57.7
0.2
L

Diptera. Fliegen

Von **E. Lindner**, Stuttgart

Allgemeine Kennzeichen

Schon Aristoteles konnte die Fliegen als *Diptera* (= Zweiflügler) zusammenfassen, — mit einer Bezeichnung, die für die große Insektenordnung nicht treffender hätte gewählt werden können. Abgesehen von wenigen Formen, die infolge Anpassung an irgendeine besondere Lebensweise die Flügel überhaupt verloren haben, besitzen die Dipteren nur ein Paar Flügel. Das zweite ist bei allen Familien zu einem merkwürdig übereinstimmend gebauten Organ reduziert worden, den trommelstockähnlichen Schwingern oder Halteren.

Die Entwicklung der Fliegen ist eine vollkommene, d. h. man kann die Stadien Ei, Larve, Puppe, Imago unterscheiden. Die Nahrungsaufnahme geschieht durch saugende Mundwerkzeuge. Blutsauger sind mit besonderen Stechrüsseln ausgerüstet, Apparaten, auf die noch zurückzukommen sein wird. Bei manchen Formen sind die Mundwerkzeuge mehr oder weniger stark rückgebildet, was wiederum durch die Lebensweise bedingt ist, sei es, daß das Leben nur so kurze Zeit währt, daß auf eine Nahrungsaufnahme verzichtet werden kann, oder daß der Imago so großes Reservematerial mitgegeben wird, daß sie längere Zeit davon zehren kann.

Von einer ursprünglichen Saprophagie, d. h. der Aufnahme faulender Bestandteile, sind sehr viele Fliegenlarven verschiedener Familien zum echten Parasitismus gelangt, ein Umstand, der innerhalb der Ordnung der Fliegen und im Haushalt der Natur von größter Bedeutung ist. Im übrigen begegnen wir in der äußeren Erscheinung bei den Fliegen einer sehr großen Mannigfaltigkeit, die z. T. in den verschiedenen biologischen Verhältnissen der einzelnen Familien, z. T. in der ungeheuren Zahl von Arten überhaupt begründet ist. Die paläarktische Fauna umfaßt rund 14000 bekannte Fliegenarten.

Systematische Unterscheidung

Auf die Biologie der Fliegen kann nicht näher eingegangen werden, ohne eine kurze Darstellung der systematischen Einteilung der Ordnung zu geben. Die phylogenetisch ältere der beiden Unterordnungen ist die der *Orthorhapha* (s. S. 38.22) mit ~~[illegible]~~en Mumienpuppen, mit meist langen vielgliedrigen Fühlern und häufig langen, dünnen Beinen. Zu ihnen gehören die *Nematocera* mit den bekannten großen Schnaken *(Tipulidae)*, den Stechmücken *(Culicidae)*, den Pilzmücken *(Mycetophilidae)*, den Gallmücken *(Ithomiidae*, früher *Cecidomyidae)*, den Schmetterlingsmücken *(Psychodidae)* u. a. Durch

Inv. 3647

Verschmelzung mehrerer Fühlerglieder ist der Typus des etwas kompakteren, wenn auch noch mehrgliedrigen Fühlers entstanden, den wir bei den *Brachycera* antreffen. Zu ihnen gehören *Stratiomyidae, Rhagionidae (Leptidae), Empidae, Bombylidae* u. a. Die *Cyclorhapha* (s. S. 38.22) vor allem charakterisiert durch die Tönnchenpuppe, werden neuerdings in *Aschiza* ohne, und *Schizophora* mit Stirnblase eingeteilt. Zu ersteren sind die große Familie der *Syrphidae*, sowie die *Pipunculidae, Phoridae* u. a. zu stellen. Die *Schizophora* umfassen die familien- und artenreichen *Muscaria* und die aus ihnen hervorgegangenen Parasiten, die als Imagines ektoparasitischen *Pupiparen*.

Bei dieser kurzen Besprechung wurde schon erwähnt, welches die Kriterien sind, die zu dieser Einteilung führen. Daneben ist das Larvenstadium von größter Bedeutung und wichtig sind die verschiedensten morphologischen Merkmale der Imagines, wie die Gestalt der Augen, die Ausbildung der Mundwerkzeuge, des Geschlechtsapparates, die Behaarung, die Beborstung vor allem des Kopfes und der Beine und nicht zuletzt der Verlauf des Flügelgeäders.

Nur auf letzteres soll hier bei der großen Bedeutung, die ihm in der Fliegensystematik zukommt, kurz eingegangen werden.

Die Ader, welche den Flügel ganz umzieht, bzw. an der Flügelspitze endigen kann, heißt Costalader (c). In sie mündet am Flügelvorderrand die Subcostalader (sc). Die nächste Hauptader, die von der Wurzel ausgeht, ist der Radius (r), mit bis zu fünf Ästen. In der Mitte des Flügels verläuft die Media, deren erster Ast die in der Flügelmitte meist vorhandene Diskalzelle frontal begrenzt. Die übrigen Äste dieser Hauptader gehen von der Diskalzelle aus. Es sind bis zu drei: m_1, m_2, m_3. Der Cubitus, die nächste große Ader, beteiligt sich mit dem 1. Ast (cu_1) an der Einschließung der Diskalzelle. Meist sind zwei Äste vorhanden. Einfach sind die Analader (an) und die Axillarader (ax), von welchen erstere mit der Cubitalader die Cubitalzelle (Cu) umschließt. Die Zellen bezeichnen wir jeweils mit dem großen Buchstaben, der dem kleinen entspricht, mit welchem die frontal davon gelegene Ader belegt ist (Fig. 1—4).

Bewegt werden die Flügel wie bei den meisten Insekten durch indirekte an den Thorax ansetzende Flugmuskeln, die sog. Flügelvibratoren. Die Frequenz des Flügels ist im höchsten Maße von der Belastung abhängig; tritt z. B. infolge teilweiser Amputation Unterbelastung ein, so steigt die Schlagzahl um so höher, je kleiner der restliche Flügelstumpf ist (v. Buddenbrock). Verkürzt man nur einen Flügel, so erhöht sich dessen Schwingungsfrequenz nicht, sondern schwingt synchron mit dem längeren Flügel. Demnach scheinen die beiderseitigen Muskelpartien sich je nach der Belastung des von ihnen in Bewegung gesetzten Flügels schneller oder langsamer zu kontrahieren, werden jedoch durch nervöse Impulse vom Bauchganglion her angewiesen, beide im gleichen Rhythmus zu schwingen, wobei die langsamere Hälfte das Tempo angibt (Roch). Flügel und Halteren haben die gleiche Frequenz. Bei der Stutzung der Flügel

fliegt die Fliege noch gut, wenn sich die Frequenzen von Flügel und Halteren wie 5 : 4 verhalten. Nach v. Buddenbrock sind

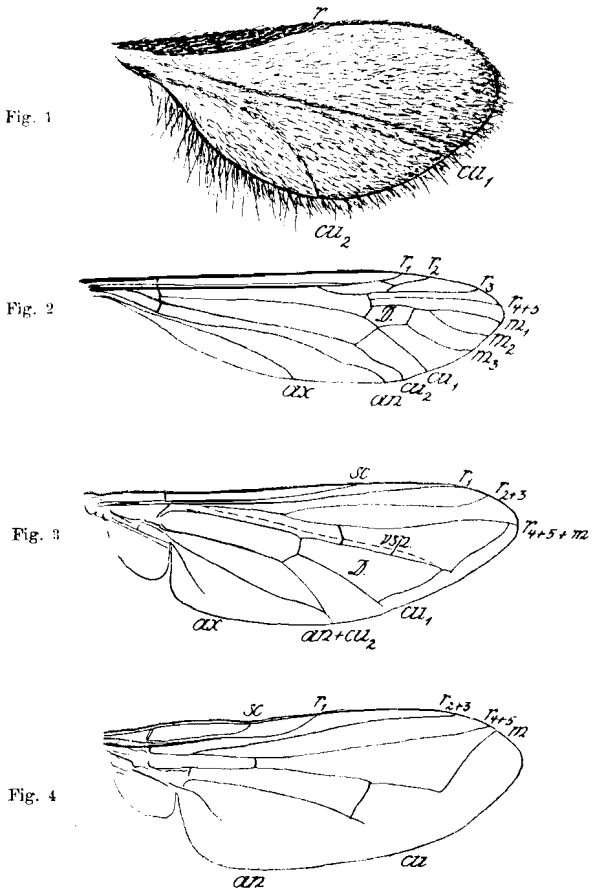

Fig. 1—4. Flügelgeäder. Fig. 1: *Lasioptera rubi* Herg. Fig. 2: *Tipula spec.* Fig. 2: *Syrphus ribesii* L. Fig. 4: *Phryxe vulgaris* Fall. (Erklärung im Text.)

die Halteren sogen. Tonusorgane, die für die Erregung der Flügelmuskulatur in Betracht kommen. Werden die Halteren entfernt oder festgeklebt, so büßt das Tier seine Flugfähigkeit ein.

Flugunfähige und flügellose Dipteren

Bei einer großen Zahl von Fliegen werden die Flügel mehr oder weniger rückgebildet und schwinden ganz. Auf gewissen starken Stürmen ausgesetzten Inseln, wie den antarktischen Kerguelen finden sich Insekten aus allen möglichen Ordnungen, die vollkommen flügellos sind. Eine ähnliche Erscheinung finden wir in hochalpinen Regionen. So gibt es eine alpine Tipulide mit verkümmerten Flügeln und auch die arktisch-alpine flugunfähige Bibionide *Penthetria holosericea* Meig. wäre hier aufzuführen, ferner *Chionea araneoidea* Dahn., die im Winter auf gefrorenem Schnee nach Spinnenart umherläuft. Aber auch bei weniger extremen Lebensbedingungen finden sich flügellose Formen, wie z. B. die Mycetophilidengattung *Epidaphus* und die merkwürdige *Dahlica larviformis* Enderl. (Fig. 5). Die Borboride *Apterina pedestris* Meig. entbehrt ebenfalls der Flügel, während *Apterina equinus* Fall. z. B.

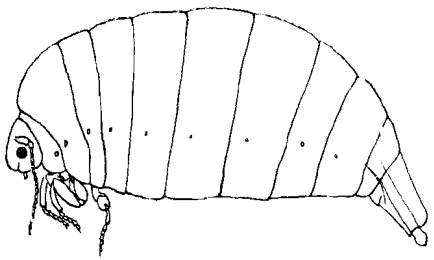

Fig. 5. *Dahlica larviformis* Enderl. n. Dahl. Ca. 10:1.

Flügel besitzt. Das Schwinden der Flügel tritt als Mutationsfaktor auf, ganz unabhängig davon mutieren die Flügelmuskeln, so daß Flügelschwund und Muskelschwund nicht Hand in Hand gehen. Das Verschwinden der Flügel beruht daher nicht auf der kumulativen, erblich gewordenen Wirkung des Nichtgebrauchs, sondern auf Mutationsvorgängen (Mercier). Nach Dewitz ist die auslösende Ursache für das Rudimentärwerden von Organen, bei Insekten besonders der Flügel eine Folge der Herabsetzung der Gewebeatmung, die durch die verschiedensten Faktoren auch experimentell ausgelöst werden kann, z. B. durch Kälte. Sehr häufig finden wir die Verkümmerung der Flugorgane auch bei Parasiten, hier scheint sie ausgelöst zu werden durch den Einfluß der vom Wirte ausgeatmeten Gase und durch die reduzierende Wirkung des Blutes oder aufgenommener Gewebsbestandteile. Daß beim ♀ die Rückbildung oft stärker in die Erscheinung tritt als beim ♂, hat wohl darin seinen Grund, daß die respiratorischen Vorgänge in den weiblichen Geweben an und für sich schwächer sind als in den männlichen (Dewitz). Unter den parasitischen Fliegenimagines ist z. B. die Phoride *Braula coeca* Nitzsch, die Bienenlaus (Fig. 6), vollkommen flügellos, ebenso die sog. Schaflaus *Melophagus ovinus* L.

Andere Angehörige dieser Gruppe haben sehr zerbrechliche, häufig nur noch in Resten vorhandene Flügel. So scheint *Lipoptena cervi* L. die Flügel alsbald nach dem Erreichen eines passenden Wirtes zu verlieren. Ebenso ist es bei der Milichiine *Carnus hemapterus* Nitzsch, einem Vogelparasiten, dessen vollausgebildete, aber hinfällige Flügel sehr bald nach dem Ausschlüpfen bis auf kleine Stummel abfallen (Fig. 7 u. 8). Mit dem Schwinden der Flügel erfahren gewöhnlich auch die Halteren eine Rückbildung und gehen oft ganz verloren (*Braula coeca* Nitzsch, *Melophagus ovinus* L.), doch ist diese Regel nicht ohne Ausnahme. Die vollkommen flügellose *Thripomorpha paludicola* Enderl. z. B. besitzt auffallend große Schwinger.

Sexualcharaktere

Bei den meisten Dipteren sind die beiden Geschlechter leicht voneinander zu unterscheiden. Bei vielen Familien ist das Hypopygium, der äußere Geschlechtsapparat des ♂, sehr auffallend gestaltet, so daß seine Form allein schon ein gutes Artcharakteristikum bildet *(Dolichopodidae, Tipulidae, Anthomyinae)* (Fig. 9). Die weiblichen äußeren Genitalien sind als Legeröhre, selten als Legebohrer entwickelt und bei fast allen Familien auffallend übereinstimmend gestaltet (Fig. 10). Meist sind die letzten Abdominalsegmente zu einer ineinanderschiebbaren Röhre ausgebildet, die an ihrem Ende zwei laterale Klappen trägt. Diese Klappen können sehr stark in die Erscheinung treten, so daß allmählich die schwertförmige Legeröhre von *Xiphura* (Fig. 11) zustande kommt. Bei manchen Tachinenweibchen ist es in Anpassung an die besondere Art des Endoparasitismus ihrer Larven zur Ausbildung besonderer Charaktere gekommen. Wir erwähnen hier nur den sogenannten Sägebauch und die gekrümmte einschlagbare Legeröhre von *Compsilura*. Das Hypogygium der Männchen wirkt in der Regel als zangenförmiges Greiforgan, daneben trägt es aber oft höchst bizarre, plastische Anhängsel, für die kaum ein biologischer Wert ermittelt werden kann.

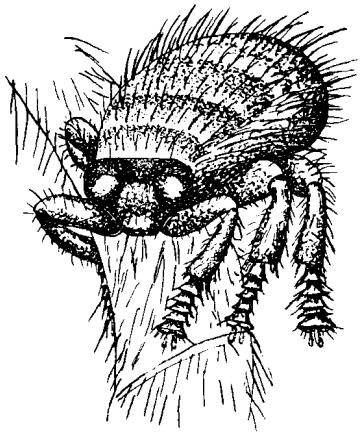

Fig. 6. *Braula coeca* Nitzsch. n. Clément ca. 13:1.

Allerdings sind unsere Kenntnisse über die morphologischen und physiologischen Werte der einzelnen Teile des Hypopygiums noch außerordentlich dürftige. Ein Anstoß zu eingehenderem vergleichendem Studium auf diesem Gebiet dürfte nun aber durch die

Arbeiten Christophers, Edwards, Feuerborns und Bruchs und ihre höchst merkwürdige Entdeckung des Hypopygium inversum und des Hypopygium circumversum gegeben sein. Es ergab sich nämlich, z. B. bei den *Psychodidae*, daß auf den Larven- und Puppenstadien ventral angelegte Anhänge (die Gonopoden) bei der Imago dorsal stehen und daß das ganze Hypopygium daher eine Drehung um 180° ausführt — offenbar sofort nach dem Ausschlüpfen. Christophers und Edwards fanden dasselbe für *Anopheles, Molophilus, Rhypholophus* und die *Dixidae*. Und aus der Untersuchung Bruels bei *Calliphora* geht hervor, daß sich bei dieser cyclorhaphen Fliege das Hypopygium offenbar um 360° dreht. Wann sich diese Drehung im allgemeinen vollzieht, konnte noch nicht ermittelt werden. Ich habe sie bei einer Pilzmücke *(Diadocidia)* nach der Flügelentwicklung beobachtet. Sie ging sehr langsam, ganz allmählich von statten. Die Tatsache der Drehung an sich steht fest. Sie ergibt sich u. a. auch aus der gegenseitigen Lage von Vas deferens und Darm in den letzten Abdominalsegmenten. Natürlich muß die Ursache dieser merkwürdigen Erscheinung in einer Anpassung der männlichen an die weiblichen Genitalien zu suchen sein. Vorläufig ist aber eine endgültige Klärung dieser einzigartigen Tatsache unmöglich.

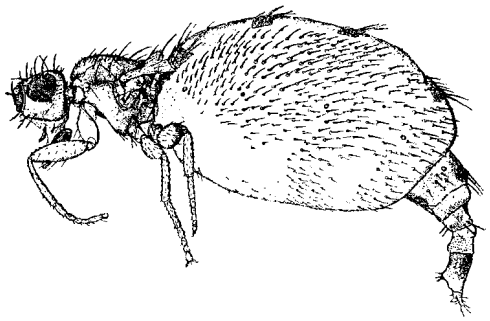

Fig. 7. *Carnus hemapterus* Nitzsch ♀ n. Meijere. Ca. 20,5 : 1.

Das zweite Paar von Anhängen am Hypopygium dürfte den Cerci anderer Insekten entsprechen. Es liegt ursprünglich immer dorsal.

Außerdem finden wir eine Reihe sekundärer Geschlechtsmerkmale. So unterscheiden sich beide Geschlechter oft durch die Färbung sehr wesentlich (gewisse *Anthomyinae, Syrphidae* u. a.); bei der großen Mehrzahl der Fliegenmännchen sind die Augen stärker entwickelt als bei den Weibchen *(Bibio!)*, häufig sind die Taster und Fühler der Männchen ebenfalls stärker oder überhaupt anders gebaut als bei den Weibchen (viele *Nematocera*, wie *Tipulidae*,

Culicidae, Tendipedidae, aber auch *Symphoromyia crassicornis* Panz. u. a.) (Fig. 12). Schon aus der täglichen Beobachtung erhellt, daß viele Fliegen sich in erster Linie mit Hilfe des Geruchsinnes orientieren und wenn man erkennt, wie gerade bei diesen Fliegen die Fühler der Sitz ziemlich einheitlich gebauter Sinnesgrübchen sind, so muß man wohl die stärkere Entwicklung der männlichen Fühler mit der Wahrnehmung des Geschlechtsduftes (Artgeruches) in Zusammenhang bringen, der ja bei den Insekten für die Auffindung der Geschlechter eine sehr große Rolle spielt. Bei Psychodiden hat neuerdings Feuerborn sehr auffällige Bildungen zur Anlockung der ♀♀ beschrieben, die teils in auffallenden Färbungselementen, teils in Duftapparaten bestehen. Als weitere sekundäre Geschlechtsmerkmale kommen die Behaarung, die Beborstung und besonders die Gestalt der Beine in Betracht. Der Dimorphismus

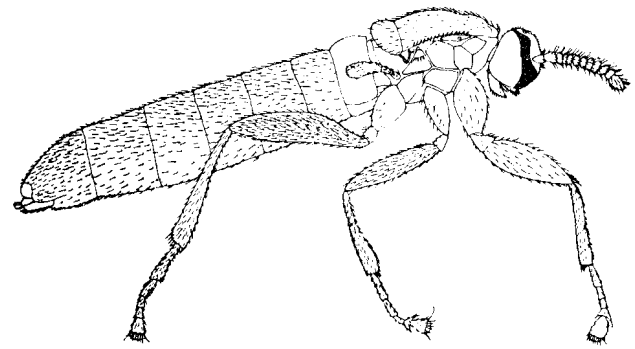

Fig. 8. *Thripomorpha paludicola* Enderl. n. Enderlein. 36 : 1.

ist dabei häufig bedeutend (Empiden, Dolichopodiden, *Hydrotaea* u. a.) und eine Zweckmäßigkeit scheint ihm kaum zugrunde zu liegen (Fig. 13 u. 14).

Endlich wäre noch zu erwähnen, daß bei den Mücken sich so gut wie ausnahmslos nur die ♂♂ zu den bekannten Tanzschwärmen zusammenfinden, die nach Grassi zur Anlockung der ♀♀ dienen.

Mundwerkzeuge und Nahrungsaufnahme der Imagines

Der ursprünglich saprophagen Lebensweise der Dipteren entspricht ihre Ausrüstung mit einem Saugrüssel, wie wir ihn von unserer Stubenfliege (Fig. 15) her kennen. Er kommt allen saprophagen, zuckerliebenden, blattlausbesuchenden und auch — freilich manchmal stark modifiziert — den blütenbesuchenden Fliegen zu. Bei diesen letzteren treffen wir oft Formen, die, wie wir das auch von andern Ordnungen her kennen, in ihrer Nahrung und im Bau ihrer Mundwerkzeuge auf ganz bestimmte Pflanzenstoffe oder Blütenteile eingerichtet sind, so daß der Rüssel eine ähnliche Form zeigt, wie der Saugrüssel mancher Blutsauger. Er fällt dann oft durch seine beträchtliche Länge auf, wie bei vielen *Empidae*, bei

Apistomyia (Nahruug?), bei *Lampromyia* u. a. Der Rüssel vieler Blütenbesucher zeigt in der Struktur der labella des Rüssels eine funktionelle Anpassung an die Blütenpollennahrung.

Die Hämophagie scheint auf verschiedenen Wegen der phylogenetischen Entwicklung der Dipteren entstanden zu sein. Darauf weist hin, daß die vom Raub anderer Insekten lebenden Empiden z. T. wenigstens auch auf Blüten leben und Pflanzensäfte saugen. Ausschließlich Insektenblut nehmen die Asiliden auf, die ausgesprochensten Räuber unter den Fliegen. Sie führen zu den eigentlichen Blutsaugern über, die sich vom Blut der Warmblüter

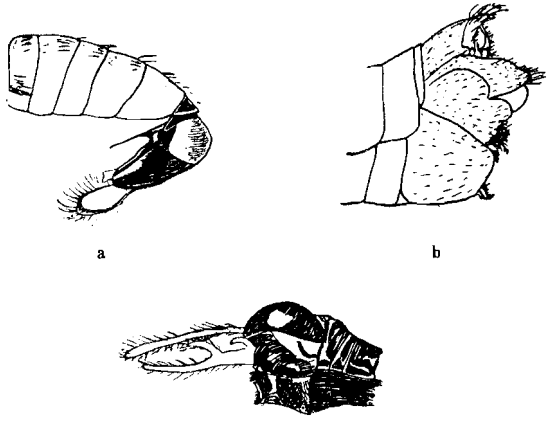

Fig. 9. Hypopygien von a *Dolichopus aeneus* Deg., b *Tipula cava* Riedel, c *Liriope contaminata* L.

nähren. Wir finden solche in den verschiedensten Familien, ja Unterordnungen der Dipteren. Wenn *Symphoromyia* blutsaugend angetroffen wurde, so dürfen wir wohl in ihr einen Versuch der Rhagioniden sehen, von der Insektennahrung zum Blutsaugertum überzugehen, da die andern Rhagioniden nur als Insektenräuber bekannt sind. Und weiter dürfen wir wohl schließen, daß die Vorfahren der verwandten Tabaniden ebenfalls von Insektenraub lebten. Zu sagen, wie die Culiciden zu Blutsaugern wurden, mag zunächst dahingestellt bleiben, denn die weitaus größte Zahl der *Nematocera* hat mehr oder weniger verkümmerte Mundwerkzeuge. Einige scheinen „Pflanzensauger" zu sein. *Stomoxys*, die als „Wadenstecher" bekannte stubenfliegenähnliche Muscide nimmt jetzt noch andere Stoffe neben Blut als Nahrung auf und ist so wohl von der Saprophagie zur Hämophagie gekommen. Die Simuliden hatten es vielleicht ursprünglich mehr auf das Fett der Talgdrüsen, die gleichzeitig mit den Schweißdrüsen funktionieren, ab-

gesehen. Die parasitisch auf dem Körper von Säugetieren (Fledermäusen, Schafen und Wild) und Vögeln lebenden Pupiparen sind Blutsauger mit ähnlichen Rüsseln wie die Glossinen, denen sie ja auch in anderer Hinsicht nahestehen. Die meisten Nematoceren nehmen wohl nur Wasser mit ihren meist schwach entwickelten Rüsseln auf. Bei den Oestrinen und Hypoderminen sind die Mundwerkzeuge stark rückgebildet. Diese schönen Tiere zehren von ihrem stark entwickelten Fettkörper, ohne Nahrung von außen aufnehmen zu müssen.

Das Labium (die Unterlippe) nimmt bei fast allen Dipteren den größten Raum aller Teile des Rüssels ein und stellt z. B. bei

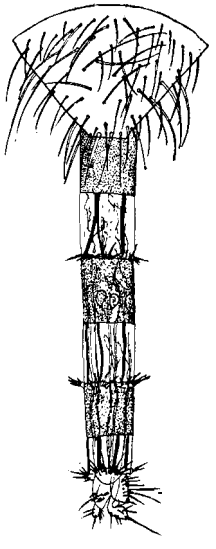

Fig. 10.

Fig. 11.

Fig. 10: Legeröhre von *Musca domestica* L.
Fig. 11: Legeröhre von *Xiphura*.

den meisten Musciden insofern den Rüssel überhaupt dar, als alle anderen Teile darin wie in einer Scheide unmittelbar geborgen sind. Aber auch bei den stechenden Culiciden dient es als Scheide für die anderen Teile. Es ist ein langes Rohr, das oben durch die beiden dorsal aufwärts gebogenen Lamellen fast geschlossen ist.

Nur die Taster (Maxillarpalpen) bleiben bei allen Dipteren außerhalb des Rüssels. Sie sind faden-, keulen-, knopf- oder schaufelförmig.

In der Rüsselscheide des Labiums finden wir nun folgende Teile mehr oder weniger stark ausgebildet: Hypopharynx, Labium, Mandibeln, Maxillen.

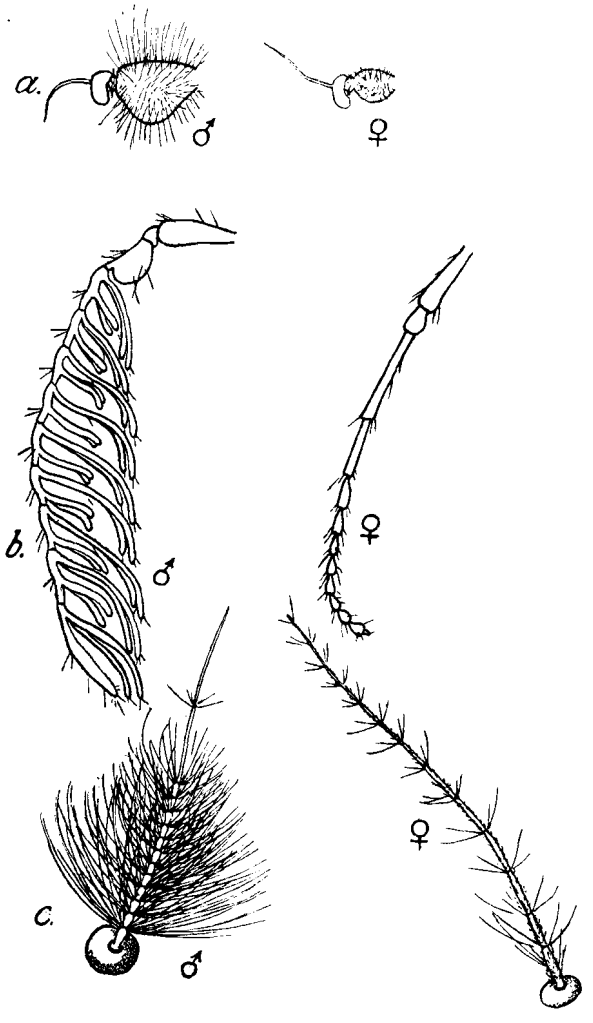

Fig. 12. Geschlechtsdimorphe Fühler: a *Symphoromyia crassicornis* Panz., b *Xiphura atrata* L., c *Culex nemorosus* Meig.

Der Hypopharynx ist unpaarig, schlank, auf der Oberseite ausgehöhlt und in seiner Form am besten einem Schilfblatt zu vergleichen. Die „Blattrippe" wird vom Speichelrohr durchbohrt.

Das Labium (die Oberlippe) ist nach unten rinnenartig ausgehöhlt und bildet den Deckel auf die Rinne des Hypopharynx.

Zwischen beiden liegen die paarigen Mandibeln, die nicht immer ausgebildet sind. Bei den Tabaniden sind sie nur im weib-

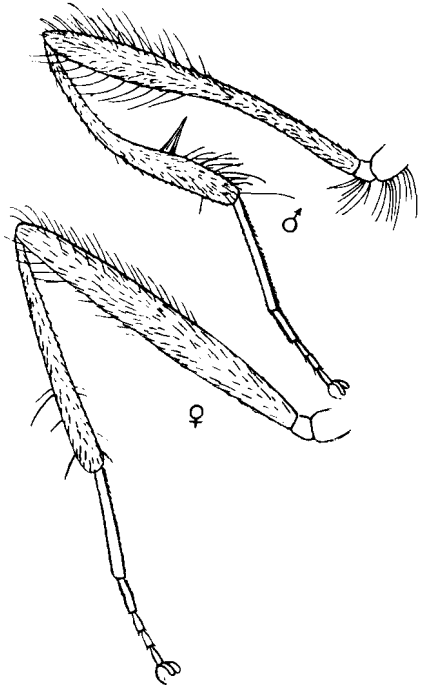

Fig. 13. Geschlechtsdimorphe Beine (p_3) von *Hydrotaea pellucens* Portsch.

lichen Geschlecht vorhanden. Sie sind die eigentlichen Stechorgane (Stilette!), und sind stark chitinös, dünn und fest.

Bei manchen Familien sind die Maxillen in erster Linie zu Stechorganen umgewandelt, so bei den Asiliden. Sie sind ebenfalls schlank und kräftig chitinisiert, gewöhnlich borstenförmig und liegen zwischen Hypopharynx und der Innenwand des Labiums.

Das Labium ist an seinem Ende in die Lippen (Labella) gespalten, die je nach ihrem besonderen Dienst sehr verschieden ge-

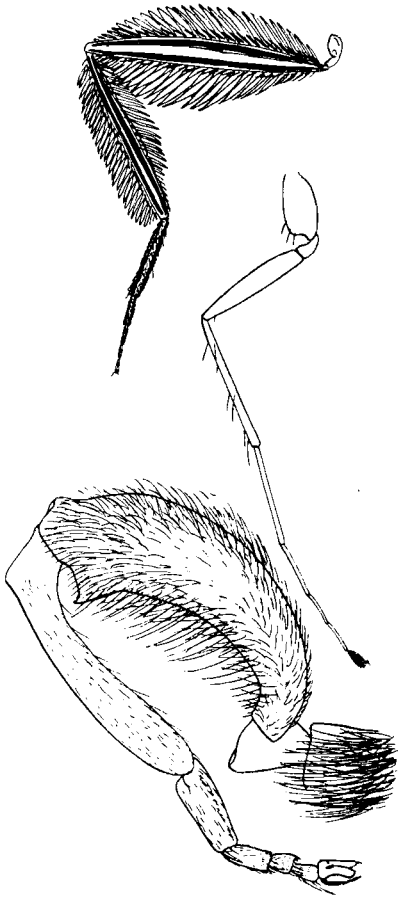

Fig. 14. Fliegenbeine: a *Empis decora* Meig. lp_3 ♀. b *Dolichopus discifer* Stann. lp_1 ♂. c *Lampetia clavipes* Fabr. lp_3 (a u. b geschlechtsdimorph).

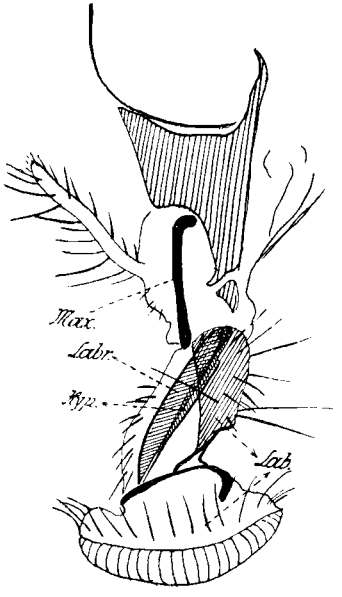

Fig. 15. Rüssel der Stubenfliege [Erklärung im Text].

staltet sein können. Zwischen ihnen kann außerdem als mediane Verlängerung des Labiums noch das Zünglein vorhanden sein (s. Fig. 16).

Das eigentliche Blutsaugrohr der Blutsauger ist das Labium, das bei den Culiciden z. B. dadurch, daß die ventral gekrümmten Seitenränder sich in der Medianlinie berühren, eine geschlossene Röhre bildet.

Die Darstellungen dieser Verhältnisse durch die verschiedenen Autoren stimmten bisher durchaus nicht überein. Endgültige Klarheit verdanken wir erst den sorgfältigen Untersuchungen R. Vogels darüber.

Die Labella sind oft mächtig entwickelt und tragen auf ihrer Unter- bzw. Innenseite ein System von auffallenden Rillen auf einem Polster. Diese Vorrichtung findet sich nur bei solchen Blütenbesuchern, die sich nicht ausschließlich von Nektar ernähren (wie *Bombylius* z. B.), sondern die zum Zerreiben des Pollenstaubes eines besonderen Apparates bedürfen (wie die meisten Syrphiden).

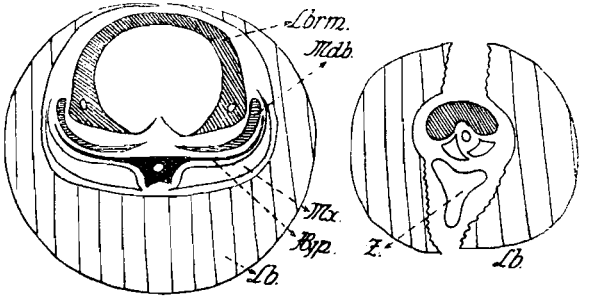

Fig. 16. Zwei Querschnitte durch den Rüssel von *Anopheles* (durch die Mitte und durch die Spitze). Lb = Labium, Hyp = Hypopharynx, Mx = Maxille, Mbd = Mandibel, Lbrm = Labrum, Z = Zünglein (Teil des an der Spitze aufgespaltenen Labiums) [schematisch nach R. Vogel].

Oben wurde bereits auf die hohe Ausbildung des Geruchssinnes **Sinnesleben** der Fliegen hingewiesen. Er spielt für sie bei der Nahrungssuche die größte Rolle und zwar sicher nicht nur dort, wo es sich um versteckt lebende Wirte von parasitisch lebenden Dipteren handelt. Anders kann man kaum erklären, wie gewisse spezialisierte Tachinen die für ihre Brut passende Raupenart oder wie *Lucilia silvarum* Meig. das Versteck der Erdkröte auffinden können. Täuschungen kommen dabei vor. Eine solche muß z. B. vorliegen, wenn man eine *Phasia* erbeutet, der irgendeine andere Raupenfliege ihre Eier auf die Augen abgelegt hat. Auch das gegenseitige Auffinden der Geschlechter wird offenbar durch den Geruchssinn in erster Linie ermöglicht, wenn auch zugegeben werden muß, daß das Problem nicht ganz mit dieser Erklärung gelöst ist. Viele Formen suchen sich nämlich zur Hochzeit Plätze von ganz bestimmter Beschaffenheit, so die Oestriden Berggipfel. Seltene Arten dürften sich in den meisten Fällen mit Hilfe des in den Fühlern sitzenden Geruchssinnes auffinden. Nicht weniger stark ist bei

vielen Dipterenfamilien der Gesichtssinn entwickelt. Seine Bedeutung erhellt schon aus der großen Fläche des Kopfes, welche von den Augen eingenommen wird. Ein Extrem sehen wir in *Pipunculus* (Fig. 17), bei welchem der große Kopf fast nur Auge insofern ist, als Fühler, Rüssel und Taster dagegen auf ein Minimum reduziert sind. Ganz allgemein sind die Männchen mit größeren Augen ausgerüstet als die Weibchen, was so sehr in die Erscheinung treten kann, daß sich die Augen auf der Stirn nur in einer Linie berühren, während sie bei den Weibchen durch eine breite Stirn getrennt sind. Im Falle der Berührung spricht man von holoptischen Fliegen. Die Weibchen sind im Gegensatz dazu meist dichoptisch. Dieser

Fig. 17. *Pipunculus campestris* Latr. 8:1.

Sexualdimorphismus deutet darauf hin, daß der Gesichtsinn beim Aufspüren, Erkennen und Bewältigen der Weibchen durch die Männchen eine Rolle spielt. Räuberisch lebende Dipteren wie Asiliden, Rhagioniden, Empiden u. a. verfügen über eine weitere Vervollkommnung des Sehorgans in dem Vorhandensein von Fazetten verschiedener Größe in den Fazettenaugen. Meist sind die oberen, größeren Fazetten durch eine mehr oder weniger scharfe Grenze von den kleineren, unteren getrennt. Besonders bei den Asiliden sind die am weitesten frontal gelegenen Fazetten die größten und gehen allmählich in die kleineren Randfazetten über. Der Bau des Stirnteiles weist bedeutende Unterschiede gegenüber dem verbleibenden normalen Augenteil auf. Die einzelnen Augenkegel (Ommatidien) sind beträchtlich verlängert, das abblendende Pigment ist mangelhaft ausgebildet und die Fazetten sind oft vergrößert. Die „Stirnaugen“

sind zu typischen Superpositionsaugen geworden, in denen durch teilweise Deckung der Bilder, die von dem Lichtbrechungsapparat der Einzelaugen entworfen werden, ein zwar lichtstärkeres, aber verschwommeneres Gesamtbild erzeugt wird. Dieser Augenabschnitt wird aber besonders zum Sehen in der Dämmerung und zur Wahrnehmung von bewegten Gegenständen von Nutzen sein, während der Seitenteil als normales Appositionsauge schärfere Einzelheiten erkennen läßt.

Nach einer andern Richtung ist der Sehapparat durch das Vorhandensein der Punkt- oder Stirnaugen verbessert. Auch sie kommen den guten Fliegern, also wieder den Räubern (Asiliden) in erster Linie zu, während z. B. die ungewandten Tipuliden dieser Einrichtung entbehren. Nach den Untersuchungen von Demoll und Scheuring sollen die Punktaugen im Verein mit den Fazettenaugen als Apparate zur Entfernungsschätzung dienen. Bei manchen Ozellen finden wir ebenfalls Komplikationen. Der Stirnozellus von *Helophilus* z. B. zeigt nach Hesse sogar Einrichtungen, die eine gleichzeitige Einstellung auf verschiedene Entfernungen ermöglichen. Es finden sich in ihm zweierlei Elemente, solche mit kurzem und solche mit längerem lichtperzipierendem Abschnitt. Erstere liegen der Linse dicht an und erscheinen geeigneter, die von weit entfernten Gegenständen entworfenen Bilder aufzunehmen, während die langen Sehzellen von der Linse weit entfernt sind und zur Aufnahme näherer Bilder passend erscheinen. Bei der Honigbiene kann nach den Untersuchungsergebnissen von v. Frisch, Kühn und Pohl das Vorhandensein eines Farbensinnes nicht mehr bestritten werden, wenn dieser auch im einzelnen etwas anders geartet ist als beim Menschen. Für die Fliegen liegen die interessanten Freilandsversuche von Knoll an *Bombylius fuliginosus* Wied. und ihrer Hauptbesuchspflanze, der blaublühenden *Muscari racemosum* Mill. vor. Daraus ergibt sich, daß der für uns deutlich wahrnehmbare Duftstoff für die Orientierung der Insekten beim Flug von Blume zu Blume nicht in Betracht kommt, sondern daß die Fliege durch die Blütenfarbe angelockt wird. *Bombylius* findet im Versuch auch stets die blauvioletten oder blauen Papiere aus grauen von gleichem Helligkeitswert heraus.

Wer Syrphiden und andere ausgesprochene Blumenbesucher im Freien je beobachtet hat, wird an dem Vorhandensein eines Farbsinnes kaum gezweifelt haben. Die Stubenfliege ist wie die Biene rotblind (Versuch in der Dunkelkammer!), vielleicht überhaupt farbenblind, denn für ihr Dasein spielt das Farbensehen wohl kaum eine Rolle.

Über den Lichtsinn der Larve von *Calliphora erythrocephala* Meig. sind wir durch Wewe unterrichtet. Erwachsene Larven zeigen in ihrer Lichtempfindlichkeitskurve große Ähnlichkeit mit der dunkeladaptierter oder total farbenblinder Menschen. Eine gewisse Anpassungsfähigkeit an Licht und Dunkelheit ist nachweisbar. Entfernt man die Lichtsinnesorgane des Kopfsegmentes, so schwindet die Lichtempfindlichkeit zunächst, um nach einiger Zeit wiederzukehren.

Gehörorgane sind bei Dipteren nicht mit Sicherheit bekannt. Tympanalorgane, wie sie neuerdings für viele andere Insektengruppen nachgewiesen werden konnten, sind nicht vorhanden. In weiter Verbreitung finden wir aber ihre Vorläufer, die Chordotonalorgane u. a. auch an der Basis der Schwinger. Ihre Anordnung weist darauf hin, daß sie das Tier über das Maß der Bewegung, die die betreffenden Teile ausführen, unterrichten sollen. Bei den Larven enthält fast jedes Segment jederseits 2 Chordotonalorgane, am Atemrohr von *Culex* finden sich 3 Paare usw. Im 2. Antennenglied vieler Insekten befindet sich ein eigentümliches Sinnesorgan, das sogen. Johnstonsche Organ, das bei den Culiciden ♂♂ besonders kompliziert gestaltet ist. Child möchte es als Gehörorgan auffassen, zur Wahrnehmung des bei beiden Geschlechtern sehr verschiedenen Flügelsingtones.

Sehr eigentümliche Sinnesorgane („Schlammsinnesorgane") beschreibt neuerdings Wolff von *Limnobia*-Larven. Am Endsegment besitzen sie paarige statocystenähnliche gruben-, taschen- oder sackförmige Gebilde, die bei einfachen Formen Sandkörnchen, bei höher differenzierten vom Körper ausgeschiedene Kügelchen enthalten. Das durch Muskelkontraktion je nach dem Schlammgehalt des Wohnwassers stärker oder schwächer eintretende Wasser soll dem Tier durch die Reizung von Sinneshaaren einen Eindruck von der Verschlammung des Aufenthaltsortes vermitteln und es event. zur Flucht veranlassen.

Paarung Wie bei manchen anderen Insekten, so treffen wir auch bei den Dipteren Fälle, in welchen die beiden Geschlechter eine ziemlich verschiedene Lebensweise führen, sich wenigstens an verschiedenen Orten aufhalten und sich erst zur Paarung an bestimmten, geeigneten Plätzen vereinigen (Anthomyinen). Die Männchen der Hypoderminen umfliegen, wie erwähnt, zur Brunstzeit die Gipfel von hohen Bergen, Kirchturmspitzen usw., um dort die sich daselbst ebenfalls einfindenden Weibchen sogleich in Empfang zu nehmen. Bei vielen Arten, wie z. B. *Chloria demandata* F. führen die Männchen Balztänze auf, ehe sie vom Weibchen angenommen werden. Gewöhnlich wird das Männchen durch den Paarungstrieb in hochgradige Erregung versetzt, was man bequem an in unseren Blumentöpfen sich entwickelnden Sciarinen und bei Mycetophilinen beobachten kann, die auf der Suche nach den in der Nähe sitzenden Weibchen, die bei *Sciara* sofort nach Verlassen der Puppenhülle begattet werden, oft stundenlang umherrennen. Noch allen Beobachtern ist der „ewige Geschlechtstrieb" der Platystomyinen bezw. ihr dementsprechendes Gebaren aufgefallen. An dieser Stelle muß vielleicht auch das „Schleierchen" von *Hilara sartor* Beck. erwähnt werden, das allerdings von einigen Beobachtern nur als aeronautisches Instrument angesehen wird, von anderen aber als „Brautgeschenk" bezeichnet wurde, welches, von den Männchen erzeugt, den Weibchen entweder als solches dargebracht wird oder zum Bergen von Beutetieren Verwendung finden soll. Anhangsweise sei hier noch auf eine merkwürdige Weiterbildung dieser Erscheinung hingewiesen, wie sie sich bei einer amerikanischen *Empis* findet. Die

♂♂ tragen während des Fluges eine ballonartige hohle Blase, die wohl ursprünglich eine Fangeinrichtung darstellt, wenigstens findet man stets am Vorderende eine tote Fliege. Das Material des Ballons scheint aus Analdrüsen zu stammen. Das merkwürdige Gebilde hat jetzt anscheinend nur den Zweck, dem Träger als weithin auffallendes Schaumerkmal zu dienen (Fig. 18).

Weiter dürfen in diesem Zusammenhang wohl auch Beobachtungen bei andern Empiden wiedergegeben werden, die dem

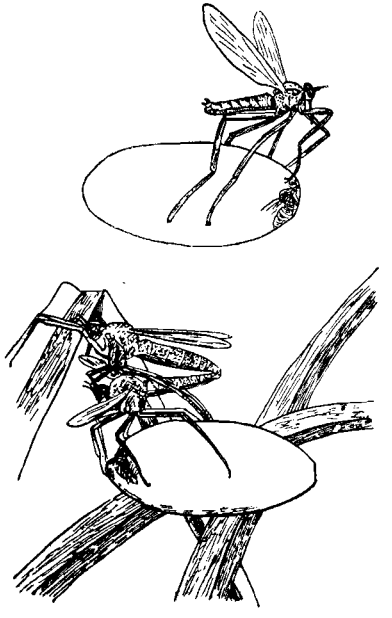

Fig. 18. Ballentragende *Empis*. Oben ein fliegendes Männchen, unten ein Pärchen in Copula (nach Aldrich u. Turley aus Meisenheimer).

Verfasser vergönnt waren. An einem Felsblock im Steinernen Meer, in den österreichischen Alpen, saß ein Pärchen *Rhamphomyia anthracina* Meig. Während der Copula hielt das Weibchen einen *Melithreptus scriptus* L., der es an Größe fast übertraf, und sog ihn aus. Ein andermal wurde *Empis chioptera* Meig. in copula angetroffen, wobei das ♀ sich in derselben Weise mit einem kleinen *Chironomus aterrimus* Meig. beschäftigte. Von einer ähnlichen Beobachtung an *Empis borealis* L. berichtet Howlett. — In der Regel sitzt bei der Fliegenpaarung das Männchen auf dem Weibchen und

beide fliegen auch in dieser Stellung zusammen, wenn sie aufgestört werden. Bei Psychodiden u. a. nähert sich das Männchen dem Weibchen von der Seite her. Streich hat aber z. B. auch ein Pärchen *Bombylius venosus* Mik. in copula gefunden, das sich schwebend in der Luft hielt und zwar, nur mit den Genitalien verbunden, so, daß beide Tiere nach entgegengesetzter Richtung auseinander zu streben schienen.

Entwicklung

Die Eier der Dipteren haben meist eine längliche, ovale oder bananenähnliche Form, doch trifft man bei der großen Ordnung, die Anpassungen an die verschiedensten Lebensformen aufweist, in Hinsicht auf die Form des Eies und seine Unterbringung eine Reihe von Modifikationen.

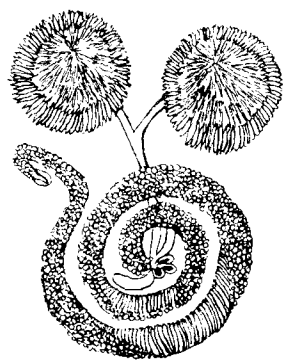

Fig. 19. Genitalapparat von *Echinomyia grossa* L. ♀ mit der spiralig aufgerollten Vagina n. Dufour aus Meisenheimer.

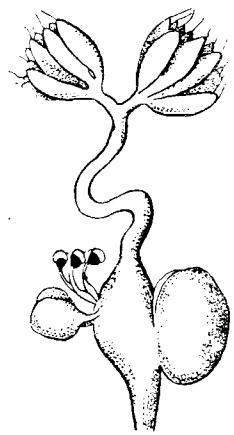

Fig. 20. Geschlechtsorgane eines *Sarcophaga* ♀ n. Holmgren aus Meisenheimer. Links an der Vagina Receptacula seminis und darunter Anhangsdrüsen, rechts der Brutsack.

So sind die Eier mancher Tachinen brotlaibförmig, andere sind in die Länge gestreckt und flaschenförmig. Am Ei von *Lucilia silvarum* Meig. konnte ich zwei Längsleisten feststellen, die offenbar als Schutz gegen das Abgestreiftwerden und Zerdrücktwerden vom bezw. am Krötenkörper gedeutet werden dürften.

Die Eiablage geschieht einzeln oder in Paketen, bei vielen Arten mit wasserlebenden Larven in Form von Laich, der Schneckenlaich ähnlich sieht. *Culex* legt seine Eier auf die Wasseroberfläche so ab, daß die einzelnen Eier mit ihren Längen aneinander befestigt sind und als Ganzes in Gestalt eines Körbchens auf dem Wasser schwimmen, dagegen werden bei *Anopheles* die Eier frei in Gruppen von 60—80 Stück abgesetzt. Bemerkenswert ist, daß die Culiciden-

larven zwischen den Ozellen einen chitinigen „Eizahn" haben, mit dem die Eischale zersprengt wird (Bresslau). Schneckenlaichähnlich ist das Gelege der Tendipedidenarten. Viele Fliegen sind lebendgebärend bezw. ovovivipar. Häufig finden wir diese Erscheinung z. B. bei den Tachiniden. Bei *Echinomyia grossa* L. wandelt sich die Vagina in einen langen, spiralig gewundenen Schlauch auf, der sich mit Eiern füllt und sie bis zur vollen Ausbildung der Larven beherbergt (Fig. 19). In anderen Fällen findet sich in der hier schlauchförmigen Vagina nur eine einzige große Larve wie etwa bei *Mesembrina meridiana* L. Bisweilen wird von der Vagina ein besonderer Brutsack abgeschnürt wie bei *Sarcophaga carnaria* L., in dem sich die Eier bis zum Ausschlüpfen der Larve aufhalten (Fig. 20). Sehr merkwürdig ist die schon lange bekannte Art der Brutversorgung bei einer Rhagionide *(Atherix)*. Zur Eiablage versammeln sich nämlich

Fig. 21. Acephale Larve von *Lucilia silvarum* Meig.

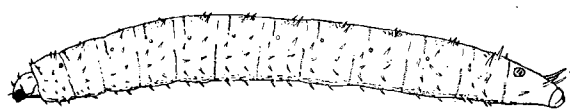

Fig. 22. Eucephale Larve von *Bibio spec.*

alle reifen Fliegenweibchen einem Bienenschwarm vergleichbar an einem über fließendes Wasser hängenden, dürren Ästchen oft in einer Zahl von Zehntausenden. Die Eier werden bei der Ablage mittels eines klebrigen Sekrets zu Klümpchen verklebt, die schließlich zusammen mit den Leibern der toten Fliegenweibchen eine kompakte Masse bilden, welche als erste Nahrung den jungen Larven dienen soll. Schließlich stürzt das ganze Gebilde ins Wasser, wo die Larven weiterhin von Detritus leben sollen.

Die typische Fliegenlarve ist die als Made bekannte Form der Muscarien (Fig. 21), zu welchen vor allem die echten Musciden, Tachinen, Dexiinen, Phasiinen, Sarcophaginen und die *Holometopa* gehören. Ihre Larven leben an oder in verwesenden Stoffen oder als Parasiten im Inneren von Tieren und Pflanzen. Nach den Untersuchungen von Bogdanow können Larven, die auf sterilisiertem Fleisch gezogen werden, ihre Entwicklung nicht durchmachen. Ihre ausreichende Ernährung ist also anscheinend von dem Vorhandensein von Mikroorganismen abhängig. Diese Larven sind acephal, plump, fußlos und mit einem Paar Vorder- (am Prothorax) und einem Paar Hinterstigmen (am Endsegment) aus-

*

Bemerkenswert ist, daß die Larven mancher Dipteren einen erstaunlich hohen Salzgehalt des Wassers ertragen. So leben die Larven von *Ephydra micans* Halid., *E. riparia* Fall., *E. scholtzi* Beck. ausschließlich in salzigem Wasser und Suworow fand in einem asiatischen Salzsee noch bei 28,5 % Salzgehalt Tendipedidenlarven; überhaupt ist die Widerstandsfähigkeit der Fliegenlarven gegen Chemikalien oft eine erstaunlich große.

Die beiden Haupttypen von Puppen haben Brauer veranlaßt, die großen systematischen Einheiten der *Orthorhapha* und der *Cyclorhapha* aufzustellen. Letztere sind durch das bekannte Fliegentönnchen mit charakterisiert. Dieses ist nichts anderes als die erhärtete letzte Haut der Larve. Beim Ausschlüpfen wird der Vorderteil an der vorgebildeten, kreisrunden Naht deckelförmig abgesprengt. Es geschieht dies außerdem dadurch, daß die Fliege beim Ausschlüpfen sich voll Luft pumpt und so die „Stirnblase" aus der „Bogennaht" dicht über der Fühlerwurzel hervorpreßt. Diesem Typus gehören die *Aschiza* und *Schizophora* der Musciden, die Syrphiden usw. an.

Ganz andere Puppen kommen den *Nematocera* und den *Brachycera* zu, den Tipuliden, Mycetophiliden, Tabaniden, Stratiomyiden, Dolichopodiden usw. Ihre Puppen sind im Gegensatz zu der sogenannten „Tönnchenpuppe" frei, gemeißelt, meist sehr beweglich und werden beim Ausschlüpfen der Imago auf der Oberseite durch einen Längsspalt (orthorhaph!) geöffnet. Ähnlich wie die im Wasser lebenden Larven sind auch die Puppen (Fig. 27—30) mit besonders modifizierten Atmungsorganen ausgerüstet. Sie sind propneustisch, aber am Prothorax erheben sich in der Regel zwei hörnchenförmige Stigmenröhren, deren Enden bei den wasserlebenden, schwimmenden Formen die Wasseroberfläche berühren. Bei den Melusiniden (Fig. 29) bilden die Stigmen je einen kurzen, dicken Stamm, der sich in 4 oder 8 dünne, lange Haarröhrchen spaltet. Viele schwimmende Puppen sind mit Ruderapparaten ausgerüstet.

Auch die nicht im Wasser lebenden „freien" Puppen verfügen oft über eine erstaunliche Beweglichkeit, die ihnen eine gewisse Fortbewegung ermöglicht. Unterstützt werden sie darin durch Borstenkränze und Fortsätze an den beweglichen Abdominalsegmenten. Manche von diesen im Mulm, unter der Erde, unter der Rinde usw. lebenden Larven verfertigen vor der Verpuppung ein loses Gespinst, das bei der Entwicklung von der Fliege oder noch von der Puppe mit Leichtigkeit durchbrochen wird. Ganz kunstvoll ist die Wiege, die den weißen Kokon (Fig. 31) von *Diadocidia ferruginosa* Meig., einer Pilzmücke, birgt. Der Kokon gleicht auch in seiner Oberflächenstruktur dem des echten Seidenspinners und ist von einem weiten Maschenwerk verhältnismäßig dicker, glasartig durchsichtiger Fäden gehalten. Die Larve (Fig. 32) lebt übrigens selbst in einem Wohnschlauch aus feinster Seide, der sie an Länge ungefähr um das Ein- bis Dreifache übertrifft, aus dem sie bei der Nahrungssuche nur mit dem Vorderende hervorragt und in welchen sie sich bei Gefahr zurückzieht. Auch von anderen Mycetophilidenlarven haben wir ähnliche Gespinste kennen gelernt.

So lebt die Larve von *Leia variegata* Winn. in einem vollkommen durchsichtigen, glasartig glänzenden Schlauch, der aus einem

Fig. 27 Fig. 28

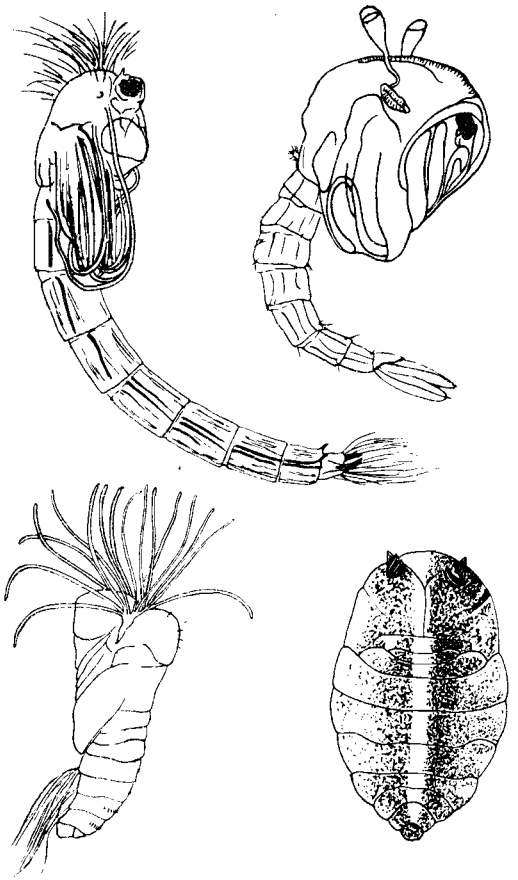

Fig. 29 Fig. 30.

Fig. 27—30. Im Wasser lebende Dipterenpuppen. Fig. 27: *Tendipes spec.* Fig. 28: *Culex annulatus* Schrnk. Fig. 29: *Melusina ornata* Meig. Fig. 30: *Liponeura brevirostris* Lw.

schleimartigen Sekret gefertigt wird. *Macrocera* hat es in der Spinnkunst noch nicht so weit gebracht. Sie begnügt sich mit

einer Schleimbahn, die in ihrem Glanz Schneckenspuren ähnelt und sich durch die Art der Befestigung in der Umgebung durch kurze Fäden desselben Sekrets auszeichnet. Enslins Annahme, daß solche Gespinste dem Nahrungsfang (Insekten!) dienen, dürfte nicht zutreffen, da diese Larven sich ausschließlich von Pilzmycel ernähren, das sie von ihren Schläuchen bezw. Schleimgespinsten aus gierig abweiden.

Eine hübsche Anpassung der Puppen solcher spinnenden Larven (*Sciophila limbata* Meig.) verdient hervorgehoben zu werden. Sie hängen nämlich in einem losen Gespinst, das an das der Nonne erinnert, sind aber mit einem Paar Dornen an den Seiten jedes

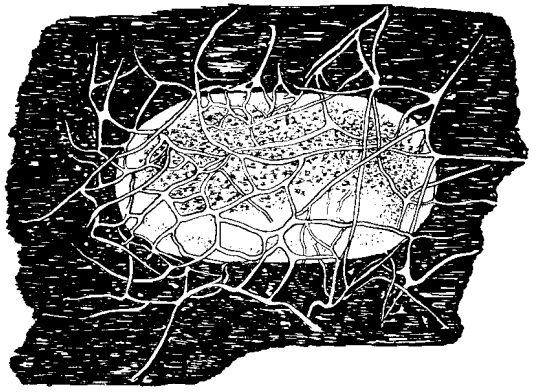

Fig. 31. Kokon von *Diadocidia ferruginosa* Meig.

Segments ausgerüstet, die sie vor dem Herausgleiten aus dem losen Gewebe bewahren, in welchem sie ungefähr senkrecht stehen.

Ein gewisser Anklang an das Tönnchen der Cyclorhaphen findet sich bei den Stratiomyiden, zu welchen auch *Erinna* zu stellen ist. Wie bei jenen, bietet nämlich auch bei diesen die erhärtete letzte Larvenhaut der zarten „freien" Puppe Schutz bis zur Entwicklung der Imago. Wenn diese ausschlüpfen will, sprengt die Puppe die vordersten Segmente der Larvenhaut, schiebt sich daraus etwas hervor und entläßt die Fliege.

Zarte Puppen benötigen in fließendem Wasser eine besondere Schutzhülle. So finden wir denn bei den *Melusinidae (Simuliidae)* schildförmige Gespinste an festen Gegenständen oder an mit der Flut beweglichen Wasserpflanzen u. a., in welchen die Puppe steckt. Der Kokon ist dabei am Kopfende offen, um der Puppe die Atmung mittels der eigenartig entwickelten Vorderstigmen zu gestatten. Nimmt man die Puppen aus dem Wasser, so schlüpfen sie in kürzester Zeit.

Das „Tönnchen" der Syrphiden hat bei vielen Arten eine beachtenswerte Gestalt angenommen. Nichts anderes als die erhärtete letzte Larvenhaut zeigt es meist die selten stärker veränderte Form dieser. Am bekanntesten sind die Larven bezw. Puppen von Microdon. Sie sind Ameisengäste und sehen kleinen Nacktschnecken nicht unähnlich: Dorsal rundlich gewölbt, netzaderig strukturiert, ventral flach.

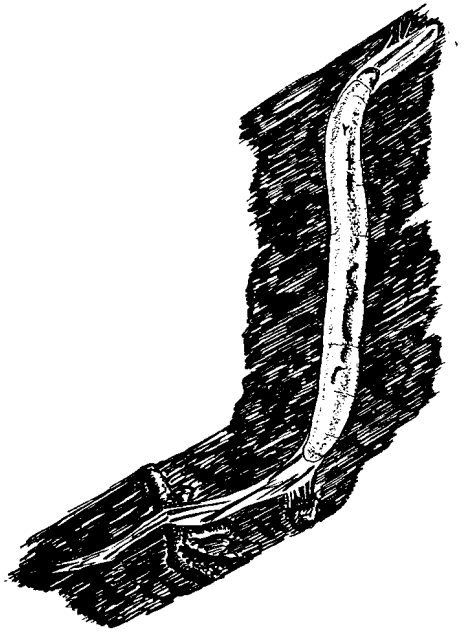

Fig. 32. Larve von *Diadocidia ferruginosa* Meig. im Wohnschlauch.

Gebäuse der verschiedensten Formen sind weiterhin charakteristisch für einen Teil der im Wasser lebenden Tendipedidenlarven. Manche von ihnen ähneln in hohem Maße den bekannten Trichopterengehäusen, sowohl in ihrer Form wie in ihrem Baumaterial. Andere Arten leben in festsitzenden, langgestielten vorn und hinten offenen Röhren, an welchen noch als Fangvorrichtung für die vorbeitreibende Nahrung gedeutete, gekrümmte Fortsätze vorhanden sind. Wieder andere Arten bauen zarte, gallertige Schläuche, die im strömenden Wasser flottieren und Larven wie Puppen genügenden Schutz gewähren.

Bei den Blepharoceriden finden wir auf dem Puppenstadium eine ebenso vollkommene Anpassung an das Leben in reißenden Gebirgsbächen wie bei der Larve (Fig. 30). Die Puppe ist flach, schildförmig, ihre Oberseite mit einem starken Chitinpanzer versehen, der dementsprechend im Gegensatz zur farblosen Unterseite dunkelbraun bis schwarz gefärbt ist. Die Verpuppung erfolgt bei den Blepharoceriden nur in ganz seichtem Wasser. Beim Ausschlüpfen bildet sich ein dorsaler Querspalt, durch welchen sich die Imago hervorschiebt. Trotz der starken Strömung richtet sie sich dabei senkrecht auf, bis sie die Wasseroberfläche erreicht. Sofort entfaltet sie ihre stark zusammengeknitterten Flügel und fliegt davon. In tieferem Wasser entwickelte Imagines werden fortgerissen und gehen massenhaft zugrunde.

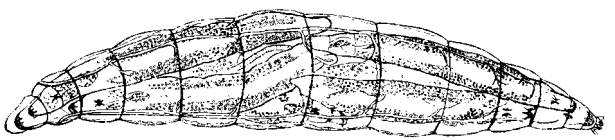

Fig. 33. Pädogenetische Miastorlarve n. Pagenstecher.

Erwähnt sei hier noch ein bemerkenswerter Saisondimorphismus bei den Puppen von *Hydromyza livens*. Die Puppen der im *Caltha*-Blattstiel geschützt liegenden Sommergeneration haben ein dünnes, die z. T. frei schwimmenden der Wintergeneration ein achtmal dickeres Tönnchen, das aus ca. 60 Chitinlagen mit chemisch gebundenem Ca und Si besteht (Schütte).

Bei den Larven zahlreicher Fliegen finden sich in den Malpighischen Gefäßen feine Granulationen von kohlensaurem Kalk und im Fettkörper Sphärite von Calcoglobulin. In den ersten Puppentagen werden diese Substanzen in der Hämolymphe gelöst, sie durchwandern die Puppenhaut und werden an der Innenseite der alten Larvenhaut abgelagert (Keilin).

Pädogenesis Bei einigen besonders in faulenden Substanzen unter Rinde lebenden Gallmückenlarven (z. B. bei *Miastor metroloas* Mein.) kennt man eine merkwürdige Form der Frühreife (Paedogenesis). Auf parthenogenetischem Wege erzeugen deren Larven bis zu 25 Tochterlarven, die sich in ihrem Innern von den zerfallenden Geweben der schließlich absterbenden und platzenden Mutterlarven nähren (Fig. 33). Bemerkenswert ist, daß das Plasma der Urgeschlechtszelle der nächsten Generation jedesmal schon in der unreifen Eizelle der Larve präformiert ist, daß sich also eine von der Reihe der Körperzellen scharf geschiedene Keimbahn bis zu den Geschlechtszellen der Töchter feststellen läßt (Kahle). *Miastor* besitzt nun aber dreierlei verschiedene Larvenformen, die in den Stämmen in gesonderten Gruppen zusammen leben. Die typisch pädogenetische Larve entsteht bei Abschluß vom Licht. Diese Form liefert, abgesehen von der Winterruhe, anscheinend unbegrenzt wieder pädogenetische Generationen. Unter der Einwirkung des Lichtes auf solche Kolonnen werden von pädogenetischen Mutterlarven Wanderer gebildet vom Aussehen junger pädogenetischer Larven, aber mit intensiv gelbem Fettkörper. Sie besiedeln z. T. andere Stellen des Holzes, z. T. neue Stämme und werden dort wieder zu pädogenetischen Tieren. Gleichfalls unter Lichteinwirkung entstehen sogen. Puppenlarven, die die typische Brustgräte der Ithoniidenlarven besitzen und mit den Anlagen der Vollkerforgane (Imaginalscheiben) versehen sind; ferner ist das Vorhirnganglion wesentlich größer als bei den typischen Larven, so daß die Augen so weit

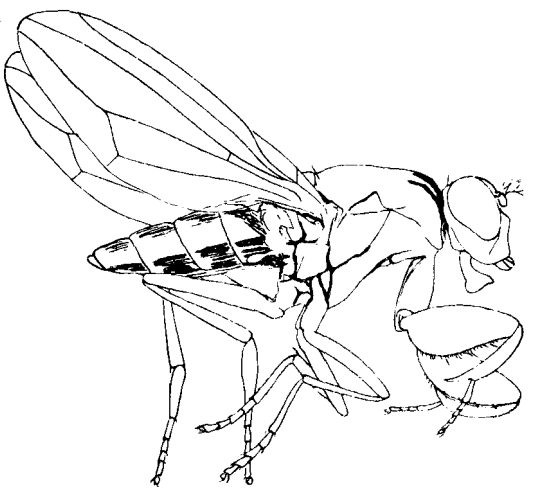

Fig. 34. *Ochthera mantis* Deg. 10:1.

auseinandergedrängt werden, daß sie sich nicht wie bei jenen berühren. Sie verpuppen sich bald und liefern die Imagines, die herumfliegen und neue Wohnplätze aufsuchen. Nach Begattung legt dort das ♀ 2—5 große Eier unter Rinde. Sehr eigentümlich ist auch die Ernährung der Larven. Die Kolonien lassen gemeinsam das Sekret ihrer Speicheldrüsen auf das Holz wirken, das gelöst wird. Die Larven, die von dieser Flüssigkeit leben, sind so dauernd von ihrem Futterbrei umgeben (Springer). Eine andere Art der Frühreife ist bei einer *Chironomus*-Art festgestellt worden, bei der die freibewegliche Puppe parthenogenetische Eier legt, um dann abzusterben.

Blütenbesucher Viele Fliegen sind ausgesprochene Blütenbesucher und manche sind es so sehr, daß sie nur eine oder einige Arten von Blumen

besuchen und dementsprechend außerhalb der Blütezeit dieser Pflanzen kaum zu finden sind. Das trifft namentlich für gewisse Anthomyinen zu. Andere Fliegen wie Syrphiden tummeln sich auf allen möglichen honigspendenden Blüten. Von den Tachinen ist bekannt, daß sie die Umbelliferen *Peucedanum*, *Laserpitium*, *Daucus*, *Heracleum* u. a. bevorzugen. Auf diesen sind außerdem zuweilen wahre Massenansammlungen von Sciarinen anzutreffen. Bei Nutzpflanzen (Obstbäumen!) spielt dieser Blütenbesuch durch Dipteren eine fast ebenso große Rolle bei der Bestäubung der Blüten wie der durch Hymenopteren.

Blattlausbesucher Ameisen, die verschiedensten Hymenopteren überhaupt, Käfer, Schmetterlinge und alle möglichen Insekten sind Freunde des von den Blattläusen ausgeschiedenen Zuckersaftes. Auch viele Fliegen finden sich an dieser Tafel regelmäßig ein. Besonders bei schlechtem Wetter, nach Regengüssen, wenn die Blüten infolge der Nässe für viele Fliegen noch unzugänglich sind, trifft man auf geschützt stehenden Pflanzen oder auf den Blattunterseiten mit Blattläusen eine große, gemischte Gesellschaft von Fliegen: Lucilien, Calliphora, Anthomyinen, Chloropiden u. a.

Räuber Manche Fliegengruppen führen auch als Imagines eine räuberische Lebensweise. Sie überfallen ihre Opfer und saugen sie aus. Ausgesprochene Räuber, als solche schon durch ihre äußere Erscheinung gekennzeichnet, sind die Asiliden. Mit Vorliebe sitzen sie an Baumstämmen und machen von dort aus Jagd auf vorbeifliegende Insekten. Ähnlich leben die meisten Rhagioniden. *Rhagio (Leptis)* lauert ebenfalls an Baumstämmen, mit dem Kopf nach unten, ebenso viele Empiden und die Dolichopodiden, die sich vor allem am Wasser aufhalten. Sehr auffallend durch die Analogie ihrer Fangbeine mit denen von *Mantis* ist *Ochthera mantis* Deg. (Fig. 34).

Parasitäre Fliegen Der Parasitismus ist nicht nur das umfangreichste, sondern wohl auch das interessanteste Kapitel der ganzen Dipterenbiologie. Der Schritt von der saprophagen Lebensweise der Larve zur endoparasitären war kein großer, dementsprechend finden wir ein gewaltiges Heer von Parasiten aus einer ganzen Reihe von Familien. Praktisch kann man diese Fliegen mit endoparasitischen Larven in zwei große Gruppen einteilen, in solche, die bei Insekten parasitieren und in solche, die bei andern Tieren leben. Tatsächlich können ja alle Tiere, vom „Elephanten bis zur Mücke", und auch der Mensch, Träger von Parasiten aus der Ordnung der Dipteren sein. Betrachten wir zunächst die Entomoparasiten, so kommen nur einige wenige, dafür aber besonders umfangreiche Familien in Frage, vor allem die der eigentlichen Raupenfliegen oder Tachininen, sodann die Dexiinen (vorwiegend Käferparasiten), die Phasiinen (vorwiegend Wanzenparasiten), die Conopiden und Bombyliden (vorwiegend Hymenopterenparasiten).

Die eigentlichen Tachininen haben Pantel und Townsend nach biologischen Gesichtspunkten in ein künstliches System gebracht. Wir folgen der Einteilung Townsends und unterscheiden zunächst ovipare und ovovivipare Raupenfliegen. Da die Infektion nun dadurch geschieht, daß das Ei oder die eben geschlüpfte Larve auf dem Wirt, in ihm oder in seiner Nähe abgelegt werden,

ergeben sich 6 verschiedene Infektionstypen, für welche alle Belege in der Natur gefunden wurden.

Der häufigste Fall scheint der der unmittelbaren Eiablage auf den Wirt zu sein. Von Schmetterlingsraupen her ist das Bild der abgelegten weißen, meist länglich ovalen Eier bekannt. Sie sind auf der Oberseite hartschalig, auf der dem Körper des Wirts zugekehrten Seite dünnschaliger. Hier bohrt sich die junge Larve in den Körper des Wirts ein, häufiger schlüpft sie an einem Eipol durch Sprengen der Eischale aus und bohrt sich unmittelbar vor dem Ei oder an einer besonders günstigen Stelle ins Innere des Wirts ein.

Seltener wird das Ei in den Wirt abgelegt, wozu es natürlich besonderer Einrichtungen, wie eines Legebohrers oder Instrumente zum Festhalten an dem sich wehrenden Wirt (so bei *Phasiinae*, *Conopidae* u. a.) bedarf.

Gar nicht selten legen die Tachinenweibchen (so die großen Gonien) eine sehr große Zahl von sehr kleinen Eiern in der Nähe des Wirts auf die Futterpflanze und überlassen es dem Zufall, ob und wie viele der Eier von der Raupe gefressen werden und die Larve entlassen, die so Gelegenheit bekommt, im Innern des Wirts sich festzusetzen.

Seltener werden die jungen Larven auf den Wirt abgesetzt und *Compsilura* bringt sie mit dem Legebohrer ins Innere des Wirts.

Bewunderung verdient die Sorge für die Brut bei *Panzeria* (s. Prell in Zeitschr. f. ang. Entom., Bd. II, S. 130, Fig. 52 und S. 136, Fig. 55 [1915]). Hier werden die jungen Larven in der Nähe des Wirts abgelegt und zwar ovovivipar. Sie sitzen aufrecht, mit ihrem Hinterende in der zurückgestreiften Eihaut, wie in einem kleinen Becher. Wird die Unterlage durch eine laufende Raupe z. B. erschüttert, so beginnt die Larve mit ihrem Vorderende pendelnde Bewegungen auszuführen und kann so mit der vorbeiziehenden Raupe in Berührung kommen. In diesem Augenblick tritt an ihrem Vorderende ein Tröpfchen klebriger Flüssigkeit aus, mit welcher sie sich zunächst am Wirt festleimt. Gleichzeitig löst sich der Verband mit ihrem seitherigen Sitz und alsbald beginnt der weitere Akt des Einbohrens.

Dieses Einbohren geschieht in allen Fällen mittels ziemlich einheitlicher Mundwerkzeuge. Das eigentliche Einbohrinstrument (s. Baer in Zeitschr. f. ang. Entom., Bd. VI, S. 210, Fig. 12 [1920]) ist schon dadurch als solches kenntlich, daß es nur dem ersten der drei Larvenstadien zukommt. Es ist ein unpaarer Zahn des chitinösen Schlundgerüsts, der messerscharf und spitzig ist und der durch seine Bewegung die Larve zum Durchschneiden der Chitinhaut des Wirts befähigt. Dieser Mittelzahn geht bei der ersten Häutung verloren, an seine Stelle treten die paarigen Mundhaken, die bei der zweiten Häutung ihre Hauptausbildung erfahren. Auch der Atmungsapparat wird erst im Verlauf der beiden Larvenhäutungen vervollkommnet. Das Paar Vorderstigmen ist bukettförmig, im Gegensatz zu den Hinterstigmen, die mit charakteristisch und kompliziert gebauten Stigmenspalten, auf stark chitinösen Platten nach außen münden. Dazu kommt eine weitere eigenartige Vorrichtung. Das stigmentragende Hinterende der Larve bleibt

durch die Einbohrstelle immer mit der Außenluft in Verbindung. Damit dies ermöglicht wird, setzt sich der Eindringling mit seinem Hinterende an der Einbruchstelle fest. Um ihn sammelt sich eine Menge Raupenblut und bildet eine Art Hülle. Innerhalb dieser scheidet sich noch ein feines (chitinöses?) Häutchen ab und so kommt der „Trichter" (s. Prell in Zeitschr. f. ang. Entom., Bd. II, S. 95, Fig. 14 [1915]) zustande (vergl. auch S. 21.92), den die Larve bis zur Verpuppung nicht verläßt. Andere Formen allerdings verzichten auf die Trichteranlage, schweifen im Körper des Wirts umher und begnügen sich mit der Sauerstoffzufuhr durch das Blut des Wirts. Wieder andere setzen sich an einer Trachee des Wirtskörpers fest und treten auf diesem Weg mit der Außenluft in Verbindung.

Bei seinem Zerstörungswerk verschont der Parasit zunächst die lebenswichtigen Organe, nährt sich erst von Blut und Fett und erst wenn diese nicht mehr genügen, kommen auch die edleren Teile an die Reihe. In der Regel entwickelt sich die Fliegenlarve sehr rasch. Es sind aber Fälle bekannt, in welchen die Entwicklung, z. B. einer langen Winterruhe des Wirts entsprechend, ebenfalls so verzögert wird, daß die Raupenfliege erst 9 Monate später ausschlüpft als ihre Geschwister, die in schnellwüchsige Wirte geraten waren. Die erwachsene Made reißt in der Regel die Haut des Wirts an irgendeiner Stelle auf oder sucht dazu eine besonders dünne Intersegmentalhaut auf. Die Verpuppung geschieht meist auf der Erde oder in ihr. Es kommt dort durch einen Schrumpfungs- und Chitinisierungsprozeß zur Bildung des bekannten Tönnchens.

Gewöhnlich entwickelt sich in einem Wirt nur eine Made, wenn auch eine größere Zahl Gelegenheit hatte, sich einzubohren. Manche Tachinen entwickeln sich aber gesellig. Nielsen erhielt einmal aus einer einzigen Puppe eines Ligusterschwärmers nicht weniger als 74 erwachsene Larven von *Winthemia xanthogastra* Rond. Viele Arten sind monophag, wie z. B. *Sesiophaga*. *Ceromasia inclusa* Hart. ist nur aus *Lophyrus* bekannt. Für einzelne Arten sind aber große Zahlen von Wirten festgestellt, für *Phryxe vulgaris* Fall. nicht weniger als 63.

Oft verrät schon das Verhalten der tachinierten Raupen, daß sie infiziert sind, wenn auch äußerlich nichts Besonderes festzustellen ist. So wird man die Erfahrung machen, daß fast alle Raupenarten, die normalerweise bei grellem Sonnenlicht verborgen leben (in der Erde!), tachiniert sind, wenn man sie einmal ausnahmsweise bei Tageslicht frei umherstreifend trifft. Als Schmarotzer in Ameisenpuppen sind die Larven der Phoridengattung *Platyphora* bekannt geworden; von der Gestalt der schaben- oder asselähnlichen ♀ gibt die Fig. 35 der vollkommen flügel- und schwingerlosen *P. dohrni* Enderl. aus Bayern eine gute Vorstellung.

Fruchtbarkeit, Art der Unterbringung der Brut und Eigröße bilden einen Faktorenkomplex. Eier, die gefressen werden sollen, müssen natürlich sehr klein sein. Da trotzdem viele zerstört oder nicht gefressen werden, so ist bei Formen mit diesem Fortpflanzungsmodus die Eizahl eine sehr große. Sasaki, der gerade diese Art

der Fortpflanzung bei den Parasiten der Seidenraupe *Sturmia sericariae Cornalia* entdeckte, zählte über 5000 Eier eines einzelnen Fliegenweibchens. Dem steht z. B. *Helicobosca muscaria* Meig., eine Sarcophagine, gegenüber, welche ihre Larven an tote Gehäuseschnecken ablegt und die nach Schmitz kaum drei Eier hervorbringt.

Im Zusammenhang mit den Insektenparasiten sei auch auf die eigenartigen, seltenen Kugelfliegen (Acroceriden) verwiesen, deren Larven als Parasiten im Abdomen von Spinnen oder in deren Eipaketen leben.

Unter den Tachinen, die bei Nichtarthropoden leben, finden wir eine ganze Reihe von weiteren Familien mit parasitärer Lebensweise. Die Zusammenhänge zu andern Ernährungsformen ergeben sich aus Erscheinungen wie *Helicobosca*, die an toten Schnecken lebt. Arten wie *Cynomyia*, die echte Aasfresser sind, gelangen gelegentlich in Wunden und werden so zu Parasiten. So wurde auch *Lucilia caesar* L. in England und Holland zu einer Plage der Schafherden. *Protocalliphora* ist bekannt als Parasit junger Nestvögel und *Lucilia silvarum* Meig. dezimiert unter den Lurchen vor allem die Erdkröten in schrecklicher Weise. Sie legt die Eier an den Körper der Kröte. Die jungen Larven kriechen in die Nasenöffnung und beginnen dort eine entsetzliche Verheerung. In kurzer Zeit wird das Gehirn aufgefressen und nach wenig Tagen ist der Wirt eine Leiche, von der nur die Knochen übrig bleiben.

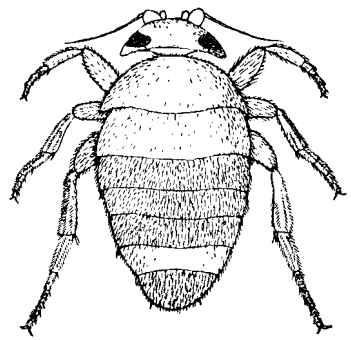

Fig. 35. *Platyphora dohrni* Enderl. n. Enderlein. 22:1.

Die häufige *Pollenia rudis* F. wurde als Parasit in Regenwürmern beobachtet.

Unsere einheimischen Wildarten leiden unter Rachenbremsen *(Cephenomyia)*, Pferd und Schwein unter Magenbremsen *(Gastrophilus)*, und das Rind unter Dasselfliegen *(Hypoderma)*. Die Eier bezw. Larven werden auf die Haut abgelegt und gelangen bei den Gastrophiliden und Cephenomyiden durch Abgelecktwerden in die Rachenhöhle bezw. in den Magen.

Die Dasselfliege *Hypoderma bovis* L. legt ihre Eier an die Haare des Bauches, der Weichen und der Beine des Rindes; von da gelangen sie durch Ablecken in den Verdauungskanal. Die junge Larve wandert dann einige Monate in dem submukösen Gewebe des Schlundes, um dann die Muskelschicht zu durchbohren. Sie

geht weiter nach hinten, die Lendenmuskeln entlang, und dringt, den Rückenmarksnerven folgend, durch die Foramina intervetebralia in den Wirbelkanal ein und wandert, um der Einkapselung zu entgehen, dauernd zwischen Rückenmark und Wirbeln hin und her. Nach ungefähr drei Monaten gelangt die Larve durch die Foramina und durch die Rückenmuskeln in das Unterhautbindegewebe, bis dort die Einkapselung unter entzündlicher Bindegewebswucherung, der Bildung der sog. Dasselbeule, erfolgt. Infolge bohrender Bewegung des Parasiten öffnet sich diese schließlich nach außen. Durch die Öffnung wird auch der Wirt verlassen, die Larve fällt zur Erde, wo die Verpuppung erfolgt.

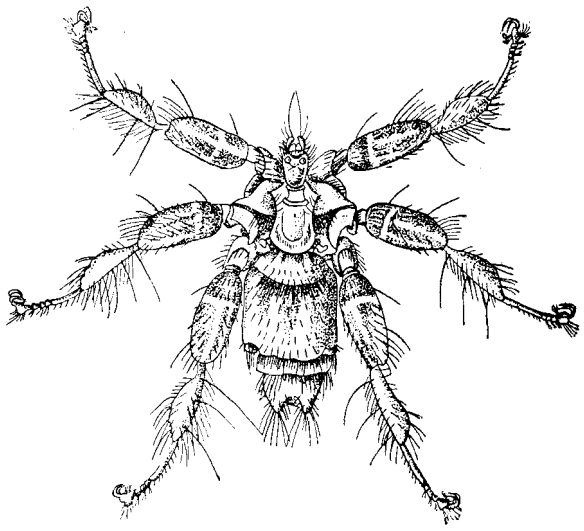

Fig. 36. *Penicillidia nattereri* Kol. n. Kolenati. 12:1.

Aus den Tropen sind auch Rachenbremsen der Elephanten und Nilpferde, Magenbremsen der Nashörner bekannt, und die merkwürdigen Cuterebren, welche in Südamerika männliche Nagetiere kastrieren. In den Tropen erzeugt eine Dasselfliegenlarve auch in der Haut des Menschen Dasselbeulen. Gefährlicher ist für den Menschen in manchen Gegenden Rußlands eine Sarcophagine: *Wohlfahrtia magnifica* Schin., die ihre Larven an Mund, Nasen- und Ohröffnungen im Freien Schlafender ablegt, von wo aus sie in Stirn-, Nasen- und Ohrhöhlen wandern und ihre Opfer nicht selten zu Tode quälen. Andere Fliegenlarven kommen mehr zufällig in den Darm des Menschen und können mehr oder weniger schwere gastrische Erscheinungen hervorrufen.

Ausgesprochene Ektoparasiten sind die Imagines der Pupiparen. Die Familie der *Hippoboscidae* lebt an Säugetieren (Pferd, Kamel, Schaf, Reh usw.) und an Vögeln, während die *Nycteribiidae* (Fig. 36) ausschließlich auf Fledermäusen vorkommen. Sie sind an das Leben auf Haar- und Federtieren wunderbar angepaßt. Ihre langen, zu Klammerorganen umgestalteten Klauen gestatten ihnen spinnenhafte, schnelle Bewegungen. Ihre nahe verwandtschaftliche Beziehung zu den Musciden spricht sich in dem eigenartigen Fortpflanzungsmodus aus, den sie mit den tropischen Glossinen teilen und der der Familie den Namen gegeben hat. Das Weibchen legt nämlich nicht Eier oder junge Larven ab, sondern bringt jeweils eine Larve in seinem Uterus zur vollen Entwicklung und legt eine fertige Puppe ab. Die Ernährung erfolgt im Uterus aus besonderen Drüsen.

Der Parasitismus der Bombyliidae

Die wenigen Tatsachen, die über den Parasitismus der *Bombylidae* bekannt geworden sind, deuten auf so eigenartige Verhältnisse, daß sie wohl am besten für sich betrachtet werden.

Das jüngste Larvenstadium von *Argyramoeba* erinnert nach der Beobachtung J. H. Fabres an den Triangulinus von *Meloë* und sieht den späteren Stadien sehr unähnlich. Die Argyramoeben legen ihre Eier an Apidennester und die jungen Larven müssen sehr klein und so organisiert sein, daß sie durch feinste Spalten in das Innere der vermauerten Bienenzellen dringen können, um in ihnen ektoparasitisch zu leben.

Von *Anthrax hottentottus* L. und andern Arten ist das jüngste Larvenstadium und seine Lebensweise noch nicht bekannt, man weiß aber, daß *Anthrax* als Hyperparasit in Tachinentönnchen lebt und daß das schöne Tier deshalb bei Raupenkalamitäten (Kiefernspinner, Kieferneule und Nonne) schädlich werden kann (Vassiliew). Die erwachsenen Larven wurden in den Tönnchen von *Masicera silvatica* Fall. und anderen Arten gefunden. Sie füllten das Tönnchen ganz aus. Die sehr bewegliche Puppe ist an das Leben im Tönnchen bezw. an das Verlassen desselben sehr gut angepaßt. Sie trägt auf dem Kopf einen Kranz von Chitindornen, die gegen den Deckel des Tönnchens gestemmt werden können und ähnlich wirken wie die Kopfblase der Cyclorhaphen. Außerdem sind die Abdominalsegmente mit einer Anzahl von Anhängen bezw. Stemm- und Gehborsten ausgerüstet, die es der Puppe ermöglichen, sich durch Laub, Streu usw. emporzuarbeiten, um an der Oberfläche des Waldbodens die Imago zu entlassen.

Baer nimmt an, daß das jüngste Larvenstadium dem von *Argyramoeba* ähnelt und daß diese jungen Larven solange auf dem Waldboden umherirren, bis sie einen geeigneten Wirt, eben eine reife Tachinenlarve, die sich zur Verpuppung in die Erde begeben will, gefunden haben. Natürlich kann auch eine andere Art der Infektion stattfinden.

Blutsauger, Krankheitsübertragung

Blutsauger finden sich in verschiedenen verwandtschaftlich weit voneinander entfernten Familien als temporäre Ektoparasiten bei Nematoceren *(Culex, Ceratopogon, Simulia)*, bei Brachyceren *(Tabanus, Sympharomyia)* und bei den Cyclorhaphen unter den Musciden (Pupiparen). Besonders bei den Culiciden sind es nur die

♀♀, die Blut aufnehmen. Nach den Beobachtungen Goeldis in Brasilien saugen die ♂♂ besonders gern menschlichen Schweiß. Er nimmt an, daß die ♀♀ zunächst eine ähnliche Lebensweise führten, vermittels ihrer stärkeren Mundwerkzeuge aber durch die Haut durchdrangen und so zu Blutsaugern wurden. Ernähren lassen sich die ♀♀ auch mit Pflanzensäften, z. B. Tee, für die Eiproduktion genügt diese Nahrung aber nicht. Die Ceratopoginen saugen die Leibeshöhlenflüssigkeit von Insekten (Raupen, Blattwespenlarven, *Meloë, Chrysopa*), aber auch an Vieh und zeigen hier eine besondere Vorliebe für rotbraun gefärbtes (Nöller).

Besonders wichtig ist das Blutsaugen im Hinblick auf die Möglichkeit und die Tatsache der Übertragung von Krankheitskeimen durch die Fliegen. Wir wissen, daß die Malaria nur durch die verschiedenen Anophelesarten von kranken Menschen auf gesunde übertragen wird, daß das Gelbfieber in den Tropen nur durch *Stegomyia* verbreitet wird, daß die verschiedenen Glossinen verschiedene pathogene Trypanosomen, die Erreger der Schlafkrankheit beim Menschen, der Naganaseuche u. a. bei den Haustieren beherbergen und durch ihren Stich auf die gesunden Warmblüter bringen. In Südosteuropa ist die Papataccikrankheit, übertragen durch *Phlebotomus papatasii* Scop., nicht weniger unangenehm als die Malaria. Einige Formen, wie *Stomoxys, Tabanus, Melusina*, müssen, wie übrigens auch die nicht blutsaugende, aber in den menschlichen Wohnungen überall auf Nahrungsmitteln wie auf Schmutz umherlaufende Stubenfliege und Drosophilaarten in bezug auf die Krankheitsübertragung (Typhus, Maul- und Klauenseuche usw.) als verdächtig angesehen werden.

Hämophagie und intrazelluläre Symbiose

Nach der ersten Feststellung Schaudinns von freien Pilzen in den Ösophagusblindsäcken bei Culex und Anopheles haben neuere Untersuchungen von Stuhlmann, Roubaud, P. Buchner u. a. ergeben, daß solche Symbionten allen hämophagen Dipteren, ja anscheinend allen hämophagen Arthropoden und auch Nichtarthropoden zukommen. Sie finden sich intrazellulär in Teilen des Darmes oder in besonderen „Mycetomen", deren Lage im Körper auf Beziehungen zum Darm bezw. seinen Inhalt hinweist. Offenbar kommen den Symbionten, die übrigens verschiedenen Organismengruppen (Bakterien, Hefepilze?) zuzugehören scheinen, bezw. den von ihnen erzeugten Enzymen blutverdauende Eigenschaften zu. Wenigstens ist dies durch die Untersuchungen Roubauds an *Glossina* sehr wahrscheinlich geworden.

Bei der Larve von *Gastrophilus equi* L. liegt das Mycetom im Hinterende am Darm. Es besteht aus zwei mächtigen Zellgruppen, die allmählich in den Fettkörper übergehen und die reichlich von Tracheen versorgt werden; das Organ ist etwa 10 cm lang. In der nichthämophagen Imago konnte bisher von den Symbionten noch nichts festgestellt werden. Trotzdem ist anzunehmen, daß sie bereits bei der Eiablage den Eiern mitgegeben werden, wie das von ähnlichen Fällen bei anderen Arthropoden her bekannt geworden ist.

Bei der Tsetsefliege haben sich die entsprechenden pilzhaltigen Zellen am Mitteldarm gefunden und bei den biologisch den Glossinen

nahestehenden Pupiparen ergaben sich ganz ähnliche Verhältnisse. Bei *Stomoxys*, die ja nicht ausschließlich Blut aufnimmt, ließen sich bisher keine entsprechenden Symbionten nachweisen.

Roubaud ist der Ansicht, daß das Vorkommen intrazellulärer Symbionten und die Pupiparität insofern ursächlich zusammenhängen, als letztere durch den restlosen Blutabbau mit Hilfe der Symbionten ermöglicht wird.

Pflanzenschädlinge

Wenn auch viele Fliegen bei der Bestäubung der Pflanzen eine nicht zu unterschätzende Rolle spielen, so vermag doch ein großes Heer von Dipteren mit phytophagen Larven den Pflanzen, vor allem den Kulturpflanzen beträchtlichen Schaden zuzufügen. Als Pflanzenfeinde kommen ebenfalls Angehörige der verschiedensten Familien in Frage. Von Nematoceren sind nur die Tipuliden- und Bibionidenlarven als Graswurzelverderber, dort wo viele sich gleichzeitig entwickeln, zu erwähnen und unter den Gallmücken eine Reihe von Gallenerzeugern an Getreide, Laub- und Nadelhölzern, Obstbäumen und Schmetterlingsblütlern. Sciariden und Mycetophiliden sind als Pilzfresser wirtschaftlich wenig bedeutend, trotz der großen Menge von Arten und Individuen. Letztere tritt sehr in die Erscheinung beim „Heerwurm", den in Massen wandernden Larven von *Sciara thomae* L.

Gefürchtete Schädlinge mancher Kulturen sind die Larven gewisser Anthomyiden. So zerstört *Pegomyia hyoscyami* Panz. (*conformis* Fall.) (s. S. 43.6 u. 15) die Runkelrübenblätter, *Hylemyia antiqua* Meig. ist als Zwiebelfeind bekannt, *Anthomyia radicum* L. als Rettichverderber. Die Larve dieser gemeinen Fliege lebt übrigens nicht nur in Rettichen, sondern in verschiedenen Generationen auch an Kot. Von der Kohlfliegenmade *Chortophila brassicae* Bouché werden oft ganze Felder von Kohl oder Raps verwüstet. *Chortophila funesta* Kühn schadet zuweilen jungen Lupinen beträchtlich. Als Getreideschädling gilt auch *Hylemyia coarctata* Fall. Auch die Acalyptraten stellen eine ganze Reihe von Schädlingen unserer Kulturpflanzen, so die Möhrenfliege *Psila rosae* Fabr., *Piophila apii* Westw. als Schädling der Selleriewurzeln, *Platyparea poecilopteria* Schrnk. die Spargelfliege, *Spilographa cerasi* L. die Kirschenfliege, deren Made im Fleisch der Kirschen lebt. Eine besondere Gruppe von Schädlingen bilden die Chloropiden, deren Larven als Gras- oder Getreidefresser großen Schaden hervorrufen können. Die bekannteste ist die Fritfliege *Oscinis frit* L., die alle unsere Getreidearten heimsucht. Ebenfalls Getreideschädlinge sind einige Angehörige der Gattung *Chlorops* wie *taeniopus* Meig., *lineata* Fabr., *strigula* Fabr. und *herpini* Guér. Auf alle Formen von Pflanzenfraß durch Dipterenlarven kann hier nicht weiter eingegangen werden. Besondere Hervorhebung verdienen aber noch die Agromyzinen, deren Arten in vielen Pflanzenblättern „minieren", und die Pilzmücken (Mycetophiliden), die von Pilzmyzel leben. Viele Arten verschiedener Gattungen leben als Blattminierer (s. Teil 43), andere, besonders die Ithoniiden sind als Gallenerzeuger bekannt (s. Teil 44).

Feinde, Parasiten, Krankheiten der Dipteren

Die Dipteren stellen für viele Vögel, Reptilien, Amphibien, Fische und die insektenfressenden Säugetiere als Imagines wie als Larven und Puppen einen wichtigen Bestandteil der Nahrung dar.

*

Erbitterte Feinde der Fliegen sind viele Wespen, ja, wer einmal den Kampf zwischen einer Wespe und einer großen Tabanide beobachtet hat, gewinnt den Eindruck, daß das Verhältnis der beiden dem zwischen Hund und Katze entspricht. Manche Wespen tragen Dipteren als Futter für ihre Brut in ihre Bauten ein. Die eigenartigsten Dipterenfeinde sind wiederum Dipteren. Zunächst sind als solche die Raubfliegen (Asiliden) und auch Empiden, Rhagioniden und Dolichopodiden zu erwähnen, die eine z. T. ausgesprochen räuberische Lebensweise führen. Von einer Anzahl von Dipteren wurden aber auch echte Parasiten aus der Ordnung der Dipteren bekannt. Da die meisten Parasiten (Tachinen!) wirtschaftlich wertvoll sind, kann solcher Hyperparasitismus sehr verderblich sein. Ein solcher Fall liegt in *Hemipenthes (Anthrax) morio* L. vor, dem bekannten Trauerschweber, der bei einer Kiefernspinnerkalamität in Rußland die Parasiten der Raupe, nämlich *Masicera silvatica* Fall. stark dezimierte. Häufiger sind solche Hyperparasiten aus der Reihe der Wespen. Besonders sind es die kleinen Zehrwespen *(Chalcididae)*, von welchen eine Anzahl als Parasiten von Tachinen bekannt geworden ist, so *Chalcis minuta* L. aus *Staurochaeta vibrissata* Rond., *Phygadenon variabilis* Grav. *aus Ernestia radicum* Fabr., *Pteromalus nidulans* Thoms. aus *Voria ruralis* Fall. Sehr merkwürdig ist, daß z. B. *Monodontomerus aereus* Walk. sowohl als Hyperparasit ektoparasitisch an den Tönnchen von Tachinen lebt als endoparasitisch in den Puppen des Goldafters und anderer Spinner (Baer). *Dibrachus boucheanus* Ratz. wurde aus Schlupfwespen, aber auch aus Tachinen gezogen. Eine gewisse Erklärung dafür liegt vielleicht in der Beobachtung an einem amerikanischen Chalcidier *Perilampus hyalinus* Sag., der aus Schlupfwespen sowohl wie aus Tachinen erhalten wurde und dessen sehr kleine Larve sich in die Raupen einbohrt und dort offenbar solange wandert, bis sie auf irgendeinen Parasiten stößt, in dem sie sich entwickeln kann (!). Die Larven der Phoride *Hypocera incrassata* Meig. leben in den Larven von *Bibio marci* L.

Unter den Arachnoiden bedürfen die Spinnen als Fliegenfeinde keiner besonderen Erwähnung. Wichtiger erscheint der Hinweis auf den häufigen Befall von Fliegen durch Milben (s. S. 21.89 u. 95). Oft findet man auch wie an vielen Insekten den Bücherskorpion (*Chelifer cancroides* L.) an Fliegen angeklammert. Offenbar bedient sich dieser Pseudoskorpion dieses Mittels nur zur Fortbewegung nach günstigeren „Weideplätzen".

Unter den Larven scheinen besonders die im Wasser lebenden von zahlreichen Endoparasiten befallen zu werden. Für unsere Stechmückenlarven haben darüber Bresslau und Buschkiel berichtet. Es finden sich Spirochäten, Flagellaten, Myxosporidien, Gregarinen eingekapselte Trematoden und Mermitiden.

Im Herbst, wenn die Lebensbedingungen für unsere Stubenfliege ungünstige geworden sind, befällt sie der sogenannte „weiße Tod", ein Algenpilz *(Empusa muscae)*; auch bei andern Fliegen und Insekten überhaupt wurde er beobachtet; er scheint aber immer

erst dann aufzutreten, wenn durch Massenvermehrungen oder sonstwie ungünstige Verhältnisse eintreten. Von andern Mykosen ist die durch *Spicaria farinosa* var. *verticilloides* Fron. durch einen Schlauchpilz (?) hervorgerufene zu erwähnen. Sie befällt sowohl die Tachinentönnchen als auch die Wirte, wie andere Krankheiten, so z. B. auch die Flacherie ebenfalls Wirt und Parasit vernichten. Eine untergeordnete Rolle dürfte das Vorkommen von *Cordyceps* Fries. (*Isaria* Pers.) und *Entomophthora* bei Fliegen spielen, die in verschiedenen Arten aus allen möglichen Insektengruppen bekannt geworden sind.

Variabilität, Monstrositäten

Bei vielen Syrphiden, Stratiomyiden, Rhagioniden, Chloropiden usw. finden wir eine beträchtliche Variationsbreite in bezug auf Zeichnung und Färbung. Besonders bemerkenswert ist *Volucella bombylans* L., die in ihrer Erscheinung die Hummeln aufs täuschendste nachahmt und mit ihnen in bezug auf die Variabilität in Färbung und Ausdehnung der Abdominalbinden wetteifert. Man hat diese Hummelähnlichkeit als eine Art Mimikry bezeichnet, sie sollte den Tieren den Weg in die Hummelnester ermöglichen, in denen die Larve lebt. Sie kommt aber ebenso gut in Wespennestern vor.

Im allgemeinen konstant sind die Größenverhältnisse, doch treten bei Arten mit saprophag oder parasitisch lebenden Larven Kümmerformen bzw. besonders luxuriante Stücke auf, je nach Knappheit oder Überfluß an Nahrung. So findet man nicht selten Zwerge von *Calliphora*, von *Cynomyia*, von *Pollenia*, aber auch von Asiliden u. a. Nach den Untersuchungen von Loewenthal sind bei großen und kleinen *Calliphora*-Larven die Zellgrößen sehr verschieden, während sie bei den Imagines konstant ist und größere Individuen mehr Zellen besitzen als kleinere.

Monstrositäten kommen bei Fliegen wie bei allen Insekten vor. Sie können an den verschiedensten Organen auftreten. Häufig sind überzählige, reduzierte oder gespaltene Borsten, Fühleranomalien und dergl. Besondere Beachtung verdienen Unregelmäßigkeiten im Flügelgeäder. Manche Familien sind wegen der relativen Häufigkeit dieser Erscheinung geradezu bekannt, so die Rhagioniden und hier sind wieder die Gattungen *Symphoromyia*, *Ptiolina* und *Spania* besonders bemerkenswert, da bei ihnen die individuellen Verschiedenheiten in bezug auf das Flügelgeäder nicht nur sehr häufig sind, sondern sehr oft das Flügelgeäder des rechten Flügels verschieden von dem des linken ist.

Neuerdings ist eine Menge solcher Veränderungen bei einer Fliege festgestellt worden, die sich als geradezu ideales Objekt für das Studium von vererbungstheoretischen Fragen erwiesen hat, und die mit ihren Verwandten zusammen besonders von amerikanischen Gelehrten, wie Morgan und seiner Schule in sehr umfangreichen Zuchten beobachtet wurde: *Drosophila melanogaster* Meig. Da haben sich alle möglichen Defekte ergeben, wie das Fehlen der sonst typischen roten Augen, gespaltene Borsten auf dem Thorax, ausgefranste Flügelspitzen u. dgl., und immer gingen parallel mit diesen Defekten im Soma mikroskopisch feststellbare in den vier Chromosomen von *Drosophila*, so daß man tatsächlich hiermit nicht

nur den Beweis für die Individualität der Chromosomen erbracht sehen, sondern in den einzelnen Chromosomen den Sitz der verschiedenen Erbeigenschaften feststellen konnte.

Mimikry

Echte Mimikry, die „Nachahmung" geschützter Tiere durch ungeschützte, kommt auch bei den Dipteren unzweifelhaft vor. In erster Linie werden wehrhafte Hymenopteren nachgeahmt. Das bekannteste Beispiel ist das von *Eristalomyia tenax* L., jener häufigsten Syrphide, die von jedem Unkundigen als „Biene" bezeichnet wird. Auch die wehrhaften Hummeln finden eine ganze Reihe von Nachahmern gerade aus der Familie der Syrphiden, wie *Volucella bombylans* L., *Arctophila bombiformis* Fall., *Mallota fuciformis* Fabr. und *Criorhina berberina* Fabr. Hummelähnlich ist auch *Cephenomyia stimulator* Clark. Syrphiden und Conopiden sind oft durch ihr wespenähnliches Kleid ebenso geschützt wie durch ihren wespenähnlichen Flug bzw. ihre Art sich zu bewegen — wenn man in dieser Ähnlichkeit überhaupt einen Schutz sehen darf, eine vielumstrittene Frage, mit deren Beantwortung natürlich die Mimikrytheorie steht und fällt. So sehr die Erscheinung mancher Formen, wie der ichneumonidenartigen Psilide *Loxocera ichneumonea* L., gewisser ameisenähnlicher Sepsinen für einen gewissen Zusammenhang zwischen „Nachahmer" und Vorbild spricht, so zweifelhaft ist ihr Wert, und welche Rolle bei solcher Ähnlichkeit die Naturauslese spielt, ist noch ganz unentschieden. Deshalb sei nur auf das Vorhandensein einer oft sehr großen Ähnlichkeit zwischen einer geschützten und einer ungeschützten Art verschiedenster Gattungszugehörigkeit hingewiesen.

Geographische Verbreitung, Rassenbildung

Das Vorkommen oder Fehlen einer Fliegenart in einem bestimmten Gebiet hängt natürlich von dem Vorhandensein der entsprechenden Nahrungsquelle ab. Daneben spielen aber auch andere Faktoren eine sehr oft ausschlaggebende Rolle, wie Höhenlage, Feuchtigkeits- und Temperaturverhältnisse u. a. Die Fliegenfauna an der Meeresküste muß notwendig anders sein wie die der Alpenwelt. Kosmopoliten, wie unsere gewöhnliche *Musca domestica* L., sind nicht sehr häufig. *Eristalomya tenax* L. scheint die ganze gemäßigte Zone zu bewohnen. Viele Arten sind in ihrem Vorkommen Europa und Nordamerika gemeinsam. Freilich dürfte ein Teil davon ohne oder mit Absicht (Tachinen) erst durch den Menschen verpflanzt worden sein.

Auffallenderweise sind manche Arten trotz großer Häufigkeit und einer weiten Verbreitung doch nur lokal häufig. So kennt z. B. Schiner *Teichomyza fusca* Macq. aus Österreich nicht. Im Süden Deutschlands wie in den Tälern Südtirols sendet die Fauna des Mittelmeergebiets ihre ersten Vertreter nach Norden. So sei aus Bozen *Vermileo vermileo* Deg. erwähnt, dessen Larve ganz ähnlich wie die des Ameisenlöwen in selbst gegrabenen Erdtrichtern vom Insektenfang lebt. In den Alpen treffen vielfach Elemente der südlichen Fauna mit endemisch-alpinen, arktisch-alpinen und zentral-europäischen Elementen zusammen. Besonders viele, anscheinend für die Alpen charakteristische Formen kennen wir aus den Familien der Asiliden, Empiden und Dolichopodiden.

Manche Formen sind offenbar deshalb nur in den Alpen aufgefunden worden, weil in den übrigen Teilen Mitteleuropas, auch in den Mittelgebirgen die Lebensbedingungen für sie durch den Menschen zerstört worden sind. Bis wir genauere Kenntnisse über die Verbreitung der Tausende unserer Fliegenarten haben, muß noch viel mehr gesammelt werden. Manche Art galt und gilt nur deshalb als selten, weil sie schwer zu beobachten ist oder weil an geeigneten Plätzen noch niemand gesammelt hat. Dort z. B., wo auf den Hochmooren der bayrisch-schwäbischen Hochebene, im Riesengebirge, im Schwarzwald usw. „Reliktenpflanzen" vorhanden sind und wo aus anderen Insektenordnungen manche Form als „Relikt" bezeichnet wird, kommt sicher auch vielen Dipteren-Arten dieser Charakter zu. Wir sind nur zu leicht geneigt, *Sericomyia borealis* Fall. und *lappona* L. ihres dichten Haarpelzes wegen der arktisch-alpinen Fauna zuzuzählen, und doch sind sie nicht nur aus den Alpen und aus Skandinavien, sondern auch aus England und aus Italien bekannt geworden. Verschiedene Formen wie *Penthetria holosericea* Meig., gewisse flügellose Tipuliden und andere sind so lokal verbreitet und an die Hochgebirgsnatur z. B. angepaßt, daß ihr „Reliktcharakter" offensichtlich ist.

Über Rassenbildung ist bei Fliegen — wenn wir aus dem Experiment hervorgegangene Formen außer Betracht lassen — noch wenig bekannt geworden. Aber verändernde Einflüsse klimatisch exponierter Gebiete, wie gewisser Hochmoore, scheinen auch in der Dipterenfauna zur Geltung kommen zu können. So zeigte sich, daß die Rhagioarten des oberschwäbischen Federseegebiets alle kleiner und dunkler sind als die Stammarten aus andern Gebieten. Und gewisse „Varietäten" aus den Alpen oder anderen sind nichts anderes als Lokalrassen.

Biologische Rassen dürften z. B. bei Tachinen wie *Chaetotachina rustica* Meig. vorliegen, wo eine große Zahl von Wirten aus den verschiedensten Insektenordnungen festgestellt ist und wo geringe morphologische Verschiedenheiten (Größendifferenzen!) zur Aufstellung „neuer Arten" verführten.

Fossile Formen

Dipteren sind aus dem Mesozoikum bereits zahlreich festgestellt, so aus dem Oberlias von Mecklenburg, aus dem Oberjura von England und Bayern, aus der Kreide Böhmens. Diese Funde erstrecken sich vorwiegend auf Nematoceren, daneben auf einige Brachyceren. Die Cyclorbaphen und alle hochspezialisierten Formen treten erst im Känozoikum auf. Hervorzuheben ist, daß die rezent nur noch afrikanische Familie der *Diopsidae* in zwei Arten im baltischen Bernstein gefunden wurde. Der baltische Bernstein und der ähnliche Kopal sind überhaupt die hervorragendsten Fundstätten für fossile Dipteren, die sonst selten gut erhalten sein können. Als bekannter Fundplatz für fossile Dipteren ist noch das Obermiocän von Öningen zu erwähnen.

Die Familie der *Hippoboscidae* ist fossil noch unbekannt.

Literatur

Baer, W., Die Tachinen als Schmarotzer der schädlichen Insekten. Zeitschr. f. angew. Entom. VI 1920, VII 1921.
Bresslau, E. und Buschkiel, M., Die Parasiten der Stechmückenlarven. Biol. Zentralbl. 39, 1919.
Dewitz, J., Über die Entstehung rudimentärer Organe bei den Tieren. Zool. Jahrb. Allg. Zool. Phys. 36, 1, 1916.
Grünberg, K. in Brauer, Die Süßwasserfauna Deutschlands. Heft 2A, Diptera 1910.
Knoll, F., Insekten und Blumen. Abh. zool. bot. Ges. Wien 12, 1921.
Lampert, K., Das Leben der Binnengewässer. 2. Aufl., 1910.
Prell, H., Die Lebensweise der Raupenfliegen. Zeitschr. f. angew. Entom. I. 1914.
— Zur Biologie der Tachinen *Parasetigena segregata* Rdi. und *Panzeria rudis* Fall. Zeitschr. f. angew. Entom. II, 1915.
Schiner, F., Fauna austriaca. Die Fliegen. Wien 1862.
Schöniehen, W., Praktikum der Insektenkunde. 2. Aufl., Jena 1921.
Springer, F., Über den Polymorphismus bei den Larven von *Miastor metroloas*. Zool. Jahrb. Syst. 40, 1915.
Vogel, R., Kritische und ergänzende Mitteilungen zur Anatomie des Stechapparates der Culiciden und Tabaniden. Zool. Jahrb. 42, Abt. Anat. 1921.