download unter www.biologiezentrum.at

1911. IX. Jahrgang. Nr. 4.

MITTEILUNGEN

DES

NATURWISSENSCHAFTLICHEN VEREINES

AN DER

UNIVERSITÄT WIEN.

Die Mitteilungen erscheinen in 8—10 Nummern jährlich, für Mitglieder kostenlos. Bezugspreis für Nicht-Mitglieder 4 K. Preis einzelner Nummern 60 h. Beiträge sind an den Redakteur Dr. Erwin Janchen (III/3, Rennweg 14) einzusenden. Für den Inhalt der Aufsätze sind die Autoren verantwortlich. — Vortragsabende des Vereines finden in der Regel an Dienstagen um 7 Uhr abends im Hörsaale I für Mineralogie statt. Bibliotheksstunden (Leseabende) Dienstag und Freitag 6—8 Uhr. — Beitrittsanmeldungen werden an den Vereinsabenden schriftlich entgegengenommen. Semestralbeitrag 3 K. Eintrittsgebühr 2 K. Jahresbeitrag für Förderer 10 K.

Über termitophile Dipteren.

Von EDUARD MICHL.

(Mit 6 Textfiguren.)

Die stetig wachsende Kenntnis und Erkenntnis rezenter Organismen macht es oft unmöglich, ein Lebewesen einem systematischen Formenkreis zuzuordnen, ohne daß zwischen systematischer Stellung einerseits und gewissen biologischen oder anderen Eigenschaften andererseits eine Art logischer Discrepanz bestünde, die ihren Grund nur in gesetzmäßigen Anomalien finden darf. So werden zum Beispiel die Monotremenfamilien der Echidniden und Ornithorhynchiden zu den Mammalien als homoeothermen, viviparen .... Vertebraten gerechnet, obwohl gerade die beiden genannten Familien durch das Kriterium der Oviparität von allen anderen Mammalien biologisch geschieden sind. Die Boiden zählt man trotz des Besitzes von deutlichen hinteren Extremitätenrudimenten zum apoden Squamatensubordo *Ophidia*. — Die Zahl dieser Beispiele könnte noch vermehrt werden; es soll damit nur gezeigt werden, daß es unmöglich ist, ein zoologisches System in der Fassung zu formulieren, daß die Angehörigen und alle Angehörigen eines Formenkreises allen Bedingungen gerecht werden, die dieser Formenkreis an seine Zugehörigkeit stellt.

download unter www.biologiezentrum.at

Eine Fülle von gesetzmäßigen Anomalien in bezug auf Morphologie, Anatomie und Biologie schließt die kleine Dipterenfamilie der Termitoxeniiden in sich, die, wie ihr Name schon sagt, zu den Termiten als ihren Wirten im Verhältnis der Gastfreundschaft (Termitophilie) stehen. Die Kenntnis dieser interessanten Arthropoden reicht zurück auf das Jahr 1898, zu welcher Zeit sie zuerst von G. D. Haviland in den Nestern südafrikanischer Termiten entdeckt wurden. Später wurden diese Dipteren außer in Natal auch im Oranje-Freistaat (Dr. H. Brauns) und Mittelindien (P. Heim) gefunden und von E. Wasmann beschrieben.

Die Termitoxeniiden sind kleine Dipteren, die kaum die Größe von 1—2 *mm* erreichen. Nachdem sie zuerst für Celeopteren (physogastre Aleocharinen) gehalten wurden, wurden sie später als Dipteren erkannt und als Genus *Termitoxenia* Wasm. der Stethopathidenfamilie Wandollecks untergeordnet. Es war das Verdienst des Dipterologen J. Mick, der zuerst auf die mögliche Verwandtschaft der damaligen Termitoxeniiden mit den acalypteren Musciden und Pupiparen hinwies, während Prof. Dahl sich für die Zugehörigkeit zu den Phoriden aussprach. Die Gattung *Termitoxenia* wurde nur in die speziesarmen Genera *Termitoxenia* (s. stricto) und *Termitomyia* zerlegt, welche im System den Musciden und Phoriden als eigene Familie *Termitoxeniidae* an die Seite gestellt wurden.

I. Allgemeine Morphologie und Anatomie des Abdomens.

Das Termitoxeniiden-Caput besitzt eine deutliche Stirnblasenspalte[1]) in der Form eines breiten Ausschnittes vor der Antenneninsertion. Die Komplexaugen sind offenbar reduziert und für ein Dipteron verhältnismäßig klein. Auch die Ocellen erscheinen rückgebildet und sind nur bei starker Vergrößerung zu erkennen. (Siehe Fig. 1.) Die Unterlippe ist zu einem Stechrüssel umgewandelt, dessen biologische Funktion darin beruht, die junge Termitenbrut zu töten und auszusaugen; und wenn früher gesagt wurde, daß die Termitoxeniiden zu den Termiten im Verhältnis der Gastfreundschaft stehen, so muß dieses sonst biologisch zwei-

[1]) Siehe den Artikel des Verfassers in Jahrg. VIII, 1910, Nr. 4 dieser Mitteilungen.

download unter www.biologiezentrum.at
seitige Verhältnis durch die Ernährungsweise der Termitoxeniiden als Gäste schon getrübt werden. Die Gastfreundschaft deckt sich in dem Falle vollständig mit dem Begriff eines echten Ektoparasitismus in der speziellen Form des Brutparasitismus, dessen Wesen später noch genauer erörtert werden wird. Der Thorax fällt durch den Mangel von Flügeln auf, während die Halteren als Relikte der Hinterflügel, wenn auch rudimentär, erhalten sind. Diese Flügellosigkeit würde an und für sich nichts besagen, nachdem

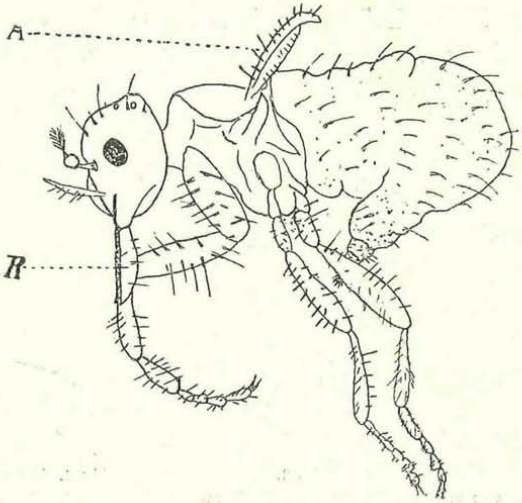
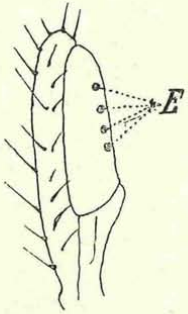


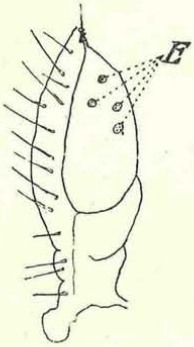
Fig. 1. *Termitoxenia* s. str. (= *Termitomyia*) *mirabilis* Wasm. Stenogastre Imago.
R Stechrüssel, *A* Appendix thoracalis.
Vergrößerung 50 : 1. (Nach Wasmann.)

sie gerade bei Dipteren oft als Anpassungsmerkmal sich vorfindet. Man hat nicht selten Gelegenheit, im Winter auf Schnee ein flügelloses Insekt in größerer Anzahl anzutreffen, das auf den ersten Anblick den Eindruck einer Spinne wachruft, und doch lehrt die genauere Untersuchung, daß es sich um eine Diptere (*Chionea araneoides* Dalm.) aus dem Verwandtschaftskreis der schnackenähnlichen Limnobiiden handelt. Mit der Anpassung an ektoparasitische Lebensweise Hand in Hand geht fast regelmäßig der Verlust des Flugapparates. Auf vielen Vertebraten leben ektoparasitisch Dipteren, die sich ähnlich wie die Mallophagen

download unter www.biologiezentrum.at

von Haaren, Federn und abgestoßenen Epidermiszellen ihrer Wirte nähren und die entweder dauernd oder doch zeitweise flügellos sind, indem die Flügel gelegentlich auf Grund einer oft deutlich präformierten Fraktionsstelle leicht abbrechen (*Hippobosca equina* L., *Ornithomyia avicularia* L., *Nycteribia Latreillei* Leach. auf Chiropteren). Es sei hier auch auf *Braula coeca* L., das interessante ektoparasitische Dipteron auf *Apis melifica* L., hingewiesen, bei dem nicht nur die Flügel, sondern sogar die Augen und Halteren völlig rückgebildet sind. An wenigen Familien bilden diese Dipteren den Tribus *Pupipara*, der biologisch durch den Ausfall des Larvenstadiums ausgezeichnet ist. Die Entwicklung





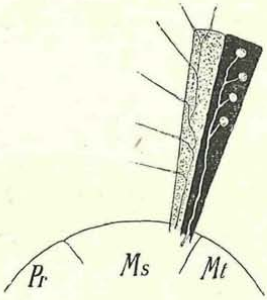


Fig. 2. Fig. 3.
Appendices thoracales von *Termitoxenia Heimi* Wasm. (Fig. 2) und *Termitoxenia Assmuthi* Wasm. (Fig. 3). *E* Exsudatporen. Vergrößerung 115 : 1. (Nach Wasmann.)

Fig. 4. Appendix thoracalis im idealen Längsschnitt. *Pr* Pro-, *Ms* Meso-, *Mt* Metanotum. (Nach Michl.)

des Embryos sowie der Larve vollzieht sich in einer uterusähnlichen Vagina des Muttertieres und das Insekt wird unmittelbar vor der Verpuppung im Puparium geboren. Die Flügellosigkeit würde demnach bei den Termitoxeniiden kein besonderes Merkmal darstellen. An Stelle der Flügel trägt aber der Thorax am hinteren Rande des Mesonotums eigentümliche Anhänge, die aus mehreren Chitinstücken zusammengesetzt erscheinen und bei verschiedenen Spezies verschiedene Form haben (siehe Fig. 1, 2, 3).

Wasmann hat diese Anhänge mit dem bezeichnenden Terminus „Appendices thoracales" belegt. Sie sind an der angeführten Stelle freibeweglich eingelenkt und lassen sich in ihrem Bau auf ein allgemeines Schema zurückführen (siehe Fig. 4).

download unter www.biologiezentrum.at

Den wesentlichen Bestandteil bilden zwei Chitinröhren, die mit einander mehr oder weniger verwachsen sein können. Der vordere Ast trägt eine Reihe ansehnlicher Makrochäten, die sich proximal in Nervenendigungen fortsetzen, die ihrerseits sich zu einem Nervenstamm formieren, der mit dem Thorakalganglion in direkter Verbindung steht. Der vordere Teil des Gebildes zeigt hier den typischen Bau eines Apparates, der zur Vermittlung von Tastempfindungen dient. Die hintere (in der Fig. schwarz ausgeführte) Röhre weist eine Anzahl (4—5) kleiner Poren auf, die durch feine Membranen verschlossen sind. Diese Poren stellen die Mündungen von Kapillargefäßen dar, die alle aus einem Hauptgefäß entspringen, das mit dem Blutgefäßsystem direkt kommuniziert. Durch diese Poren wird als „Kostgeld" für den Wirt ein Exsudat sezerniert, das sich als Element der Termitoxeniidenblutflüssigkeit herausgestellt hat und von den Termiten begierig geleckt wird. Seiner chemischen Natur nach dürfte es sich um einen flüchtigen Fettäther handeln, der an der Luft bald verdunstet. Die Biologie der Termitoxeniiden lehrt noch zwei Funktionen der Thorakalanhänge. Sie dienen den sonst unbeholfenen Tieren bei Ortsveränderungen als Balancierstangen zur Erhaltung des Äquilibriums. An den Thorakalanhängen werden ferner die Termitoxeniiden von ihren Wirten mit deren Mandibeln ergriffen und so weiterbefördert; in diesem Fall dienen sie als Transportorgane. Es ergeben sich demnach für den Appendix thoracalis folgende fünf Funktionen:

1. Tastorgan (der Vorderast).
2. Exsudatorgan (der Hinterast).
3. Balancierorgan (bei aktiver Ortsveränderung).
4. Transportorgan (bei passiver Ortsveränderung).
5. phylogenetisch genommen, morphologisch modifizierter Flügel.

Während Caput und Thorax von einer Chitincuticula umschlossen sind, umgibt das Abdomen eine membranöse Hülle, die eine Expansion möglich macht. Diese Vergrößerung des Abdomens findet man nicht nur bei vielen Termitengästen, sondern auch bei den Termiten selbst. Hier sind es nur die Weibchen, deren Hinterleib durch das Wachstum des Ovariums gewaltig aufgetrieben erscheint. Diese Vergrößerung kann eine zweifache Ur-

download unter www.biologiezentrum.at
sache haben; entweder ist es die Hypertrophie der Sexualdrüsen oder des abdominalen Fettkörpers oder endlich das Wachstum beider Elemente zusammen. Auch die Termitoxeniiden findet man innerhalb der Spezies in zwei Zuständen, die äußerlich schon durch die Größe des Abdomens von einander differieren. Die jüngere und dünnleibige („stenogastre") Imago besitzt noch ein verhältnismäßig kleines Abdomen von glasartig durchscheinender Beschaffenheit, während die völlig ausgewachsene („physogastre") Form ein mächtig aufgeschwollenes Abdomen aufweist. Wasmann hielt zuerst die stenogastren Individuen für Männchen, die physogastren für Weibchen. Die anatomische Untersuchung lehrte hingegen, daß die Termitoxeniiden beide Geschlechter in einem Individuum vereinen; sie sind Hermaphroditen. Die Physogastrie ist bei diesen Dipteren hauptsächlich durch das Wachstum des Ovariums, des Muskelsystems und des abdominalen Fettkörpers bedingt. Auch die Betrachtung der äußeren Form des Abdomens zeigt schon, daß a priori die normale Begattungsstellung der Arthropoden a tergo ausgeschlossen ist, nachdem die Hinterleibsspitze nach unten und weit nach vorn gerückt ist, so daß sie zwischen die Femora der Hinterbeine zu liegen kommt. Bei einigen termitophilen Coleopteren (Corotoca und Spirachtha Schiödte) ist infolge der Physogastrie der Hinterleib sackförmig verdickt und nach oben und vorn gebogen, und es ist leicht denkbar, wenn die oberflächliche Untersuchung Wasmann verleitete, die Termitoxeniiden für solche physogastre Aleocharinen zu halten.

Wasmann hat die Größenverhältnisse des Abdomens bei stenogastren und physogastren Individuen derselben Spezies gemessen und folgende Zahlen gefunden:

	Abdomen		
	-länge	-höhe	-breite
Stenogastre Imago	1·0 *mm*	0·6 *mm*	0·3 *mm*
Physogastre Imago	1·3 „	1·1 „	0·6 „

Das stenogastre Abdomen ist von einer dünnen Membran umschlossen, unter der ein Gewebe mit larvalem Charakter vorgebildet liegt. Völlig ausgebildet sind hingegen die männlichen Keimzellen in der Form von Spermatozoenbündeln. Das übrige Lumen des Abdomens enthält auch die Anlage des Ovariums

download unter www.biologiezentrum.at
und des Muskelsystems. Die stenogastre Imagoform gleicht einem wandelnden Embryo, der erst durch eine postembryonale (=imaginale) Entwicklung zur physogastren Imago wird (siehe Fig. 5). Im Abdomen der physogastren Form (siehe Fig. 6) ist die membranöse Hülle gewachsen und hat feine Trichome ausgebildet. Unter der Membran findet sich ein aus großen Fettzellen bestehendes Exsudatgewebe. Die embryonale Anlage des Ovariums ist zu einem beiderseits einröhrigen Ovarium ausgewachsen, mit dem das Muskelsystem im Abdomen in der Entwicklung gleichen Schritt gehalten hat. Weil hier die männlichen Keimdrüsen in der Entwicklung den weiblichen vorangehen, spricht man von einem „protandrischen Hermaphroditismus". Wenn andrerseits

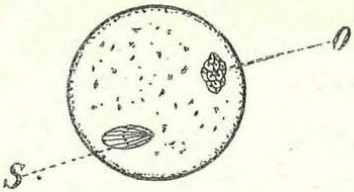


Fig. 5.

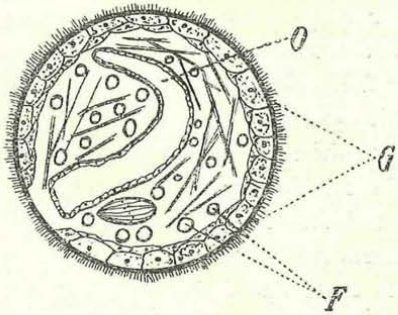


Fig. 6.

Schematische Darstellung der Entwicklung der Physogastrie und des protandrischen Hermaphroditismus bei Termitoxeniiden. Das Abdomen im idealen Längsschnitt.
O Ovarium; *S* Spermatozoenbündel; *G* Exsudatgewebe; *F* Fettzellen.
(Nach Michl.)

Caput und Thorax ganz ausgebildet sind und das Abdomen erst durch die imaginale Entwicklung seinen larvalen Charakter verliert, handelt es sich hier um eine von vorn nach rückwärts fortschreitende, mithin „antero-posteriore" Imaginalentwicklung. Das Schema soll diese Verhältnisse erläutern. Der protandrische Hermaphroditismus der Termitoxeniiden findet im großen Familienkreise der Arthropoden nirgends ein Analogon, obwohl der einfache Hermaphroditismus oft nur als Sekundärerscheinung, im Tierreich relativ weit verbreitet ist (*Ctenophora, Chaetognatha, Oligochaeta, Cestodes, Trematodes, Hirudinea, Holothuria, Solenogastres, Opistobranchia, Cirripedia, Arthropoda, Tardigrada, Tunicata, Appendicularia, Thaliacea*). Sogar bei Vertebraten tritt hie

download unter www.biologiezentrum.at
und da, freilich nicht gesetzmäßig, der Hermaphroditismus auf. So sind in der Literatur einige Fälle von Zwittertum bei Anuren beschrieben.

Auch die Cyclostomenfamilie der Myxinoiden pflanzt sich hermaphroditisch fort.

Die Untersuchungen von J. Schapiro haben gezeigt, daß Zwittertum und Rückbildung in einem gewissen Abhängigkeitsverhältnisse zu einander stehen, demzufolge die verschiedensten Organe reduziert werden können. Bei den Termitoxeniiden sind es die Komplexaugen, die Ocellen und der Flugapparat.

Um einem möglichen Mißverständnis vorzubeugen, sei ausdrücklich darauf hingewiesen, daß speziell bei den Termitoxeniiden der Hermaphroditismus zum Teil seinen guten Grund auch in der Anpassung an ektoparasitische Lebensweise findet. Ähnliche Verhältnisse weisen auch die zwittrigen Trematoden und Cestoden auf. Da diese beiden Scoleciden-Ordines Parasiten sind, so wird auch mit gewisser Berechtigung deren Hermaphroditismus auf den Parasitismus zurückgeführt und, wenn man auch ohne Vorbehalt die rückbildende Wirkung des Schmarotzertums anerkennt, so ist damit noch nicht der Beweis erbracht, daß nicht auch der Hermaphroditismus in noch unerkannter Weise bei Rückbildungen als Agens und Movens eine Rolle spielt. Jedenfalls sei die Tatsache hervorgehoben, daß zum Beispiel bei phylogenetisch relativ höher stehenden Formen der Trematoden trotz des Entoparasitismus die Arterhaltung durch digene Fortpflanzung gegeben ist, so bei *Didymozoon thynni* O. Taschbg. (= *Monostomum bipartitum* Wedl.), *Schistosomum haematobium* Bilharz., *Koellikeria filicollis* Rud. (= *Distomum Okenii* Köll.). (Schluß folgt.)

Neuere Vorstellungen über die Phylogenie der Pteridophyten.

Von ERWIN JANCHEN.

(Schluß.[1])

Versuchen wir nun, ob eine Ableitung der Farne von den Lycopodiophyten leichter gelingt.

---

[1]) Vgl. Nr. 3, pag. 33—51.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mitteilungen des Naturwissenschaftlichen Vereins an der Universitaet Wien

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: 9

Autor(en)/Author(s): Michl Eduard

Artikel/Article: Über termitophile Dipteren. 53-60