sonst bohren sich die Raupen nicht ein und laufen endlos oben herum bis zur Ermattung. Oben darauf lege ich einige Futterblätter. Auf den Rand kommt eine Schicht Zeitungspapier und darüber als Beschwerung eine Glasplatte. In einem Topf können 4—5 erwachsene Raupen untergebracht werden. Jeder Topf erhält einen Untersatz, in den von Zeit zu Zeit etwas Wasser gegossen wird. Die Töpfe stellt man in einen der üblichen Zuchtkästen und nimmt nach einigen Tagen, wenn die Raupen verkrochen sind, das Papier mit der Glasplatte ab. Ein Herausnehmen der Puppen aus der Erde ist nach meinen Erfahrungen nicht ratsam, da die Puppe nicht gestört sein will. Aus diesem Grunde ist auch ein Versenden von L. *dumi*-Puppen eine sehr zweifelhafte Sache. Die Falter besitzen bekanntlich sehr schwache Beine und können an den Kastenwänden deswegen nicht hinaufklettern. Es ist deshalb unbedingt nötig, daß möglichst viele dünne Halme in Büscheln und in etwas schiefer Lage im Kasten eingestellt werden (z. B. dürre Waldgräser). Bei Beobachtung dieser Maßnahmen ist mir der schöne Herbstspinner gut geschlüpft und die Falter haben sich auch tadellos entwickelt. Die Tiere sind so groß wie die des Freilandes und sie kamen auch erst zu der Zeit, wenn draußen der Flug begann. Bei Glaszucht ergaben sich bei meinen Sammelfreunden jedesmal nur kleine, schwächliche Falter, die zudem schon im August oder noch früher die Puppen verließen. Kopula ist ziemlich leicht zu erreichen, ergibt aber, wie schon gesagt, minderwertiges Zuchtmaterial. Richtiger ist es, die Tiere rechtzeitig zu töten, damit sie sich nicht die zarten Flügelbeschuppungen durch ihren stürmischen Flug verderben. Ganz besonders möchte ich noch unterstreichen, daß die Blumentöpfe mit den Puppen unbedingt Frühsonne brauchen. Heiße Nachmittagssonne läßt sich durch Überhängen von weißen Tüchern leicht dämpfen.

Es würde mich freuen, wenn ich durch meinen kleinen Bericht manchen Sammler wieder einmal zu einem Zuchtversuch mit *dumi* anregen könnte. Und besonders dankbar wäre ich für einen Austausch der dabei gemachten Erfahrungen.

Anschrift: (13a) Erlangen, Schuhstr. 24

Sind die Schwingkölbchen der Zweiflügler (Diptera) rudimentäre Organe?

Von Adolf Brauns, Hann. Münden — Mit 1 Abbildung

Jedem Entomologen ist von Sammelexkursionen die Beobachtungstatsache bekannt, daß die Zweiflügler ohne Zweifel zu den flüchtigsten Insekten gehören. Täglich kann man die gleiche Feststellung machen bei dem Versuch, eine Stubenfliege zu fangen. Warum ist das

Fliegenfangen so schwer? Die Dipteren verfügen doch nur über e i n Flügelpaar, während sich an der Insertionsstelle des zweiten Flügelpaares die hantelförmigen Schwingkölbchen oder Halteren befinden. Immer wieder tritt daher die Frage in den Vordergrund des Interesses: Sind die Halteren der Dipteren r u d i m e n t ä r e Organe?

Zuerst sei versucht, auf eine andere Frage, die jedoch mit der ersten in Verbindung steht, eine Antwort zu geben: Wie kommt die Ausbildung der Schwingkölbchen zustande? Außer bei den Dipteren tritt nur einmal im Insektenreich eine Convergenzerscheinung auf. Freilich sind es hier die Vorderflügel, die zu klöppelförmigen Gebilden umgebildet sind. Bei den Strepsipteren (Fächerflüglern), einer den Käfern verwandten Gruppe, zeigen nur die Männchen (mit den deutschen Arten *Stylops* und *Xenos)* diese Umbildung der Vorderflügel; die madenförmigen Weibchen parasitieren in Erdbienen, Feld- und Grabwespen (U l r i c h, 1930).

Wenden wir uns den Zweiflüglern zu, so ist festzustellen, daß die Vorläufer der Dipteren allem Anschein nach tatsächlich vierflügelige Insekten gewesen sind. Diese Annahme wird durch einen äußerst wichtigen Fund sogar sehr wahrscheinlich. T i l l y a r d fand im Oberperm von Warners Bay N.S.W. ein vierflügeliges Insekt (T i l l y a r d, 1937). Eine Einordnung in die rezente Ordnung der Diptera hält der Verfasser nicht für möglich und stellt für dies Insekt mit dem Namen *Permotipula* die Gruppe der Protodiptera auf. Die Vorder- und Hinterflügel sind bezeichnenderweise völlig gleich ausgebildet und dicht nebeneinander am Thorax inseriert. Die Entwicklungszeit der echten Dipteren liegt nach diesem Fund zwischen dem Oberperm und dem Obertrias. Es ist nun nicht anzunehmen, daß die phylogenetischen Zwischenglieder von den Protodipteren bis zu den jetzigen Zweiflüglern jemals die Flugbegabung in irgendeiner Weise verloren haben. Diese Einrichtung geht sicher von den ältesten Formen dieser Entwicklungsgruppe durch. Von einem bestimmten Zeitpunkt ab soll die Ausbildung eines zweiten Flügelpaares dann nicht mehr erfolgt sein.

Die Schwinger gehen genau so wie die Flügel zurück auf „Imaginalscheiben", die nicht erst während des Larvenlebens, sondern bereits in ihren allerersten Anfängen im Ei angelegt werden (W e i s m a n n, 1864 u. 1866). Flügel- und Halterenscheibe stülpen sich nun aber nicht während der Embryonalentwicklung ein, sondern dies geschieht im Verlauf der postembryonalen Entwicklung, also später in der jungen Larve (P r a t t, 1901). Im Anfang der zweiten Puppenperiode sind die Halteren noch einfache abgeplattete zylindrische Fortsätze, die im Bau mit den Flügeln und anderen Organen der gleichen Entwicklungsstufe übereinstimmen. Die Bildung der Halteren ist demnach

der der Flügel gleich. Eine Unterscheidung der Halteren von den Flügeln ist auf diesen Stadien nicht möglich, außer durch die Lage der Imaginalscheiben.

Die Anlage der Halteren erfolgt auf dem dritten Körpersegment, der Mittellinie des Rückens genähert, gerade nach außen und oben vom dritten Bauchganglion (bei *Corethra* [jetzt *Chaoborus*] *plumicornis* Fabr.; Culicidae) nach Weismann, 1866 und bei *Homalomyia* [jetzt *Fannia*] *scalaris* Fabr.; Muscidae, Anthomiinae) nach Künneth, 1915).

Die Entwicklungsgeschichte der Schwingkölbchen gibt freilich keinen eindeutigen Hinweis über ihre Bedeutung; aber die Tatsache, daß sie aus gleichen Anlagen wie die Flügel und an der Stelle des zweiten Flügelpaares der übrigen Insekten entstehen, ist für das „Halterenproblem" von besonderer Bedeutung.

Daß wiederum eine Rückbildung der Flügel- und Halterenscheiben stattfinden kann, geht aus Untersuchungen von Stange (1907) an der Schaflaus, *Melophagus ovinus* L., hervor, Hier bilden sich aus den Flügelscheiben Flügelzäpfchen, während aus den Halterenscheiben jederseits ein großes Stigma entsteht. Dieses ist funktionsfähig und nicht etwa nur ein Stigmenfleck. Auch bei anderen Arten, denen Flügel und Halteren (wie z. B. bei *Braula coeca* Nitsch., der sogenannten Bienenlaus; Braulidae) gänzlich fehlen sollen, wird sich evtl. etwas ähnliches nachweisen lassen.

Daß die Schwingkölbchen in der Tat als dem zweiten Flügelpaar homologe Organe aufgefaßt werden dürfen, zeigt nicht nur die gleichsinnige Entwicklung, sondern geht außerdem eindeutig aus Studien über die erbliche Veränderung der Halteren bei der Taufliege *Drosophila melanogaster* Schin. hervor (Astauroff, 1927 u. 1929). In diesen Untersuchungen gibt der Verfasser eine Analyse der phänotypischen Manifestierung eines Gens, das die Halteren bei *Drosophila* verändert. Dieses neue Gen „tetraptera" ist rezessiv, im dritten Chromosom lokalisiert und bewirkt sehr verschiedene Veränderungen. Einmal können die Halteren völlig fehlen, zum andern können sie in der Form verändert sein oder aber es können alle Übergänge von einem normalen Schwinger bis zu einem vollständig entwickelten Flügelchen gebildet werden (siehe Abbildung).

Gleichfalls interessant sind in diesem Zusammenhange die Untersuchungen von Maas (1948). Es wurden die Eier von *Drosophila melanogaster* Meigen zu bestimmten Zeitpunkten vier Stunden lang einer Temperatur von + 35,0 bis 35,3° C ausgesetzt, während die Zucht sonst bei + 25° C erfolgt. Die Imagines „aus Eiern, die auf frühen Embryonalstadien erhöhter Temperatur ausgesetzt gewesen sind", zeigen vielfach „Abänderungen im Bau der Halteren oder in deren näherer Umgebung". Es entstanden u. a. Zwischenformen

zwischen Schwingern und Flügeln, die Maas als „Halterenflügel" bezeichnet. Eine Flügelähnlichkeit ist vor allem dadurch bedingt, daß sich innerhalb der Flügelfläche in den einzelnen Abänderungsstufen sogar Adern ausbilden. Freilich war die Zahl der Längsadern dem Flügel gegenüber reduziert, und Queradern traten bei keiner derartigen Temperatur-Modifikation auf.

Aus der Umwandlung der Halteren in Flügelchen darf mithin ohne weiteres gefolgert werden, daß die Schwinger phylogenetisch aus den Hinterflügeln entstanden sind. „Bei der Umbildung der Halteren in Flügel handelt es sich nicht um eine einfache Hemmung oder Störung der normalen Ontogenese, sondern um die Wiederherstellung gewisser vor langer Zeit gestörter kausaler Zusammenhänge in ihren wesentlichen Zügen, gleichsam um eine vollständige Umkehrbarkeit (natürlich nur in etlicher Beziehung) des Evolutionsprozesses" (vgl. Astauroff). Eine wirkliche Rekapitulation irgendwelcher flügelartigen Stadien wird im Entwicklungsprozeß der Schwinger aber nicht beobachtet. Inwieweit die „häutigen" Halteren der Termitoxeniiden [1]) als flügelförmige Schwingkölbchen hingestellt werden können, muß fürerst unberücksichtigt bleiben.

Die Entwicklungsgeschichte der Schwingkölbchen wie auch die mutierte Umbildung der Halteren in Flügelchen läßt den Gedanken, daß diese Gebilde mit dem Fluge etwas zu tun haben müssen, nicht fernliegen. Die Tatsache, daß diese äußerst kompliziert gebauten Organe in der Insektenordnung mit der „konzentriertesten Flugfunktion" vorkommen, deutet m. E. ebenfalls daraufhin. Die Halteren sind aber keine rudimentären Organe schlechthin, wie oft in der Literatur festgestellt wird. Wohl als Flugorgane können sie in morphologischer und physiologischer Hinsicht als zurückgebildet bezeichnet werden, aber nach den mannigfachen Untersuchungen über eine Analyse ihrer Leistungen dürfen diese Gebilde nimmermehr als rudimentäre Gebilde aufgefaßt werden. Allein die oben schon erwähnte Strukturkompliziertheit der Halteren (vgl. Pflugstaedt, 1912; Weinland, 1891) spricht dagegen, sie in ihrer Gesamtheit als rudimentäre Organe hinzustellen.

Bei den Zweiflüglern finden wir häufiger als in anderen Insekten-

---

[1]) Die Termitoxeniidae sind ein hochspezialisierter Seitenzweig der Buckelfliegen (Phoridae). Ihre Biologie ist besonders interessant. Bei diesen merkwürdigen Zweiflüglern findet sich keine freie Larven- und Puppenentwicklung; sie machen aber als protandrische Hermaphroditen eine imaginale Entwicklung durch. Es sind also Zwitter, bei denen sich die männlichen Geschlechtsprodukte vor den weiblichen entwickeln. Vollständig geklärt ist freilich der ganze Entwicklungsgang noch nicht. Zum andern beobachten wir, daß die Termitoxeniiden völlig zum Leben im Termitenstaat übergegangen sind, wobei das Gastverhältnis zweifellos auf Kommensalismus beruht — ohne den Wirtstieren von Vorteil zu sein, teilen die Dipteren mit ihnen deren Nester, um dort Nahrung, Feuchtigkeit, Wärme, Schlupfwinkel und Schutz zu finden.

ordnungen eine Neigung zur Reduktion der Flügel und bemerkenswerterweise im Zusammenhang damit in den meisten Fällen eine Rückbildung oder ein Verschwinden der Halteren (vgl. Brauns, 1938 b). Die Beobachtungstatsache eines gleichzeitigen Fehlens beider Bildungen oder einer Reduktion des einen Organs mit einer gleichzeitigen des anderen zeigt, daß die Halteren bei den flugbegabten Arten unbedingt in Beziehung zum Fluge stehen müssen. Das kann auch dadurch bewiesen werden, daß bisher keine flugfähige Dipterenart bekannt geworden ist, bei der die Halteren fehlen oder bei der innerhalb einer einheitlichen Population unter zahlreichen, gleichartig-beflügelten Individuen eine deutliche Reduktion in der Ausbildung der Schwinger sich zeigen ließ. Selbst in *Drosophila*-Zuchten, in denen sonst die anormalsten Mutationen aufgetreten sind, ist eine derartige Mutante meines Wissens noch nicht erhalten.

Es ist daher auch auffällig, daß fast sämtliche Theorien über die vermutliche Halterenfunktion die Beziehungen der Schwingkölbchen zur Flugfunktion in den Vordergrund stellen. Seit beinahe 240 Jahren haben sich zahlreiche Wissenschaftler in vielen Ländern der Erde mit dem stets wieder reizvollen Problem der Halterenfunktion beschäftigt, ohne daß sie zu einer endgültigen Lösung desselben gekommen sind.

In seinem seltsamen Werk: „Physico Theology" — die erste Ausgabe wurde bereits 1711—1712 veröffentlicht — schreibt der englische Dechant Derham (1727); „For the keeping the Body steady and upright in Flight, it generally holds true, (if I mistake not,) that all bipennate Insects have Poises join'd to the Body, under the hinder Part of their Wings ... If one of the Poises, or one of the lesser auxiliary Wings be cut off, the Insect will fly as if one Side overbalanced the other, until it falleth on the Ground; so if both be cut off, they will fly aukwardly, and unsteadily, manifesting the Defect of some very necessary Part. These Poises, or Pointels, are, for the most part, little Balls, set at the Top of a slender Stalk, which they can move every Way at Pleasure. In some they stand alone, in others, (as in the whole Flesh-Fly Tribe,) they have little Covers or Shields, under which they lie and move. The Use, no doubt, of these Poises, and secundary lesser Wings, is to poise the Body, and to obviate all the Vacillations thereof in Flight; serving to the Insect, as the long Pole, laden at the Ends with Lead, doth the Rope-dancer."

Seit dies geschrieben wurde, hatten alle Hypothesen über die Halterenfunktion die Beobachtung als Grundlage, daß ein flugbegabtes Dipter, dem die Schwinger exstirpiert wurden, entweder nicht fliegen kann oder zumindest in seinem Flugvermögen sofort oder nach gewisser Zeit stark beeinträchtigt ist. Trotz dieser im großen und ganzen einheitlichen Grundtatsache wurden während der letzten

beiden Jahrhunderte nicht weniger als etwa zehn verschiedene Theorien aufgestellt; u. a. betrachtete man die Halteren als Gleichgewichtsorgane, als aerostatische und aerodynamische Organe, als Hilfsorgane für die Atmungsregulation, als Organe zur Regelung der Steuerung usf. Aus diesem Rahmen fielen lediglich die Theorien heraus, die in den Schwingkölbchen Träger von Geruchs- oder Gehörorganen sehen wollten oder die Halteren in ihrer Nebenfunktion als Stridulationsorgane ansahen. 1917 veröffentlichte von Buddenbrock eine Arbeit über den Schwirrflug der Insekten und beschäftigte sich in seinen Ausführungen auch mit dem Halterenproblem; in einer weiteren Veröffentlichung (1919) brachte er Versuchsergebnisse zu der vermutlichen Lösung der Halterenfrage.

In der Folgezeit anerkannten viele Wissenschaftler die Ansicht von Buddenbrocks, während sich andere gegen seine Auffassung aussprachen. „von Buddenbrock macht es durch seine Untersuchungen wahrscheinlich, daß die Halteren spezifische Stimulationsorgane sind, bei denen die Funktion der Erzeugung nervöser Erregungen den Flügeln gegenüber weiter ausgebaut ist" (Brauns, 1939) [2]).

Den Ausführungen von Buddenbrocks stehen die Befunde Fraenkels und Pringles (1938) entgegen. Diese beiden Wissenschaftler greifen die „balancer theory" wieder auf [3]) und in allgemeinnaturwissenschaftlichen Zeitschriften glaubt man den Schwingkölbchen deshalb neuerdings doch wieder die Funktion von Gleichgewichtsorganen besonderer Art zuschreiben zu können. Die Funktion der Halteren „ähnelt also der eines schnell rotierenden Kreisels, den man als ‚Stabilisierungskreisel' zur Herabsetzung des Schlingerns in ein Schiff oder zur Einhaltung des Kurses in fern- oder selbstgesteuerte Waffen wie Torpedos einbaut. Jede Richtungsänderung im Flug wird von den ‚Halterenkreiseln' durch die Nervenbahn auf das Zentralnervensystem übertragen. Ihrer Halteren beraubte Fliegen und Mücken fliegen unsicher, taumeln und ‚trudeln' wie führerlose Flugzeuge" („Orion", 1947).

---

[2]) „Man bezeichnet als Stimulationsorgane" ... „Sinnesorgane, denen als Hauptfunktion oder neben ihrer Hauptfunktion die Aufgabe zukommt, dem gesamten Nervensystem oder einzelnen Nervenbahnen dauernd Erregungen (Stimuli) zuzuführen, die ihrerseits aber keine spezifischen Reflexe auslösen, sondern dazu dienen, das gesamte Bewegungssystem ständig in einem gewissen Zustande zu halten, welcher zur normalen Ausführung seiner Tätigkeit unbedingt nötig ist" (Wolsky, 1933). Bei Insekten hat man bisher verschiedentlich mechanische Sinnesorgane gefunden, die neben einer anderen Funktion auch als Stimulationsorgane funktionieren ... und die Bereitschaft für Reaktionen hinaufsetzen" (Brauns, 1939).

[3]) In einer kürzlich erhaltenen Arbeit gibt Pringle (1948) eine anatomische, dynamische und physiologische Analyse des gyroskopischen Mechanismus der Halteren höherer Dipteren und versucht die Gleichgewichtstheorie durch neuere Untersuchungen zu stützen.

(Fortsetzung folgt)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Entomologische Zeitschrift

Jahr/Year: 1950-1951

Band/Volume: 60

Autor(en)/Author(s): Brauns Adolf

Artikel/Article: Sind die Schwingkölbchen der Zweiflügler (Diptera) rudimentäre Organe? 147-152