

Diptera. Fliegen

Von E. Lindner, Stuttgart

Schon Aristoteles konnte die Fliegen als *Diptera* (= Zwei-Allgemeine flügler) 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.

Kenn-
zeichen

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.

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 ~~schlaffen~~ Mumienpuppen, mit meist langen vielgliedrigen Fühlern und häufig langen, dünnen Beinen. Zu ihnen gehören die *Nematocera* mit den bekanntesten großen Schnaken (*Tipulidae*), den Stechmücken (*Culicidae*), den Pilzmücken (*Mycetophilidae*), den Gallmücken (*Ithomiidae*, früher *Cecidomyiidae*), den Schmetterlingsmücken (*Psychodidae*) u. a. Durch

Systematische
Unter-
scheidung

Verschmelzung mehrerer Fühlrglieder 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*, *Bombyliidae* u. a. Die *Cyclorhapha* (s. S. 38.2) 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 Flügelgäders.

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 Stützung der Flügel

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

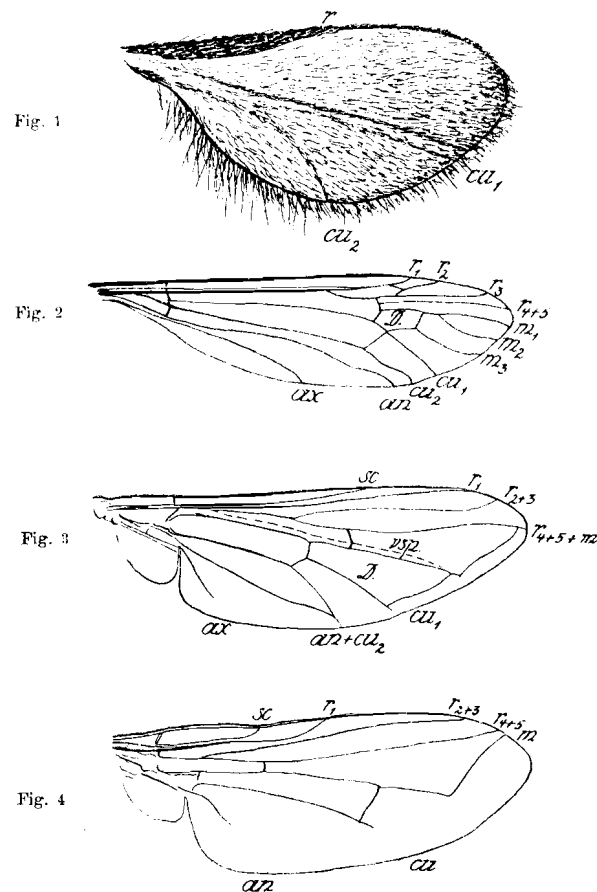


Fig. 1—4. Flügelgäder. Fig. 1: *Lasioptera rubi* Herg. Fig. 2: *Tipula spec.* Fig. 3: *Syrphus ribesii* L. Fig. 4: *Phrycaea vulgaris* Fall. (Erklärung im Text.)

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.

Flug-
unfähige
und flügel-
lose
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 araneoides* 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 *Dahlicia larviformis* Enderl. (Fig. 5). Die Borboride *Apterina pedestris* Meig. entbehrt ebenfalls der Flügel, während *Apterina equinus* Fall. z. B.

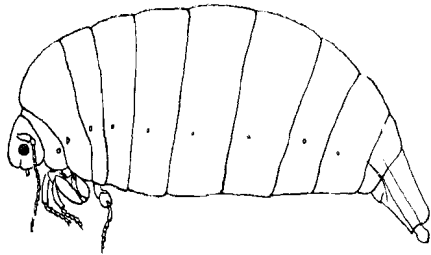


Fig. 5. *Dahlicia larviformis* Enderl. n. Dahl. Ca. 10:1.

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 Verkümmerng der Flugorgane auch bei Parasiten, hier scheint sie ausgelöst zu werden durch den Einfluß der vom Wirt ausgeatmeten Gase und durch die reduzierende Wirkung des Blutes oder aufgenommenen 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 hin-fällige 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.

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*, *Anthomyiinae*) (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 Abdominal-segmente zu einer ineinanderschließbaren 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 Hypopygium 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.

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



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

Sexual-
charaktere

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 uoch nicht ermittelt werden. Ich habe sie bei einer Pilzmücke (*Diadocidia*) nach der Flügelentwicklung beobachtet. Sie ging sehr langsam, ganz all-

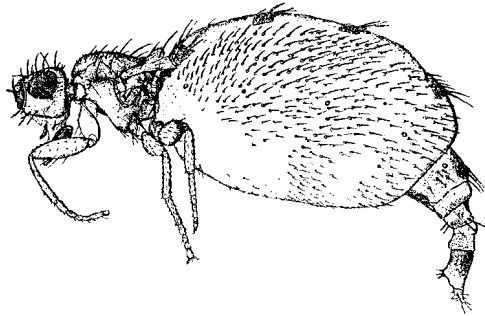


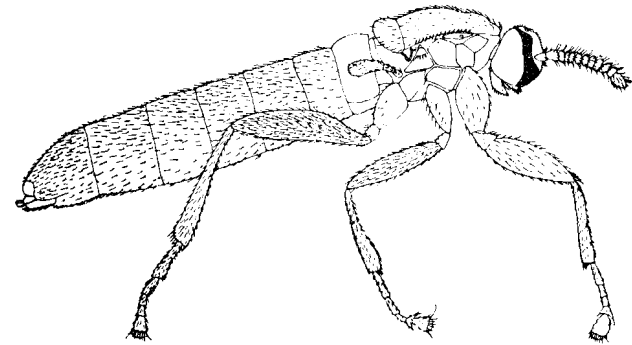
Fig. 7. *Carnus hemapterus* Nitzsch ♀ n. Meijere. Ca. 20,5:1.

mählich 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.

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 *Anthomyiinae*, *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



Eig. 8. *Thripomorpha patudicola* 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.

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

Mundwerkzeuge und Nahrungsaufnahme der Imagines

Apistomyia (Nahrung?), 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

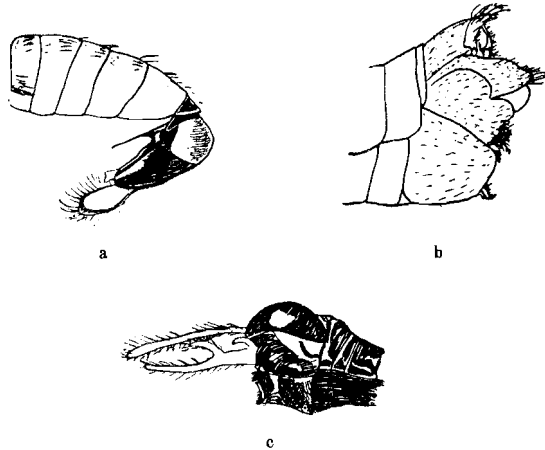


Fig. 9. Hypopygien von a *Dolichopus aeneus* Deg., b *Tipula cava* Riedel, c *Liriopse contaminata* L.

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 Saprohagie 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

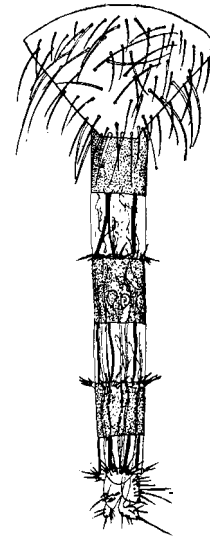


Fig. 10.



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.

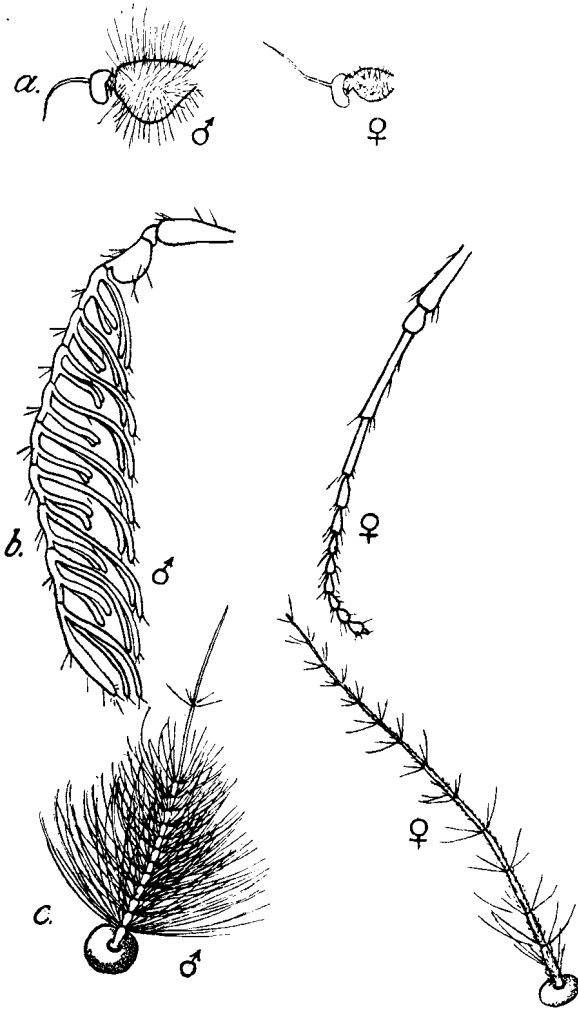


Fig. 12. Geschlechtsdimorphe Fühler: a *Symphoromyia crassicornis* Panz., b *Xiphura atrata* L., c *Culicx nemorosus* Meig.

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-

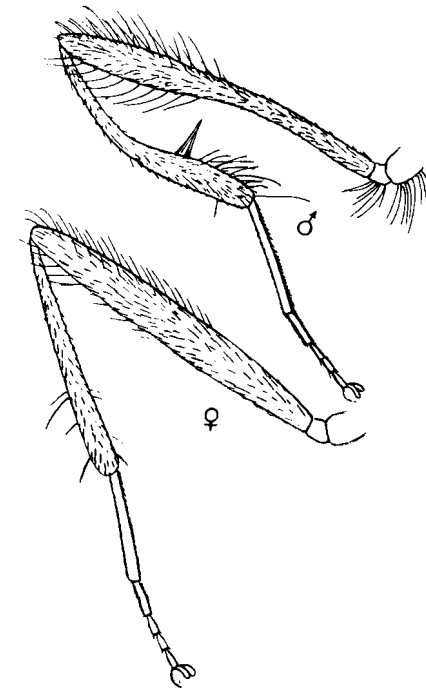


Fig. 13. Geschlechtsdimorphe Beine (pa) von *Hydrataea pellucens* Portsch.

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.

