere Bedeutung der Penisstütze bei *Psychodiden* liegt in Folgendem: „Direkt oder indirekt ist die gesamte Eigenbewegung des Apparates bzw. seiner Teile von der Penisstütze abhängig.“ — Das-

selbe Verhältnis liegt nun auch bei *Thaumastoptera* vor. Zweckmäßig bezeichnen wir daher auch den erwähnten ventralen Fortsatz des Penisrohrs als „Penisstütze“. Der hintere allmählich in die ventrale Peniswandung übergehende Abschnitt (Fig. 10) mag als „Verstärkungsleiste“ hervorgehoben werden. — Die Bedeutung der „Penisstütze“ bei *Thaumastoptera* wird uns klar werden, wenn wir uns jetzt zur Betrachtung der Muskeln des Hypopygiums wenden (Fig. 7). — Wir finden zunächst jederseits einen mächtigen Muskel (M 1), der von der „Penisstütze“ und der „Verstärkungsleiste“ schräg nach hinten herabsteigend, an die Gonapophysen ansetzt und den inneren Raum des Ventrallappens erfüllt (Fig. 11). — An dem proxi-

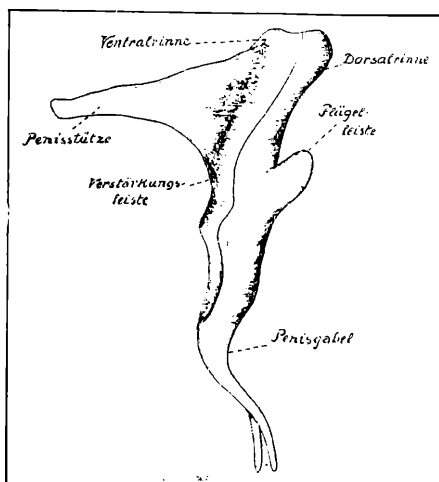


Fig. 10. Das Penisrohr von *Thaumastoptera* mit seinen Fortsätzen. Vergr. 300:1.

malen Teil der Gonapophysen inseriert der Antagonist M 2, der ebenfalls von der Penisstütze kommt. Zwischen den Gonapophysen und dem dorsalen und lateralen Rand des 8. Segmentes spannen 2 Muskeln M 3 und M 4, die Aufhängemuskeln der Gonapophysen (Fig. 11). — Außerdem verbindet ein Muskel (M5) den proximalen Teil der Gonapophysen mit der ventralen Wandung des Gonopodbasalgliedes. — Von der lateralen Wandung des Basalgliedes der Gonopoden ziehen 2 Muskeln M 6 und M 7 schräg nach hinten medianwärts, um am Endglied zu inserieren. Die beiden bilden Antagonisten und bedingen die Beweglichkeit des Endgliedes (Beugen und Strecken).

Eine genauere Betrachtung der Funktionen der besprochenen Muskeln zeigt folgendes Verhalten: Die Gonapophysen, an denen die beiden Muskeln M 1 und M 2 ansetzen, bilden einen zweiarmigen Hebel, der im Gelenke mit der „Flügelleiste“ der Dorsalrinne seinen Dreh-

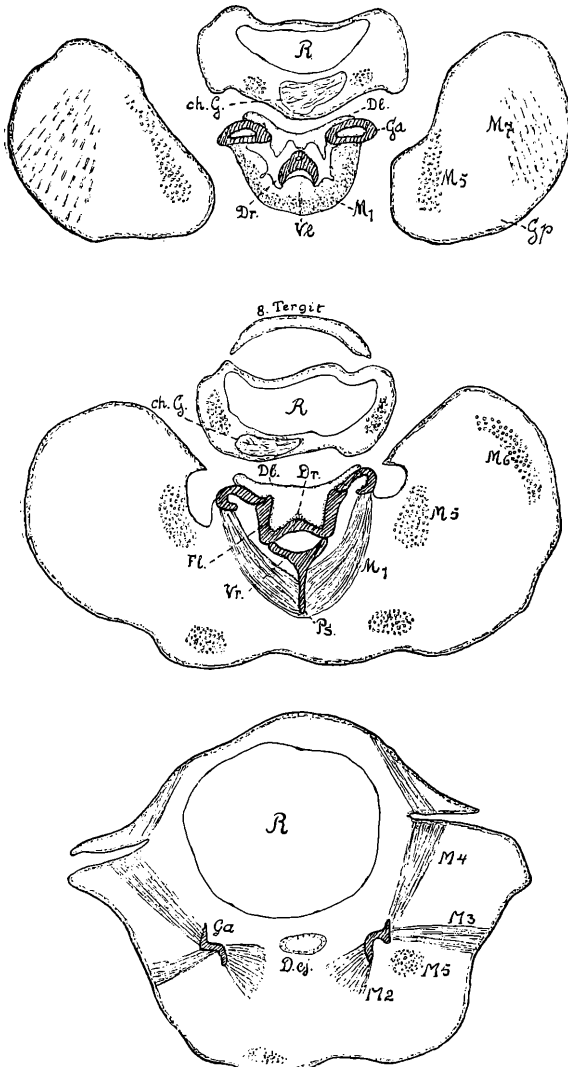


Fig. 11.

Fig. 11. Drei Querschnitte durch das Hypopygium
Vergr. 150:1.

Abkürzungen: ch. G. = chitinöser Gang; D. ej. = Ductus ejaculatorius;
Dl. = Dorsallappen; Dr. = Dorsalrinne; Fl. = Flügelleiste; Ga. = Gonapophyse; Gp. = Gonopod; Ps. = Penisstütze; Vl. = Ventralappen;
R. = Rectum.

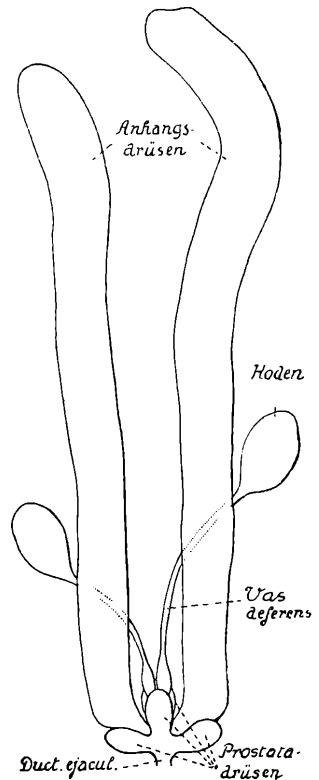


Fig. 12.

Thaumastoptera.

Fig. 12. Die männlichen Genitalorgane von *Thaumastoptera*. Vergr. 100:1.

punkt hat. Tritt die Kontraktion von M 2 ein, so drehen sich die Gonapophysen mit ihrem distalen Teile dorsolateralwärts. Damit wird der Ventrallappen gespannt, so daß der hintere Teil des Penis erweitert ist. Dadurch ist ein Vordringen (Aussaugen) der Samenflüssigkeit nach hinten ermöglicht. Die Ausmündung des Penisrohres bleibt jedoch geschlossen. Bei Dehnung von M 2 kontrahiert sich M 1 und bewirkt, daß die Gonapophysen ventralwärts zurückgezogen werden. Der Ventrallappen erschlafft vermöge seiner membranösen Beschaffenheit, stülpt sich wieder in den hinteren Teil der Dorsalrinne und treibt den Inhalt nach außen. — Was die Funktion der Muskeln M 3, M 4 und M 5 betrifft, so unterstützen sie einerseits die beiden Hauptmuskeln bei der genannten Aktion und dienen andererseits zur Fixierung der Gonapophysen. — Der geschilderte Muskelapparat erinnert an die „S a m e n s p r i t z e“, die Brüel (3, P. 524) beschrieben hat. Es ist dies ein Gebilde, das bei *Calliphora* vor dem ductus ejaculatorius eingeschaltet ist und aus einem Muskelsäckchen besteht, in welches eine Chitinplatte eingelagert ist.

Schon Feuerborn (12) hat darauf hingewiesen, daß diese „Chitinplatte“ bei *Calliphora* der Penisstütze von *Psychoda* homolog sein dürfte. Wie nach den Angaben Brüels der ductus ejaculatorius von *Calliphora* besonderer Muskulatur entbehrt, so besteht auch bei *Thaumastoptera* der ductus ejac. nur aus einer einfachen Zellschicht. Es war daher in beiden Fällen die Ausbildung einer besonderen Apparatur zur Entleerung der Samenflüssigkeit nach außen notwendig. — Was die bei *Psychoda*, *Aedes* und auch *Calliphora* festgestellte dorsale Lage der „Penisstütze“ (Apodeme) betrifft, so ist dabei die Drehung des Hypopygiums bei diesen Formen zu berücksichtigen. Es handelt sich in allen Fällen ebenso wie bei *Thaumastoptera* um eine ventrale Bildung (Faltung bzw. röhrenförmige Ausstülpung) des Endstücks des ductus ejaculatorius, es ist somit an der Homologie nicht zu zweifeln. — Die beschriebenen Teile des Kopulationsapparates mögen in der Tabelle Seite 17 im Vergleich zu den Verhältnissen bei anderen Dipteren kurz zusammengestellt werden.

Die männlichen Genitaldrüsen.

Nach den Beschreibungen, die in den eingangs zitierten Arbeiten von Dufour (8), Keuchenius (20), Cholodkovsky (4 und 5) u. a. gegeben sind, setzt sich der männliche innere Genitalapparat der Tipuliden im allgemeinen aus folgenden Teilen zusammen. Zunächst finden sich ein Paar weißlicher Hoden von länglicher Gestalt und zwei Samenleiter, vasa deferentia, die in einen unpaarigen ductus ejaculatorius münden. An der Mündungsstelle vereinigen sich zwei längliche schlauchförmige Anhangdrüsen mit dem Ausführungsgang. — Der Samenleiter läßt drei Abschnitte erkennen. Der Anfangsteil (vas efferens Bodenheimers) stellt als kurzer dünner Schlauch die direkte Fortsetzung des Hodens dar. Darauf folgt ein mittlerer, stark er-

Morphologie des Hypopygiums usw. von Thaumastoptera calceata Mik. 17

<i>Thaumas- toptera</i>	<i>Psychoda</i> n. Feuerborn	<i>Trichocera</i> n. d. Meijere	<i>Aedes</i> n Edwards	<i>Calliphora</i> nach Brüel
—	—	—	—	6 Abd. Segm. (6. Sternit = Gabelplatte)
—	—	—	—	7. Abd. Segm. (7. Sternit = Tragplatte)
8. Abd. Segm.	8 Abd. Segm.	9. Abd. Segm.	9. Abd. Segm.	8. Abd. Segm.
Basalglied d. Gonopoden	Basalglied d. Gonopoden	Teil d. 9. Sternits Zange	side piece	Valvae laterales?
Endglied der Gonopoden	Endglied der Gonopoden	Styli	clasper	
9. (Anal-) Segment	9. (Anal-) Segment	10 (Anal-) Segment	10 (Anal-) Segment	9. (Anal-) Segment
—	Cerci	—	—	Valvae mediales?
Gonapophysen	—	Gonapophysen	parameres	Parameren
Penis	Penis	Penis	mesosome	Penis
Penisstütze	Penisstütze (8. Sternit)	?	basalplate	Chitinplatte der Samenspritze

weiterer Teil, der als Samenblase (vesicula seminalis) bezeichnet wird. Der Endteil (vas deferens Bodenheimers) hat einen längeren Lauf und ist hinten mit einer fettreichen Hülle, tunica adiposa-membranacea, umgeben. — Außerdem wird noch ein muskulöses Organ, sacculus ejaculatorius, beschrieben, das am Endteil des ductus ejaculatorius liegt. Ueber die Funktion dieses Sacculus schreibt Westhoff (Zentralgefäß) (37), daß er als Aufbewahrungsort des Spermas diene. Diese Deutung scheint nicht das Richtige zu treffen, ich möchte vielmehr annehmen, daß das Organ mit der oben genannten „Samenspritze“ Brüels bei *Calliphora* wenigstens in physiologischer Hinsicht übereinstimmt, indem durch die Muskeltätigkeit des Sacculus die Ejakulation des Samens bewerkstelligt wird.

Die Untersuchung der männlichen Genitaldrüsen (Fig. 12) von *Thaumastoptera* ergibt im einzelnen folgende Verhältnisse und Eigen-

tümlichkeiten. — Die von reichlichem Fettgewebe ringsum eingehüllten Hoden sind zwei birnförmige Gebilde, dorsolateral vom Darm in der Gegend des 6. und 7. Segmentes gelegen. Die Lagerung zeigt stets eine deutliche Asymmetrie, wie Keuchenius (20, p. 524) auch bei *Tipula oleracea* fand: „The right testis is thereby placed a little more cranially than the left.“ Sowohl die dorsolaterale Lage, als auch die asymmetrische Anordnung der Hoden lassen sich bereits bei der Larve erkennen. — Auf die Histologie des Hodens gehe ich hier nicht näher ein, da dies eine eingehende Untersuchung der Spermatogenese mit Hilfe spezifischer Fixierungs- und Färbungsmethoden voraussetzen würde, die nicht im Rahmen dieser Arbeit lag. Ich will hier nur kurz die Umhüllung der Hoden berücksichtigen. — Die Hodenwandung besteht aus zwei Schichten, wie sie Chodkovsky (5 P. 401) auch bei anderen Tipuliden beobachtet hat. Außen liegt die dünne membranöse Hülle, tunica externa, deren Kerne nicht nachzuweisen sind. Sie ist nicht überall leicht erkennbar. Auch bei *Tipula oleracea* ist sie nach Bodenheimer (2, p. 408): „nur an den zufällig abgehobenen Stellen zu unterscheiden, und deshalb hat sie Keuchenius auch nicht finden können.“ Die innere Schicht, tunica interna, wird von niedrigen Epithelzellen gebildet. Die beiden Schichten setzen sich in den Anfangsteil des vas deferens fort. — Die beiden Ausführungsgänge der Hoden (vasa deferentia), die in dem hinteren Teile eine leichte Erweiterung aufweisen, ziehen zunächst medianwärts, weiterhin ventral vom Darm parallel nach hinten und münden mit den beiden mächtigen Anhangsdrüsen in den unpaarigen ductus ejaculatorius. Die Mündungen liegen auf einer Papille, die in das Lumen des ductus ejaculatorius hineinragt (Fig. 8). Der Anfangsteil der vasa deferentia hat dieselbe Struktur wie die Hoden, wie das oben bereits erwähnt wurde. In dem Lumen sind bei der reifen Imago zahlreiche Spermien vorhanden. An dem erweiterten Teil eines jeden vas deferens, der als „vesicula seminalis“ bezeichnet werden kann, verschwindet die äußere strukturlose Hülle, auch wird das Epithel hier flacher. Bald hinter dieser Erweiterung, die mit Spermien voll gefüllt ist, tritt eine dicke Umhüllung auf. Diese wird aus Ringmuskulatur gebildet und hat wohl als Sphincter zu funktionieren.

Der ductus ejaculatorius ist ein kurzer Gang, der nur eine einzige Schicht von Epithelzellen aufweist (Fig. 8 u. 11). In Wirklichkeit entspricht somit die histologische Beschaffenheit nicht der Benennung, da in dem betreffenden Abschnitte, der jeglicher Muskulatur entbehrt, eine ejaculatorische Funktion ausgeschlossen erscheint. Wie bereits früher auseinandergesetzt wurde, wird diese Funktion durch die Apparatur des Penis übernommen.

An Anhangsdrüsen finden wir bei *Thaumastoptera* zwei gesonderte Gruppen, die sich nicht nur durch Verschiedenheit ihrer Struktur unterscheiden, sondern auch sicher durch ihre physiologische Funktion. Die eine Gruppe wird durch 2 mächtige Drüsen (Fig. 12) gebildet, deren bedeutende Ausdehnung hervorzuheben ist. Sie reichen

vorn bis zu dem zweiten Abdominalsegmente, verlaufen als lange Blindschläuche mit überall ziemlich gleich großem Durchmesser (100-150 μ) und einer Länge von zirka 1 mm (ventral neben den vasa deferentia und sind oft noch teilweise in das Basalglied der Gonopoden hineingestülpt. Diese beiden Drüsen mögen als eigentliche „Anhangsdrüsen“ bezeichnet werden. — Die andere Gruppe besteht aus 4 kleineren birnförmigen Drüsen (Fig. 8 u. 12), die um die Einmündungsstelle der vasa deferentia liegen. Das eine Paar befindet sich in der Sagittalebene zwischen den vasa deferentia, von diesen ist die dorsale Drüse etwas länger als die ventrale. Das andere Paar ist in der horizontalen Richtung lateral eingefügt. Die Einmündung der Drüsen in den ductus ejaculatorius ist aus der Figur 8 ersichtlich. — Ueber die funktionelle Bedeutung dieser letzten Drüsengruppe ist Bestimmtes nicht auszu-

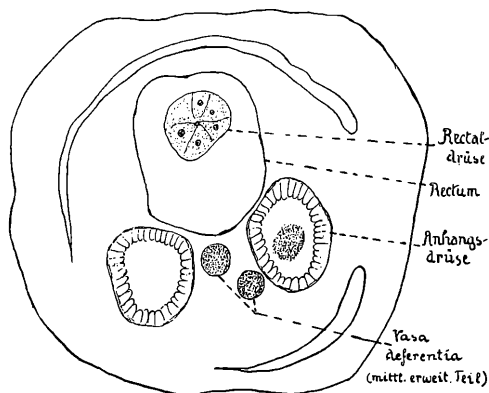


Fig. 13. Querschnitt durch das hintere Abdomen der männlichen Imago von *Thaumastoptera*. Vergr. 150:1.

sagen. Es mag aber angebracht sein, zur Unterscheidung von den beiden anderen Anhangsdrüsen ihre morphologische Beziehung mit dem Ausdruck „Prostata Drüsen“ zu charakterisieren. — Escherich (10) hat bei *Hydrophilus piceus* und *Blaps gigas* in ähnlicher Weise zwei Arten von Anhangsdrüsen verschiedener Natur angegeben, die er nach dem entwicklungsgeschichtlichen Merkmal als „Ektadenie“ und „Mesadenie“ bezeichnet. Das mir zur Verfügung stehende Material von *Thaumastoptera* gestattete eine derartige entwicklungsgeschichtliche Unterscheidung leider nicht. — Die Wand der Anhangsdrüsen besteht aus einschichtigem, hohem Epithel, das von einer tunica propria von flachen Zellen bindegewebiger Natur umgeben ist. — Das Epithel enthält bei der Puppe 2—3 Zellschichten, deren Kerne bei der Imago undeutlich werden und oft ganz verschwinden. Es unterliegt keinem Zweifel, daß die Kerne bei der Sekretbildung eine große Rolle spielen. Weiterhin sieht man bei der Puppe im Drüsenlumen nur einen schmalen Sekreitsaum, wie an einem Querschnitt der Drüse zu erkennen ist,

während das Lumen bei der Imago mit dem durch Eosin färbbaren feinkörnigen Sekret ganz gefüllt ist. Daraus kann geschlossen werden, daß die Sekretbildung hauptsächlich am Ende der Puppenperiode stattfindet. — Die Prostatadrüsen unterscheiden sich in ihrer Struktur insofern von den Anhangsdrüsen, als sich hier ein einschichtiges kurzes Zylinderepithel findet, das ebenfalls von einer tunica propria umhüllt ist. (Fig. 8.)

Die Epithelzellen enthalten in ihrem dem Lumen zugekehrten Teil Sekretvacuolen, so daß sie Ähnlichkeit mit Becherzellen haben. Das Sekret läßt sich durch die angewandten Farbstoffe nicht färben, im Gegensatz zu dem Sekret der Anhangsdrüsen.

Die Schlüsse, die sich aus den vorliegenden Untersuchungen über den Bau der äußeren und inneren Genitalorgane von *Thaumastoptera* ergeben, lassen sich folgendermaßen kurz zusammenfassen.

Als wichtigstes Ergebnis mag zunächst hervorgehoben werden, daß sich bei *Thaumastoptera* die bei anderen Dipteren vorgefundene Drehung des Hypopygiums nicht findet. Jedenfalls habe ich bei keiner Imago eine Drehung oder nur eine Andeutung davon feststellen können. Nach der Anordnung der inneren Teile des Genitalsystems halte ich eine Umdrehung auch für ganz ausgeschlossen, zumal die kurze Ausdehnung des ductus ejaculatorius eine Windung um den Enddarm nicht gestattet. — Die Angabe von Keuchenius (20, P. 525), daß bei *Tipula oleracea* der ductus ejaculatorius „a spiral winding“ aufweist, scheint mir nach der neuen Arbeit von Bodenheimer (2, P. 409) so verstanden werden zu müssen, daß es sich um eine eigene Windung des Geschlechtsausführganges handelt. Da der letztere bei demselben Untersuchungsobjekt sogar zwei bis drei Spiralwindungen beobachtet hat, so können die Windungen, deren Lagebeziehungen von den beiden Forschern nicht erwähnt ist, wohl unmöglich um den Darm gehen. — Es kann natürlich das Fehlen der Drehung des männlichen Copulationsapparates bei *Thaumastoptera* nicht als Beweis dafür gelten, daß bei den Tipuliden allgemein das Hypopygium inversum fehlt. — Andererseits liegen Andeutungen vor, daß sich *Thaumastoptera* hinsichtlich der Drehungsmöglichkeit des Apparates, abgesehen von der erwähnten Kürze des ductus ejaculatorius, fortschrittlicher verhält, als die übrigen Tipuliden. Leider besitzen wir für keine andere Art, soviel mir bekannt geworden, eine eingehende Bearbeitung der inneren morphologischen Verhältnisse des Copulationsapparates, zumal der Muskulatur. Es scheint mir aber bei den übrigen Tipuliden die Selbständigkeit der Muskulatur des Apparates, die Feuerborn (12) als wesentliche Vorbedingung für die Drehung des Apparates ansieht, nicht gegeben zu sein, im Zusammenhang mit dem Fehlen der „Penisstütze“ (Apothetes ejaculatorius, vergl. 20, p. 532). In dieser Hinsicht bietet *Thaumastoptera* offenbar bereits einen Zustand dar, der stark an die Verhältnisse bei Psychodiden erinnert, bezw. zu ihnen überleitet. — Zweifellos ist *Thaumastoptera*,

worauf mit Recht schon Mik (30) hingewiesen hat, gegenüber den übrigen Tipuliden (Limnobiinen im engeren Sinne), eine Sonderstellung zuzuweisen. Das prägt sich nicht nur in dem Gehäusebau dieser Gattung aus, sondern auch in morphologischen Merkmalen. Den *Sacculus ejaculatorius*, der bei den anderen Tipuliden (Dufour, Westhoff, Keuchenius) gefunden wird, besitzt *Thaumastoptera* nicht. Die Entleerung des Samens erfolgt, wie erwähnt, lediglich durch den Muskelapparat des Penis. Auch durch den Besitz der „Prostata-drüsen“ zeigt *Thaumastoptera* ein besonderes Kennzeichen gegenüber ihren Verwandten.

Morphologie des Verdauungssystems der Imago.

Die Morphologie des Darmtrakts der Tipuliden ist von Dufour (8) und Bodenheimer (2) eingehend studiert worden. Ihre Ergebnisse werden im folgenden vergleichsweise berücksichtigt werden.

Bei der Imago von *Thaumastoptera* besteht der Darm aus dem Vorder-, Mittel- und Enddarm nebst den Anhangsdrüsen. — Wird die Gesamtkörperlänge der männlichen Imago einschließlich Kopulationsapparat gemessen, so ist der Darmtraktus ein wenig kürzer als die Körperlänge, wie die oben genannten Forscher dies auch bei den anderen Tipuliden nachgewiesen haben. — Bei einem 3,6 mm langen Männchen stellt sich das Längenverhältnis der verschiedenen Darmabschnitte wie folgt:

Vorderdarm	Pharynx	0,36 mm	} 0,77 mm
	Oesophagus	0,41 mm	
Mitteldarm			1,41 mm
Enddarm	Ileum	0,64 mm	} 1,04 mm
	Rectum	0,40 mm	
			3,22 mm

Die Mundwerkzeuge, an denen wie bei den Männchen aller Dipteren die Oberkiefer fehlen, enthalten Oberlippe (Labrum), Maxille und Unterlippe (Labium) mitsamt Hypopharynx. An die von diesen Organen gebildete Mundhöhle schließt sich der erste Abschnitt des Darmes, der *Pharynx*, an. Dieser stellt ein Chitinrohr dar, das im Querschnitt halbmondförmig erscheint. Zwei Muskuli dilatatores spannen zwischen der Schädelkapsel und der Pharynxwand. Durch ihre Kontraktion wird der Pharynx erweitert. — Der Pharynx leitet über in den *Oesophagus*, der hinter dem Durchtritt durch die Schlundkommissuren sich stark erweitert. Hier inserieren drei Paare dilatatores oesophagi an der dreizipfligen Wandung. — Die beiden Abschnitte sind mit glatter Chitintima ausgekleidet. Die Epithelschicht, die bei der Puppe unter der dünnen Chitintima von kubischen Zellen gebildet wird, verschwindet bei der Imago gänzlich. — Der Oesophagus geht unmittelbar durch den Oesophagusstiel, in den der Vormagen mündet, in den Mitteldarm über. — Der *Vormagen* stellt einen ventralen, kurzen Anhang des Darmrohres dar. — Am Oesophagusstiel ver-

schwindet die Chitinauskleidung, während das Epithel deutlich hervortritt. — Der Anfangsteil des Vormagens zeigt ähnliche Struktur wie der Mitteldarm. Seine stark erweiterte distale Partie besitzt eine äußerst dünne Wandung, wie sie Koch (22, p. 190) auch am „Kropf“ von *Psychoda* gefunden hat: „Eine bestimmte Struktur oder gar einzelne Gewebszellen sind daran nicht festzustellen.“ — Der zunächst ventral gelegene Mitteldarm wendet sich im Abdomen allmählich dorsalwärts und erreicht zwischen dem 3. und 4. Abdominalsegmente sein Ende. An dieser Stelle münden vier Malpighische Gefäße ein. Das Lumen des Mitteldarmes an seinem Endteil ist fast bis zur Hälfte seiner sonstigen Ausdehnung verengt. — Die Darmwand besteht aus einschichtigem Epithel, einer inneren dünnen Ringmuskelschicht und einer äußeren schwach ausgebildeten Längsmuskelschicht. — Vor der Einmündungsstelle der Malpighischen Gefäße weist die Epithelschicht leichte Faltung auf. Eine membrana propria ist nicht zu erkennen. — Den Enddarm bilden Ileum und Rectum. Das Ileum besitzt am Anfangsteil geringe Erweiterung und geht nach starker Verengung in das weite Rectum über. — Das Rectum liegt (Fig. 8) unter den beiden letzten Tergiten und mündet verengt in den Anus, der sich in dem neunten (letzten) Segmente befindet. — Histologisch läßt das Ileum 2 Schichten unterscheiden, die innere stark reduzierte Epithelschicht und die schwache Ringmuskelschicht, die bei dem Uebergang in das Rectum ganz verschwindet. — Am Rectum ist nur eine einzige äußerst dünne Zellschicht bindegewebiger Natur erkennbar, die platte Kerne aufweist. — Im Anfangsteil des Rectums finden sich vier große längliche „Rectaldrüsen“. Das Epithel dieser Drüsen besteht aus großen dicht gedrängten Zellen, die um ein enges Lumen angeordnet sind und runde chromatinreiche Kerne enthalten. Außen ist eine membrana propria vorhanden. In dem Protoplasma findet man große Vacuolen. Es ist hier unzweifelhaft, daß es sich um sekretorische Drüsen handelt. Ihre funktionelle Bedeutung ist jedoch nicht sicher erkannt.

Schließlich ist noch ein Organ zu erwähnen, das unter dem Endteil des Rectums liegt. Es findet sich dort bei der männlichen Imago als Einstülpung der ventralen Körperwandung dicht vor dem After ein breiter blindendender Gang, dessen chitinöse Wandung stark in das Lumen eingefaltet ist, so daß dieses ganz mit Chitinlamellen ausgefüllt erscheint. (Fig. 8 u. 11.) — Vermutlich hat das Gebilde die Aufgabe, als elastische Polsterung bei dem Kopulationsakt zu dienen, und steht somit physiologisch in enger Beziehung zu dem Hypopygium.

Die Speichelorgane der Imago bestehen aus zwei birnförmigen, einfachen, tubulösen Drüsen, die neben dem Oesophagus liegen. An ihnen kann man den sezernierenden Teil und den Ausführungsgang unterscheiden. Das sezernierende Epithel enthält nur eine Lage zylindrischer Zellen. Eine membrana propria umhüllt die Drüsen. Der Ausführungsgang weist eine Chitintima von Tracheencharakter auf.

Die histologische Struktur der Malpighischen Gefäße, die als vier dünne, geschlängelte Schläuche getrennt in den Darm einmünden, soll in dem Zusammenhang mit dem Darmtraktus der Larve besprochen werden, wo die gleichen Verhältnisse vorliegen.

Im Aufbau der Gewebe scheint der ganze Darmtraktus stark reduziert zu sein. In der Tat sind die Imagines von *Thaumastoptera* sehr kurzlebig, wie ich bereits eingangs bemerkt habe, so daß offenbar nur geringe Ansprüche an die Verdauungstätigkeit des Darmes gestellt werden.

Morphologie des Darmsystems der Larve.

Von der Kieferkapsel (Fig. 14), die aus drei Chitinteilen zusammengesetzt und in das erste Segment eingezogen ist, geht der kurze Pharynx unmittelbar in den Oesophagus über. Die Wand des Pharynx besteht aus der leicht gefalteten, mäßig dicken Chitincuticula und der darunter liegenden großkernigen Epithelschicht, die von der ziemlich starken Ringmuskulatur umhüllt wird. Die Muskuli dilatatores sind nur schwach ausgebildet, während die Kieferkapsel mächtige Muskulatur besitzt. — Am Oesophagus findet man im Innern stark lamellöse Chitinfalten, die von wenigen großkernigen Epithelzellen gebildet werden und das Lumen im Ruhezustand ganz erfüllen. Die Ringmuskelschicht ist sehr stark entwickelt. — Der Oesophagus stülpt sich eine Strecke weit in den Mitteldarm hinein bis zu der Stelle, wo die beiden Anhänge (Vormagen) vom Mitteldarm abgehen. Dadurch entsteht die „Oesophagusfalte“ des Mitteldarms (Fig. 15), die Kowalewsky (25) bei Muscidenlarven in ähnlicher Ausbildung fand. Schneider (31) hat diese Einstülpung des Oesophagus in den Mitteldarm auch bei Larven anderer Insektengruppen (Orthopteren, Coleopteren, Neuropteren u. a.) beobachtet und als „Rüssel“ bezeichnet. — Das äußere Blatt der Oesophagusfalte (des Mitteldarms) wird aus der direkten Verlängerung der Wandung der beiden Anhänge gebildet, die ich mit dem gebräuchlichen Ausdruck „Vormagen“ bezeichnen möchte, und zeigt dieselbe histologische Struktur wie diese. — Sie besteht aus einschichtigem Cylinderepithel, das in den Anhängen mehrschichtig sein kann. Das Plasma der Epithelzellen läßt sich mit Haematoxylin stark färben und enthält kompakten Kern und große Sekretvacuolen. Der durch Eosin leicht rot gefärbte „Stäbchensaum“ ist gut zu beobachten. — Ich möchte annehmen, daß der Anfangsteil des Mitteldarms wie auch die Anhänge im wesentlichen nur sekretorische Funktion haben. — Betreffs der Bedeutung des Stäbchensaums sagt Deegener (7): „Vielleicht ist das Rhabdorium eine Vorkehrung, welche auch den Weg für das ausscheidende Sekret frei zu halten bestimmt ist, wenn der Darminhalt bei der starken Füllung des Mesenterons der Epithelschicht anliegt.“ — Diese Auffassung scheint mir hier keine Geltung zu haben, denn eine Füllung kommt in der Tat sowohl in den Anhängen als auch in dem Lumen der beiden Faltenblätter nicht vor.

Jedenfalls habe ich in meinen Schnittserien keine Spur von Nahrungspartikeln darin finden können. — Ebenfalls trifft auch wohl die Behauptung von Frenzel (13) nicht zu, daß der Stäbchensaum zum Schutz gegen Verletzung der Epithelschicht diene. — Es liegt vielmehr die Vermutung nahe, daß der Stäbchensaum lediglich eine Oberflächenvergrößerung bewirkt. Bereits Gurwitsch (15) hat das ausgesprochen: „Es scheint daher der Gedanke, daß es sich im wesentlichen um eine bloße Oberflächenvergrößerung der resorbierenden und ausscheidenden Zellfläche handelt, gewiß nicht unberechtigt, wenn auch vorläufig unbewiesen.“ Ueber das Vorkommen des Stäbchensaums schreibt dieser Forscher: „Der Bürstenbesatz ist ein ganz allgemeines Vorkommnis, sowohl für resorbierende als auch für exkretorische, aber nicht für sekretorische Zellen.“ Dieser Meinung vermag ich nicht beizupflichten, weil die Anhänge sowohl wie der Anfangsteil des Mitteldarms, bei *Thaumastoptera* wenigstens, weder für die Resorption noch für die Exkretion in Frage kommen können. — An dem Uebergang des äußeren in das innere Faltenblatt findet sich eine Gruppe kleiner, undifferenzierter Zellen, die im Umkreis um den Oesophagus liegen (Fig. 15), Kowalevsky nennt sie den „imaginalen Vorderdarmring“ und führt auf diesen Ring von Zellen die Entstehung des ganzen imaginalen Vorderdarms mit seinen Anhängen zurück. — Das innere Faltenblatt erscheint als äußerst dünne Lamelle, die von platten Zellen gebildet wird und hinten in die Epithelschicht des Oesophagus übergeht. — Was die Bedeutung der Einstülpung betrifft, so scheint nach Kowalevsky (25) der ganze Apparat „nur dazu bestimmt zu sein, das Eindringen von größeren Stückchen der Nahrung in den Mitteldarm zu verhindern.“

Bei der *Thaumastopteralarve* hat der mächtige, muskulöse Oesophagus mit der stark gefalteten Chitinintima vielleicht eine regulatorische

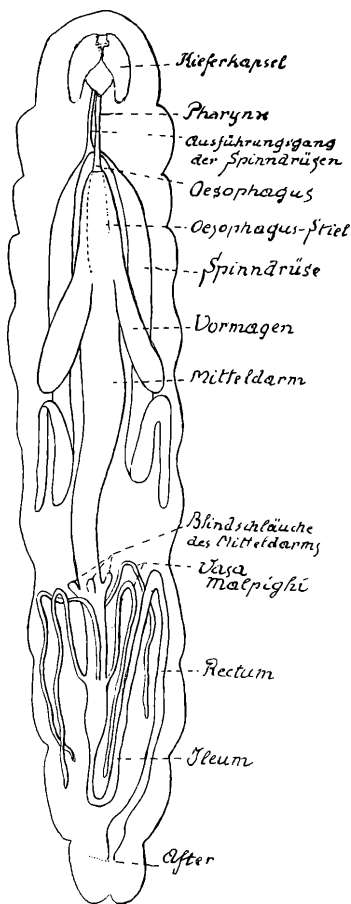


Fig. 14. Darmtractus und Speicheldrüsen der Larve von *Thaumastoptera*. Vergr. 30 : 1.

Funktion mit der Wirkung, daß die aufgenommene Nahrung nur schubweise in den Mitteldarm befördert wird. Dadurch läßt sich die eigenartige, perlschnurförmige Anordnung der Nahrungsballen in dem Mitteldarm erklären, die man bei vollgefressenen Larven wegen ihrer Durchsichtigkeit (bei Herausnahme aus dem Gehäuse) gut sehen kann.

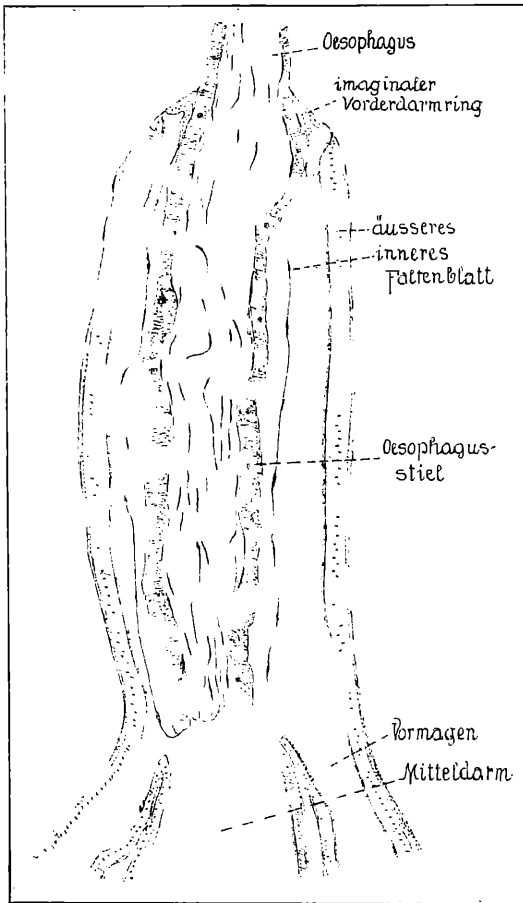


Fig. 15. Längsschnitt durch den Oesophagusstiel und die Oesophagusfalte des Mitteldarms der Larve von *Thaumastoptera*. Vergr. 150:1.

— Der Mitteldarm erstreckt sich bis etwa zu dem 9. Segmente und endet an der Einmündungsstelle der Malpighischen Gefäße (Fig. 16). Eine kurze Strecke vor dieser Einmündung finden sich vier kleine oralwärts gerichtete Blindsäcke, die von Dufour (8) auch bei der Larve von *Tipula lunata* beobachtet und als „bourses ventriculaires“ bezeichnet worden sind. — Die Länge des Mittel-

darmes beträgt etwa die Hälfte des ganzen Darmkanals, was bei pflanzenfressenden Insekten oft der Fall ist. — Das Epithel des Mitteldarmes zeigt in den einzelnen Abschnitten gewisse Verschiedenheiten. Hinsichtlich der histologischen Struktur wurde der Anfangsteil mit den Anhängen (Vormagen) bereits geschildert. Das einschichtige Epithel des mittleren Teils erweist sich grundverschieden gegenüber dem Anfangsteil. Die Epithelzellen sind anfangs cylindrisch, dann kubisch und flachen sich allmählich ab. In dem mit Eosin rot gefärbten Zellplasma tritt der chromatinreiche Kern deutlich hervor. Der Stäbchensaum läßt sich bei derselben Färbung schwer

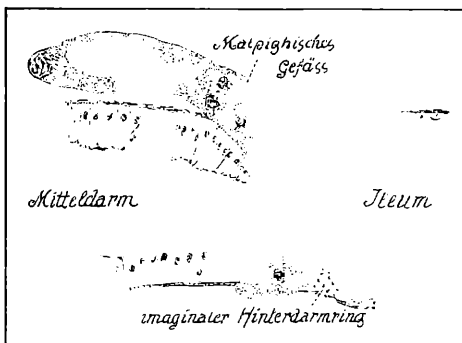


Fig. 16.

Fig. 16. Längsschnitt durch die Uebergangsstelle des Mitteldarms in das Ileum. Vergr. 200:1.

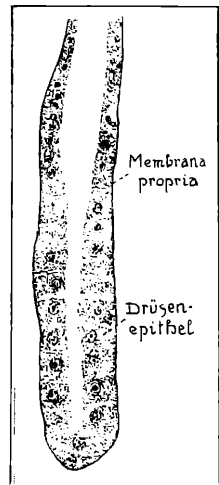


Fig. 17.

Fig. 17. Längsschnitt durch ein Stück der Spinndrüse der Larve von *Thaumastoptera*. Vergr. 150:1.

erkennen, ist aber festzustellen. — Im Endteil und in den vier kurzen Blindschläuchen findet sich dieselbe Struktur wie im Anfangsteil des Mitteldarms. — Die Muskelschicht ist überall schwach ausgebildet. Sie besteht aus einer Ring- und einer Längsmuskellage. — Hinter der Einmündungsstelle der Malpighischen Gefäße tritt eine Gruppe von kleinen eng gedrängten Zellen (Fig. 16) auf und bildet den „imaginalen Hinterdarmring“, der später den ganzen Hinterdarm der Imago liefert. — Das sich an dem Mitteldarm anschließende Ileum verläuft zunächst gerade nach hinten, um dann schleifenförmig nach vorn umzubiegen, und in das Rectum überzugehen. Letzteres ist vor der engen Analöffnung zu einer Blase erweitert. — Das Epithel des Ileums besitzt, wie der Oesophagus, eine stark gefaltete Chitin-

auskleidung. Die Ringmuskulatur ist sehr kräftig entwickelt und hat für die Entleerung der Kotballen große Bedeutung, da das Rectum nur schwache Muskulatur aufweist und eines Sphinkters entbehrt.

Die merkwürdige Art der Kotentleerung ist schon Lenz (26, p. 129) aufgefallen. Er schreibt darüber: „Man kann daher feststellen, daß sich im Darm runde Kotballen bilden, die eigenartigerweise durchweg zu je zweien zusammenhängen. Diese Doppelkugel ist in dieser Form auch noch vorhanden, nachdem sie den Darm verlassen hat. Das ist um so seltsamer, als das Abstoßen der Exkremente mit großer Gewalt geschieht, das Hinterende richtet sich dabei steil auf. Der Druck, durch den der Enddarm die Kotballen durch die anscheinend sehr enge Afteröffnung hindurchpreßt, ist so groß, daß einige Wochen, nachdem die Zuchtschale mit etwa 12—20 Larven besetzt ist, Deckel und Seitenwände über und über mit diesen Doppelkugeln aus Kot bedeckt sind.“

Im Aufbau des Epithels unterscheidet sich der Rektalabschnitt scharf von dem Ileum. Das Epithel besteht aus verschiedenen gestalteten und gegen Ende fast zerfetzten Zellen mit großem, chromatinreichem Kern. Die gesamte Länge des Darmes beträgt ungefähr das Doppelte der Länge des imaginalen Darmes. Bei einer 4,1 mm langen Larve fanden sich folgende Maße für die einzelnen Darmabschnitte:

Vorderdarm	Pharynx	0,86 mm	} 0,91 mm
	Oesophagus	0,55 mm	
Mitteldarm			3,04 mm
Enddarm	Ileum	1,40 mm	} 2,68 mm
	Rectum	1,25 mm	
			6,63 mm

Die Beobachtung von Dufour (8, p. 215) bei der Larve der *Tipula lunata*: „Le tube alimentaire a pour sa longueur la plus parfaite analogie avec celui de l'insecte ailé, — — — . . .“ hat bei *Thaumastoptera* also keine Gültigkeit. — Neben der Analöffnung der Larve befindet sich beiderseits je ein gegabelter „Analschlauch“ (Fig. 2). Diese Analschläuche sind morphologisch als Ausstülpung der Körperwandung aufzufassen. Unter der Chitincuticula findet man große Epithelzellen, während das Innere mit von Muskelfasern durchzogenem Fettgewebe gefüllt ist. Ob diese Analschläuche respiratorische Funktion haben, oder welche physiologische Bedeutung ihnen zukommt, vermochte ich nicht zu entscheiden.

Die Malpighischen Gefäße sind wie bei der Imago in der Zahl 4 vorhanden und beim lebenden Objekte als geschlängelte dünne Schläuche zu erkennen. Sie münden getrennt in den Darm ein, indem sie die dünne Muskularis und das Epithel durchbrechen und sich in das Darmlumen vorbuchten. (Fig. 16.) Das Epithel besteht aus großen Zellen mit chromatinreichem Kern, die Zellgrenzen sind nicht festzustellen. Das Protoplasma zeigt stark körnige Struktur, wie sie die Malpighischen Gefäße aufzuweisen pflegen. Der strukturlose Ueberzug

tritt deutlich hervor, ohne jedoch eine tunica peritonealis und tunica propria zu differenzieren. — Schließlich sind nunmehr noch die ausgedehnten paarigen Blindschläuche zu untersuchen, die sich ventral vom Darm bei der Larve finden. Sie münden mit einem unpaarigen kurzen Ausführungsgang in die Kieferkapsel und sind in ihren distalen schleifenförmig umgebogenen Enden stark verjüngt. (Fig. 14.) — Zweifellos handelt es sich bei diesen Schläuchen, die in ihrer Länge fast die des Larynkörpers erreichen, um Abkömmlinge des Vorderdarmes (ursprüngliche Speicheldrüsen?). Sie sind hier als „Spinndrüsen“ aufzufassen. — Ueber das Spinnen der Larven sagt Lenz (26, p. 33) bei der Betrachtung des Gehäusebaues: „Die Larve grast die Umgebung ab und baut eifrig. Von den rotbraunen Fäden der Nervatur des Blattes beißt und reißt sie kleine Stückchen Detritus ab und klebt sie an das Gerüst an, indem sie dieselben ausspeit, wohl zugleich mit Drüsensekret, das im Wasser vermutlich gallertartig verquillt und erstarrt die zum Bau verwendeten Massen als Mörtel zusammenleimt.“

— Das Epithel der Spinndrüsen (Fig. 17) besteht aus einer einzigen Zellschicht, die von großen Zellen mit dunkelgefärbtem Kerne gebildet wird. Außen sind die Drüsenschläuche von einer dünnen Membrana propria umgeben, deren zellige Struktur kaum zu erkennen ist. Die Drüsenzellen sind von solcher Ausdehnung, daß man im Querschnitt gewöhnlich nur einen oder wenige Kerne sieht. Das Protoplasma ist stark körnig und läßt sich mit Haematoxylin intensiv färben. Die großen Kerne enthalten locker verbundene Chromatinbrocken, die sich durch starke blaue Färbung deutlich hervorheben. Das Kernkörperchen färbt sich mit Eosin schwach rot. Im Zellplasma treten große Sekretvacuolen auf, das durch Eosin rotgefärbte feinkörnige Sekret erfüllt bisweilen das ganze Lumen. — Der Ausführungsgang enthält eine Epithelschicht, die eine Chitinintima tracheenartiger Struktur bildet. — Die Sekretion scheint periodisch zu erfolgen. In den Schnittserien fand ich, daß die Drüsenzellen flacher erscheinen, wenn das Sekret ausgeschieden ist und das Lumen füllt. Dagegen sehen sie ganz prall aus, wenn die Sekretbildung erst beginnt. Eine in diesem Zustande konservierte Larve zeigt in dem Drüsenlumen keine Spur von Sekret.

Es stimmt dieser Befund mit dem überein, was Lenz (26, p. 133) über die Spinntätigkeit der Larve schreibt: „Von Zeit zu Zeit ist ein wenige Minuten dauerndes Ruhestadium zu beobachten, vermutlich bedürfen die das Sekret absondernden Drüsen der Erholung“.

Aus den erörterten Tatsachen ist der große Unterschied in der Organisation des Verdauungssystems bei der Imago einerseits und bei der Larve andererseits hervorzuheben, der lediglich durch die verschiedene Lebensweise bedingt ist. Darüber lasse ich die Worte folgen, mit denen Dufour (8, p. 217) die Betrachtung der Tipulidenlarve einleitet: „Quoique les larves ne soient qu'un âge, un état de l'insecte ailé, elles présentent néanmoins, tant sous le rapport de leur conformation extérieure que sous celui de leur anatomie viscérale, une si énorme différence, qu'on peut presque les considérer comme deux êtres distincts.“

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Der männliche Kopulationsapparat von *Thaumastoptera calceata* wird im wesentlichen von dem 8. Abdominalsegmente geliefert. Die Geschlechtsöffnung liegt zwischen dem 8. und 9. Sternit. Das 9. Segment ist als schürzenförmiger Lappen mit dem endständigen After gesondert nachzuweisen.

2. Die zweigliedrigen, kräftigen „Gonopoden“ gehören als Anhänge dem 8. Segmente an.

3. Der ventral und zwischen den Gonopoden gelegene Penis ist von zwei wulstigen Lappen eingehüllt. Er besteht aus zwei chitinösen sich zu einer Röhre zusammenschließenden Halbrinnen, von denen die dorsale mit einem gegabelten Endstück aus dem umhüllenden Lappen frei vorragt. Mit der dorsalen Halbrinne gelenken 2 „Gonapophysen“

4. Die Ventralrinne des Penisrohres weist an ihrem proximalen Teile eine ventral gerichtete chitinöse Faltung auf, die als „Penisstütze“ bezeichnet werden kann. Sie dient der Insertion kräftiger Muskeln, die für die Funktion der Penisapparatur von großer Bedeutung sind.

5. Die Entleerung des Samens erfolgt durch besondere Saug- und Preßstätigkeit der beiden Halbrinnen des Penisrohres unter Mitwirkung des Ventrallappens.

6. Der „Ductus ejaculatorius“ ist sehr kurz und weist keine Muskulatur auf. Er nimmt die Ausleitungen der beiden „Hoden“ und der beiden „Anhangsdrüsen“ auf und außerdem das Sekret von 4 kleinen „Prostatadrüsen“

7. Eine Drehung des Hypopygiums um die Längsachse, wie sie bei anderen Dipteren festgestellt ist, findet bei *Thaumastoptera* nicht statt. Nach dem Bau der Genitalorgane, insbesondere unter Berücksichtigung der Kürze des Ductus ejaculatorius, erscheint die Drehung als völlig ausgeschlossen.

8. Durch die Ausbildung der „Penisstütze“ und die damit verbundene Anordnung der Muskulatur des Hypopygiums bietet zweifellos *Thaumastoptera* Verhältnisse, die zu dem „Hypopygium inversum“ überleiten.

9. Das Verdauungssystem von *Thaumastoptera* weist große Unterschiede zwischen den imaginalen und larvalen Verhältnissen auf.

10. Bei der kurzlebigen Imago zeigt der Darm vielfach Andeutungen einer Reduktion. Er besteht aus Oesophagus mit Oesophagusstiel, Vormagen, Mitteldarm und Enddarm. Es sind vier Malpighische Gefäße vorhanden. Der Enddarm enthält vier Rectaldrüsen. Ventral von dem letzten Ende des Enddarmes bei der männlichen Imago findet sich ein von lamellosen Chitinfalten erfüllter Blindsack, der als besondere Einfaltung der Körperhaut ventral von der Afteröffnung aufzufassen ist und vielleicht als elastisches Polster bei dem Begattungsakt dient.

11. Bei der Larve zeigt der Mitteldarm eine Faltung um den Oesophagusstiel und in seinem vorderen Abschnitt zwei Blindsäcke (Vormägen). 4 kleinere Blindsäcke finden sich unweit der Einmündungsstelle der 4 Malpighischen Gefäße.

12. Als umgewandelte Speicheldrüsen sind vermutlich die langgestreckten, paarigen, mit einem unpaarigen Ausführungsgang in die Kieferkapsel einmündenden „Spinnrüsen“ der Larve aufzufassen, die das Sekret für den Gehäusebau liefern.

Literaturverzeichnis.

1. **Berlese, A.** Gli Insetti. Vol. I, Milano, 1909. — 2. **Bodenheimer, Fr.** Beiträge zur Kenntnis der Kohlschnake. (Tip. oleracea. L.). Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 121, P. 395—439. Leipzig, 1923. — 3. **Brüel, L.** Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsausführungswege samt Annexen von *Calliphora erythrocephala*. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. und Ontog. der Tiere, Bd. X, Heft 4, P. 511—618. Jena, 1897. — 4. **Cholodkovsky, N.** Zur Kenntnis der männlichen Geschlechtsorgane der Dipteren. Zool. Anz., Band XV, P. 178—180. Leipzig, 1892. — 5. **Cholodkovsky, N.** Ueber den Bau des Dipterenhodens. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 82, P. 389 bis 407, Leipzig, 1905. — 6. **Christophers, S. R.** The male genitalia of *Anopheles*. Indian Journal medical Reserch III. P. 371—394, Calcutta, 1915. — 7. **Deegener, P.** Handbuch der Entomologie, Lief. 2. Jena, 1913. — 8. **Dufour, L.** Recherches Anatomiques et Physiologiques sur les Dipteres. Mémoires présentés par divers savants à l'Academie des sciences de l'institut nationale de France. T. II, P. 212—221. Paris, 1851. — 9. **Edwards, F. W.** The Nomenclature of the Parts of The Male Hypopygium of Diptera Nematotocera with Special Reference to Mosquitoes. The Annals of Tropical Medicine and Parasitology. Vol. XIX, Nr. 1, 1920, Liverpool. — 10. **Escherich, K.** Anatomische Studien über das männliche Genitalsystem der Coleopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 57, P. 620—639, Leipzig, 1894. — 11. **Feuerborn, H. J.** Der Dipterenflügel nicht meso-, sondern metathoracal? Eine neue morphologische Deutung des Dipteren thorax. Zool. Jahrb., Anat. u. Ontog., Bd. 42, P. 529—545, Jena, 1921. — 12. **Feuerborn, H. J.** Das Hypopygium „inversum“ und „circumversum“ der Dipteren. Zool. Anz., Bd. LV, P. 189—212. Leipzig, 1922. — 13. **Frenzel, J.** Einiges über den Mitteldarm der Insekten sowie über Epithelregeneration. Arch. f. Mikrop. Anat., Bd. 26, P. 297, Bonn, 1886. — 14. **Gerbig, Fr.** Ueber Tipuliden-Larven mit besonderer Berücksichtigung der Respirationsorgane. Greifswald, 1913. — 15. **Gurwitsch, A.** Vorlesungen über allgemeine Histologie. P. 230, Jena, 1913. — 16. **Handlirsch, A.** Handbuch der Entomologie, Lieferung 5, Jena, 1920. — 17. **Heymons, R.** Die Segmentierung des Insektenkörpers. Abhandl. d. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. Berlin, 1895. — 18. **Heymons, R.** Ueber die abdominalen Körperanhänge der Insekten. Biol. Zentralbl. Bd. XVI, P. 854—864, 1896. — 19. **Kertész.** Catalogus dipterorum hucusque descriptorum. Vol. 2, Budapest, 1902. — 20. **Keuchenius, P. E.** The Structure of the internal Genitalia of some

male Diptera. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, P. 501—532, Bd. 105, Leipzig, 1913. — 21. **Klapalek, Fr.** Ueber die Gonopoden der Insekten und die Bedeutung derselben für die Systematik. Zool. Anz., Bd. XXVII, P. 449—453, Leipzig, 1904. — 22. **Koch, A.** Anatomische Untersuchungen an *Psychoda albipennis*. Jenaische Zeitschrift f. Naturwiss., Bd. 51, P. 163—212. — 23. **Koch, A.** in: Abderhalden, E. Entomologische Technik. P. 516—17. Handb. d. biolog. Arbeitsmethoden. — 24. **Kolbe, H. J.** Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin, 1893. — 25. **Kowalewski, A.** Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Musciden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 45, P. 542—588, Leipzig, 1887. — 26. **Lenz, Fr.** Thaumastoptera Calceata Mik. Eine gehäusetragende Tipulidenlarve. Arch. f. Naturgesch., Jahrg. 85, Abt. A, P. 114—138. Berlin, 1919. — 27. **Lindner, E.** Biologie der Tiere Deutschlands, Lieferung 5. Berlin, 1923. — 28. **Loew, H.** Systematische Beschreibung der bekannten europäischen Insekten. T. X od. Suppl. Bd. IV, Halle, 1873. — 29. **de Meijere, J. C. H.** Studien über palaearktische, vorwiegend holländische Limnobiiden, insbesondere über ihre Kopulationsorgane. Tijdschrift voor Entomologie, Deel LXII, P. 52—97, 1919. — 30. **Mik, J.** Beitrag zur Dipterenfauna des österr. Küstenlandes. Verh. der Zool.-bot. Ges. in Wien, Bd. XVI. P. 301—310. Wien, 1866. — 31. **Schneider, A.** Ueber den Darm der Arthropoden, besonders der Insekten. Zool. Anz. Jahrg. X, P. 139-40, Leipzig, 1887. — 32. **Snodgrass, R. E.** The Hypopygium of the Tipulidae. Trans. of the Americ. Entomolog. Society. Vol. XXX, P. 179—236. 1904. — 33. **Reaumur, R. A. F. de,** Histoire des Tipules, Mémoires pour servir a l'histoire des Insectes. T. V., partie 1. P. 1—59, Amsterdam, 1741. — 34. **Verhoeff, C.** Zur Morphologie der Segmentanhänge bei Insekten und Myriapoden. Zool. Anz., Bd. XIX. P. 378—383. Leipzig, 1896. — 35. **Verhoeff, C.** Noch einige Worte über Segmentanhänge bei Insekten und Myriapoden. Zool. Anz., Bd. XXI, P. 32—39. Leipzig, 1898. — 36. **Wesche, W.** The Genitalia of both the Sexes in Diptera, and their Relation to the Annature of the Mouth. The Trans. of the Linnean Society of London. 2nd. Series, Bd. IX, Zoology, P. 339 bis 386. London, 1903—07. — 37. **Westhoff, F.** Ueber den Bau des Hypopygiums der Gattung *Tipula* Meig., Münster, 1882.

Dolichopodidarum trium sinicorum novorum diagnoses.

Auctore A. de Stackelberg (Petrograd).

Dolichopus (Subg. **Hydroceleuthus**) **brevifacies**, sp. nov. ♂.

H. latipenni Fall. habitu suo, ut et antennarum structura similis, sed facie abbreviata (ut in genere *Dolichopode* sensu stricto), non usque ad marginem inferiorem oculi attingente, femoribus anticis posticisque dimidio basali nigris, tibiis intermediis setis an-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1925

Band/Volume: [91A_1](#)

Autor(en)/Author(s): Liang Shuwen

Artikel/Article: [Morphologie des Hypopygiums, der männlichen Genitaldrüsen und des Verdauungssystems von Thaumastoptera calceata Mik \(Tipulidae, Diptera\) 1-31](#)