

Copyright ©

Es gilt deutsches Urheberrecht.

Die Schrift darf zum eigenen Gebrauch kostenfrei heruntergeladen, konsumiert, gespeichert oder ausgedruckt, aber nicht im Internet bereitgestellt oder an Außenstehende weitergegeben werden ohne die schriftliche Einwilligung des Urheberrechtinhabers. Es ist nicht gestattet, Kopien oder gedruckte Fassungen der freien Onlineversion zu veräußern.

German copyright law applies.

The work or content may be downloaded, consumed, stored or printed for your own use but it may not be distributed via the internet or passed on to external parties without the formal permission of the copyright holders. It is prohibited to take money for copies or printed versions of the free online version.

Morphologische, ökologische und physiologische Studien an den Larven der Fliegen: *Ephydra riparia* FALLEN, *E. micans* HALIDAY und *Cänia fumosa* STENHAMMAR.

Von ARTHUR BEYER.

Mit 40 Textabbildungen.

Meereskundliche Arbeiten der Universität Kiel Nr. 60.

Inhaltsübersicht.

	Seite
1. Einleitung	265
2. Vorkommen der Larven, Beschreibung der Fundorte, Biologie der Larven	266
3. Einfluß des Salzgehaltes	270
Züchtungsexperimente	273
Bedarf atmosphärischer Luft der drei Arten	273
4. Tracheensystem	275
5. Osmotische Druckmessungen	291
6. Sauerstoffmessungen	297
7. Gewichtsversuche	300
8. Entwicklung vom Ei bis zur Puppe	304
9. Zusammenfassung	316
10. Schrifttum	318

1. Einleitung.

Die Ephyriden bilden eine in Salztümpeln weitverbreitete Familie der cyclo-rhaphen Dipteren. Mit ihnen gemeinsam kommen im Salzwasser auch euryhaline *Tubifera*-, Dolichopodiden- und andere Fliegenlarven vor, doch bildet *Ephydra* spezifische Arten aus, die in salzhaltigen Kleingewässern eine weltweite Verbreitung finden. An allen Salzstellen der Erde sind ihre Larven gefunden worden. An Sümpfen und verlandenden Seen der Meeresküste finden sie sich immer in größter Menge. Ebenso zahlreich bevölkern sie die Salzseen des Binnenlandes. Sie ertragen auffallend hohen Salzgehalt ihres umgebenden Mediums. Am großen Salzsee bei Utah in Nordamerika mit 26% NaCl schwärmen die Imagines noch so zahlreich, daß die Fenster vorbeifahrender Eisenbahnzüge geschlossen werden müssen, um die lästigen Eindringlinge abzuwehren. In nicht geringerem Maße treten sie an den brackigen Sümpfen der Meeresküste auf. In den Solekästen jeder Saline leben Vertreter dieser Familie, und eine Art tritt regelmäßig in Petroleumsümpfen der Erdölquellen auf.

Die vorliegende Arbeit soll einige Beiträge zur Ökologie dieser Tiere liefern. Dazu sind einige biologische, morphologische und physiologische Probleme bearbeitet worden, die Beziehung zur ökologischen Sonderstellung dieser Arten haben.

In morphologischer Hinsicht liegt an Schrifttum lediglich eine Arbeit von TRÄGÄRDH aus dem Jahre 1903 vor, die leider eine Reihe von Fehlern enthält, so daß es

sich nicht lohnte, näher auf sie einzugehen. Ökologisch sind von früheren Autoren nur die Fundstellen einzelner Arten mit kurzen, lückenhaften Beschreibungen angegeben worden.

Physiologische und biologischen Daten liegen überhaupt nicht vor. Die Untersuchung geschah vor allem an *Ephydra riparia* FALLEN. Erwiesen sich im Laufe der Untersuchung einzelne Organe von besonderer Wichtigkeit für die betreffenden Probleme, so wurde *Ephydra micans* und vor allem *Cänia fumosa* STENH. zum Vergleich herangezogen. Auf diese Weise wurde festgestellt, ob die Ausbildung der Merkmale, z. B. des Tracheensystems, nur für eine Art oder für die ganze Familie Gültigkeit besitzen.

Die Anregung zu dieser Arbeit verdanke ich Herrn Professor REMANE. Ebenfalls danke ich Herrn Dr. D. FINKE, der mir bei der Ausführung der Zeichnungen behilflich war.

2. Vorkommen der Larven.

Daß *E. riparia* an den meisten Salzwasserstellen der Küste und des Binnenlandes vorkommt, ist bekannt. Schon in den ältesten biocoenotischen Arbeiten über Salzgebiete wird sie regelmäßig aufgezählt. THIENEMANN (1926) zählt *E. riparia* und *micans* zu den Halobionten. Im Süßwasser treten sie höchstens vereinzelt in versprengten Exemplaren auf.

Da ich meine Arbeiten in Halle a./S. begonnen habe, suchte ich sie an den mitteldeutschen Salzstellen auf. Später nach Übersiedlung nach Kiel sammelte ich das Material an den Strandtümpeln des Bottsandgebietes bei Stein. Eine kurze Beschreibung aller Fundorte ist als Grundlage für spätere Darlegungen und Erörterungen notwendig. In Mitteldeutschland wies die bekannte Friedhofsquelle bei Artern mit einem Salzgehalt von 43‰ *E. riparia* nur in spärlicher Menge auf. Ohne Zweifel sorgten die zahlreichen Stichlinge für ein Kurzhalten der Larven. Um so zahlreicher war dagegen ein anderer Quellgraben des Kyffhäusergebietes besetzt. Mit 42‰ Salzgehalt entspringt nahe der Domäne Numburg eine starke Quelle. In einem rasch fließenden, etwa 50 cm tiefem Graben wird das Wasser abgeleitet. Zur Zeit, als ich meine Untersuchungen anstellte, bildeten Enteromorphafäden, die am Boden des Grabens festgewachsen waren, die einzige pflanzliche Besiedlung. Die Uferländer zeigten keinen Pflanzenbewuchs, der Arbeitsdienst hatte den Graben vor einem Jahr ausgehoben und gereinigt. An den unter Wasser befindlichen Enteromorphasträngen saßen in dicken Scharen die Larven von *E. riparia*. Irgend eine andere Ephydride war aber nicht vorhanden. Ähnliche Verhältnisse traten noch einmal im Gebiet des ehemaligen salzigen Sees bei Eisleben auf. Ein langer Graben führte Salzwasser von 28–36‰ einigen kleineren, aber tieferen Tümpeln zu. Im Winter wurde das ganze Sumpfgebiet für einige Monate von den Abwässern einer Zuckerfabrik vollkommen überschwemmt und ausgesüßt. Trotzdem fanden sich jedes Jahr *Culex*-, *Tubifera*-, *Chironomus*- und *Stratiomyiden*larven wieder ein. Außer *E. riparia* wurden an einem Graben, der sehr flach und nur mit Diatomeen besetzt war, *Halmopota salinaria* BOUCHÉ gefangen. Diese Art kam sonst an keiner anderen Salzstelle vor.

Den höchsten Salzgehalt wies ein ersoffener Schacht bei Leopoldshall-Staßfurt mit 70‰ auf. *E. riparia* und *E. macellaria* EGG. waren hier in großer Zahl vertreten. *Artemia salina* schwamm scharenweise im Teich umher. An Dipteren kann ich noch Larven von *Tubifera*, Dolichopodiden, *Scatella stagnalis* und der Mücke *Trichocladus vitripennis* angeben. Stratiomyidenlarven waren hier nicht vorhanden, obgleich sie sonst nirgends fehlten.

Zusammenfassend läßt sich für das Binnenland sagen, die Fundorte von *E. riparia* wiesen alle eine hohe Konzentration und nirgends eine wesentliche Schwankung des Salzgehaltes auf, außer dem Gebiet mit winterlicher „Aussüßung durch Abwässer“. Bemerkenswert ist ferner, daß für so kleine Tiere wie Fliegenmaden die Gewässer einen hohen Wasserstand besaßen. Die Larven mußten untergetaucht, von atmosphärischer Luft abgeschnitten, leben.

Ist für das Binnenland einmal Tiefe der Gewässer und in Bezug auf Salinität hohe Konzentration und geringe Schwankung kennzeichnend, so traten am Bottsand (Kieler Bucht) die entgegengesetzten Charakteristika auf.

Ich möchte wiederum eine Beschreibung des ganzen Gebietes und aller Fundstellen vorausschicken. Zur ökologischen Charakterisierung des Bottsandes sei nur kurz erwähnt, daß an der Nordseite der Steiner Bucht die Verlandung eines Meeresarmes stattgefunden hat. Dem Verlandungsgebiet sind Dünen vorgelagert, infolgedessen sammelt sich durch die Niederschläge Süßwasser an, das sich mit dem eindringenden Salzwasser der Ostsee mischt. Am Rande des aufwachsenden Bodens bilden sich kleine Tümpel und seichte Rinnen, die den Larven als Brutstätten dienen. Sie stehen noch ganz unter dem Einfluß der Witterungsverhältnisse. Ostwind treibt das Wasser der Ostsee in die Förde hinein und läßt die Randflächen überfluten, anhaltender Westwind läßt viele Brutplätze der Larven austrocknen. Die wechselnden Lebensbedingungen führen häufig zur Vernichtung des Larvenbestandes in den Kleinlebensräumen. Herrschte aber eine Zeit lang günstiges Wetter, so trat selbst in der kleinsten Wasserpflütze eine enorm hohe Besiedlung von Larven auf. Bessere Existenzbedingungen bot den Fliegenmaden ein großer Graben, der sich weit ins Land hinein erstreckte. In seinem schlickigen Oberteil, der in geringem Maße den Schwankungen des Salzgehaltes und des Wasserstandes ausgesetzt war, befanden sich die Hauptbrutstätten sehr vieler Fliegenmaden. Der Graben hat hier nur noch eine Breite von ca. 1—1½ m. und für diesen Abschnitt gelten meine Salzmessungen. Die Proben sind immer nur vom Rande her entnommen worden, da die Larven nur in der Uferzone leben. Daraus erklärt sich auch der Unterschied zu den Resultaten von CLAUS und SICK. In der nachfolgenden Tabelle 1 sind alle im Laufe der Zeit entnommenen Proben zusammengestellt. Der Salzgehalt schwankt von 6,2 bis 12,77‰. Den letzten Wert erhielt ich bei Hochwasser zur Zeit, als Ostwind herrschte. Für die Periode der Larvenentwicklung, also von Mai bis September, bewegt sich die Salinität zwischen 6,09 und 9,98.

In größeren Mengen als auf dem eigentlichen Bottsand traten die Larven an einigen vom Meer abgeschlossenen Stellen hinter dem Deich auf. Auf einer Salzwiese nördlich eines alleinstehenden Hauses boten Cyanophyceen- und Purpurbakterienpflützen einer großen Zahl von Larven reiche Futterplätze. *E. riparia*, Stratiomyiden- und Eristalisarven fanden sich auch noch in tieferen Enteromorphagräben, den Salz-

Tabelle 1.
Salz- und Temperaturverhältnisse der Fundorte im Bottsandgebiet.

Datum	Salzwiesensümpfe 1 + 2 und 3 S in ‰		Straßen- graben	Gr. Graben
1936				
3. 8.	12,39	—	—	6,20
13. 8.	12,73	—	—	9,28
19. 9.	14,4	9,36	—	—
29. 9.	11,51	—	—	—
	Larven noch im Freien vorhanden.			
21. 10.	—	9,12	—	—
	Wassertemperatur 9,5° C. Larven an keinem Fundort mehr vorhanden.			
1937				
3. 4.	—	—	—	6,71
10. 4.	10,72	An 3 <i>E. micans</i> gefangen.		
	Wassertemperatur betrug: 18° C um 15 ¹⁵ h um 15 ⁰⁰ h 18° C im Sonnenschein.			
20. 4.	10,48	7,86	—	—
	Wassertemperatur betrug: um 14 ⁴⁵ h 16,4° C im Sonnenschein.			
22. 5.	Ephydralarven vorhanden, aber keine Cänia.			
3. 6.	—	—	5,64	—
8. 6.	Wassertemperatur auf schwimmenden Cyanophyceen- watten 32° C, als Höchstwert des Jahres um 15 ⁰⁰ h ge- messen. Die Lufttemperatur, durch Schwenken des Thermometers festgestellt, betrug 22° C und auf dem Grase 27° C.			
5. 7.	1-3 eingetrocknet		9,26	—
31. 7.	12,86	8,21	8,46	6,09
	Wassertemperatur betrug: 32° C auf Algenwatten im Sonnenschein um 15 ⁰⁰ h.			
5. 12.	7,83	7,06	9,79	12,77
1938				
22. 1.	8,94	—	—	6,76

wiesen vorgelagert, längs der Straße von Stein nach Wisch. Vor allem auf den Salzwiesensümpfen wechselte die Quantität der Maden sehr; bald überaus reiche Entwicklung, bald völlige Leere. Die Salzwiese erstreckte sich vom Fuße des Deiches an nach dem großen Barsbecker See zu, dessen Wasserhöhe eine Pumpstation regulierte. In den Sommermonaten wurde zur Zeit der Heuernte das Grundwasser der umliegenden Wiesen gesenkt. Die Folge davon war, daß im Sommer die kleinen Sümpfe auf der Salzwiese manchmal austrockneten. Der Salzgehalt in diesen Pfützen war

merkwürdigerweise höher als am Bottsandgraben. Rubrik I und II gibt den jahreszeitlichen ‰-Gehalt und einige Temperaturangaben wieder. Rubrik I umfaßt zwei kleine Sümpfe, die meerwärts am Eingang zur Wiese lagen. Sumpf Nr. 3 lag mitten auf der Wiese zwischen Deich und Barsbecker See und besaß demgemäß einen niedrigeren, aber konstanteren Salzgehalt als die anderen beiden. Auch muß ich gleich hier erwähnen, daß *E. micans* fast nur in 3 vorkam, *Cänia* dagegen nur in 1 und 2. Für diese Art war 3 und erst recht der Enteromorphagraben schon zu tief, um den Larven noch die Entwicklung zu gestatten. So wichen diese Kleinlebensräume nicht nur bezüglich der Salinität, sondern auch der Besiedlung voneinander ab. Für 1 und 2 schwankt der Salzgehalt während der Larvenzeit von 12,5 bis 14,4‰, für 3 von 6,2 bis 9,98 ‰ und für den Enteromorphagraben von 5,64 bis 9,98‰. — Zum Messen der Temperatur wurde die Quecksilberkugel des Thermometers nur bis zu der Tiefe in das Wasser getan, in der sich die Larven befanden. Zu jeder Messung erfolgte auch die Zeitangabe.

Cänia fumosa fand ich nur an Stellen, die keinen hohen Salzgehalt aufwiesen. In Mitteldeutschland war es nur der Süße See bei Eisleben mit 4‰ Salzgehalt. Gehäuft trat sie an dessen Abflußgraben auf. Die in diesem See reich auftretende Wasserblüte staute sich hier zu einem dicken Brei, in dem die Larven herumkrochen. Ephydralarven fand ich in diesem See nicht, umgekehrt waren keine *Cänia* am benachbarten Restsumpf des salzigen Sees. Am Bottsand war *C. fumosa* sowohl am großen Graben wie auf den Salzwiesen vorhanden bei einem Salzgehalt von 6—14,4‰. — *Ephydra micans* HALIDAY fing ich nur am Bottsand und zwar bei einem Salzgehalt von 6—9‰ an Salzwiesensumpf Nr. 3. Diese Art trat hier nur in sehr geringer Zahl auf. In einem Fang mit dem Kätscher kamen auf 50 riparia-Imagines nur 1 micans. Sie fliegt das ganze Jahr über und ist keine Herbstform, wie THIENEMANN vermutet. Larven habe ich im Freien überhaupt nicht gefunden, sondern nur gezüchtet. Sie braucht 4 Wochen zur Entwicklung vom Ei bis zur Imago. SCHMIDT fand (1913) *E. micans* in den westfälischen Salzwässern massenhaft als Larve, Puppe und Imago. Welche Faktoren die unterschiedliche Verbreitung mancher Art bedingen, kann man ohne genaue Kenntnis der Fundorte nicht angeben. Doch möchte ich den Hinweis geben, daß der Überwinterung der Imagines an vielen Brutplätzen erhebliche Schwierigkeiten gegenüberstehen, die das Ausschalten einer Art zu Folge haben können. Am Bottsand und auch bei Oberröblingen trat im Winter zeitweise Überschwemmung des von den Imagines bewohnten Areals auf. Infolge Kältelähmung vermögen die Tiere nicht dem Wasser auszuweichen und müssen ertrinken. Neben Salzgehalt und sonstigen Faktoren scheint mir gerade dieser Gesichtspunkt wesentlich und verantwortlich für das Auftreten von Ephydren zu sein. Außer den schon genannten Formen wie *E. riparia*, *micans* und *macellaria* habe ich an den von mir untersuchten Salzstellen keine weitere Ephydra-Art finden können, obgleich ich viele Fänge durchgearbeitet habe. Eine Beobachtung möchte ich hier noch einfügen, da sie mir von allgemeinem Interesse scheint: Die für *E. riparia*-Imagines als Artmerkmal angegebene metallisch-glänzende Farbe ist nicht an allen Individuen gleichmäßig und scharf ausgeprägt vorhanden. Häufig findet man auch solche, die eine hellere und dadurch bräunliche Färbung zeigen. Ich vermutete in diesen Tieren eine andere Art. Zur einwandfreien Feststellung

hing ich einige Pärchen auf die Weise ein, daß im Augenblick der Kopulation ein Glas darüber gestülpt wurde. Die daraus gezüchteten Tochterimagines besaßen aber die typische, metallisch-glänzende riparia-Farbe.

Cänia und *E. micans* fand ich nur an sehr flachen Wasserstellen. Entweder war das Wasser so dicht mit Cyanophyceen- und Enteromorphopolster oder wie am süßen See mit Wasserblütenbakterienschlamm bedeckt, daß die Larven darin genügend Halt fanden, um nicht unterzusinken oder aber der niedrige Wasserstand erlaubte es ihnen, die Atemöffnungen an die Oberfläche emporzustrecken, während sie mit dem Kopf im Schlamm wühlten. *E. riparia* dagegen kam in beträchtlich tieferen Gewässern vor und war von atmosphärischer Luft abgeschnitten. In diesem Teich bei Staßfurt befand sie sich in einer Tiefe von 60—70 cm, so daß man mit dem ausgestreckten Arm kaum noch hinabreichen konnte. *E. riparia* war auch die einzige von mir beobachtete Art, die vollkommen frei auf dem Grunde eines Gewässers herum lief. Alle anderen Brachyceramaden bohren sich ein, nur die Stigmenrohre werden ausgestreckt und stellen eine Verbindung mit der Außenwelt her, z. B. Tubiferalarven.

Die Rückenzeichnung des Integuments gibt den Ephydralarven eine gute Schutzfärbung, die sie auf den Cyanophyceenrasen und im Purpurbakterienschlamm unkenntlich macht. Außerdem sind sie stets reichlich mit Diatomeen besetzt und Algenfäden oder Teilchen bleiben zwischen ihren Körperborsten hängen.

Für die Cänialarven gilt dies nicht. Zog man sie an den Atemrohren aus dem Schlamm heraus, so war ihr Körper vollkommen weiß, und leuchtend hob er sich gegen den umgebenden Untergrund ab.

3. Einfluß des Salzgehaltes, Züchtungsexperimente, Bedarf atmosphärischer Luft.

Die Frage, ob der Salzgehalt, sei es hohe oder schwache Konzentration, eine spezifische Ausprägung von Organen bedingt, lag nahe zu untersuchen. Lange konnte ich keine Anhaltspunkte finden, bis schließlich Literaturstudien an einigen Arten, die an extrem hohen Salzgehalt angepaßt waren, ein Merkmal anzeigten, das je nach Biotopsalinität variierte. Im großen Salzsee bei Utah in Nordamerika lebt *Ephydra gracilis* PACKARD (Abb. 1). Nach der Beschreibung von ALDRICH ist es eine Art, die

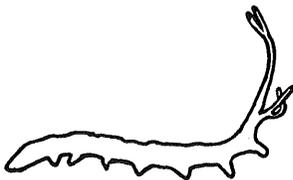


Abb. 1. *Ephydra gracilis* PACKARD
aus ALDRICH.

sowohl an hohe Salzkonzentration als auch an ein Unterwasserleben sehr gut angepaßt ist. Zahlreich leben die Larven noch an Stellen, wo schon das Salz in Kristallen auszufallen beginnt. Ebenso sind sie auch in großer Tiefe des Sees noch zu sehen. Strukturell weist diese Larve eine Eigentümlichkeit auf, die sonst an keiner anderen *Ephydra* beobachtet wurde. Das letzte 8. Abdominalsegment ist wie üblich zum Atemrohr ausgezogen worden und trägt die einziehbaren Stigmenrohre. Doch nahe seiner Basis gibt das Atemrohr 2 lange Hauttuben oder Filamente, wie Aldrich sich ausdrückt, ab. Bei einer Körperlänge der Larve von 10,6 mm beträgt die Länge des Atemrohrs 4,9 mm, jeder Endgabel 1,6 mm und jeder Basaltube 2 mm. A. schildert ausführlich die Lebensgewohnheiten der Larven von *E. gracilis*: „They do not show much dispo-

sition to keep near the surface. I could see them at a depth of two or three feet, which is as far as they could be made out on account of their delicacy (Durchsichtigkeit). They probably occur at greater depths. That they do not come to the surface to breath, seems not to have been noted in this or any other species before, but I feel confident of my prolonged observations on this point. The long tube and its filaments must funktion as a tracheal gill (Tracheenkieme). The spiracles at the tips being vestigial (rückgebildet) as the anterior pair of spiracles certainly are.“ Der Verfasser will aus seinen Beobachtungen die Ansicht ableiten, daß das Atemrohr als Tracheenkieme funktioniert. Morphologische Untersuchungen hat er nicht angestellt, sondern zieht lediglich aus der Tatsache, daß die Larven in großer Tiefe (two or three feet) zu finden sind, nicht an die Oberfläche kommen, um zu atmen, den Schluß, die Stigmen seien rückgebildet und funktionslos. Die Larven sind durchsichtig und schwer zu sehen. Er sagt, sie scheinen im Wasser überall aufgehängt zu sein, ziemlich ziellos hin und her schlängelnd. Von *E. hians* gibt ALDRICH eine ähnliche Lebensbeschreibung. Doch hat diese Larve die Analfilamente nicht.

Die Larve von *E. gracilis* zeigt in eindrucksvoller Weise wie mit steigender Salzkonzentration eine Vergrößerung der Hautoberfläche einhergeht. Die Tiere sind dann auch von atm. Luft unabhängiger und bewohnen tiefere Seen und Gräben. Während die Arten, die atm. Luft nötig haben, nur Sumpfgebiete mit dichter pflanzlicher Oberdecke besiedeln. Eine Parallele zwischen Salzgehalt und Sauerstoffbedarf ist damit auch für Ephydralarven gegeben. Nur bei hohem und höchstem Salzgehalt machen sich die Larven unabhängig von atm. Luft und besiedeln tiefere Regionen. So sagt ALDRICH für *E. hians*: „The larvae are generally found near the bottom of the water. They wriggle a good deal, but do not come to the surface for air, having become modified in the same way as *gracilis* in regard to respiration.“

Gesteigerte Hautatmung bedingt eine Vergrößerung der Körperoberfläche. Das wird durch Faltenbildungen und kuppelartige Erhebungen der Haut erreicht, auf denen die Sinnesknospen stehen. Ein meßbares Kriterium dieser Entwicklungstendenz ist das Atemrohr. Bei hohem Salzgehalt und starker Hautatmung tritt eine Verlängerung des Atemrohrs ein. In Tabelle 2 habe ich die Körpermaße einiger Ephydrapuppen zusammengestellt und das Verhältnis von Körperlänge und Atemrohr an Puppen mehrerer Arten im Vergleich zu dem Salzgehalt berechnet. Puppen sind für diese Untersuchungen besser geeignet als Larven. Die Angaben für Larven sind nie so genau wie für Puppen. An der erhärteten Puppenhaut vermag auch die schlechteste Fixierung nichts mehr zu verändern, während fixierte Larven immer etwas schrumpfen oder im Augenblick der Fixierung das Atemrohr teilweise einziehen. Man sieht aus dieser Tabelle, wie das Verhältnis der Länge von Körper zu Atemrohr sich parallel der Konzentration des Außenmediums ändert. Die an brackigem Wasser lebenden Formen haben nur ein kurzes Atemrohr. Aber je höher die Konzentration ansteigt, um so länger wird das Atemrohr.

Dabei stellt sich die interessante Erscheinung ein, daß solche Arten, die in geringem Salzgehalt leben, auch an die Oberfläche gebunden sind, während solche, die Salzreichtum vertragen, sich von der Oberfläche freimachen und in die Tiefe gehen. Die Faktoren salzarm und salzreich sind gekoppelt mit flach und tief.

Bedauerlicherweise kann die Tabelle nicht vollständiger gegeben werden, da für die meisten Arten Zahlenangaben fehlen. Ich habe alle Literatur herangezogen und nach diesen Werten durchgesehen.

Für *E. hians* SAY (= *californica* PACKARD) und *E. gracilis* (= *E. cinerea* JONES) entnahm ich die Angaben aus ALDRICH 1912, die für *bivittata* ZAVATTARI, die Werte für *milbrae* gibt JONES an; *micans* und *riparia* habe ich selbst gemessen. Für die salzarme Form *micans* ist das Puparium, von der äußersten vorderen Spitze bis zur dorsalen Falte zwischen 11. und 12. Segment gemessen, 3,25 mal länger als das gerade ausgestreckte Atemrohr + Endgabel. Das Puparium der best angepaßten Salzform *gracilis* ist nur 1,452-fach länger als beide Teile des Atemrohrs.

Tabelle 2. Verhältnis von Körperlängen und Atemrohr verschiedener Ephydrapuppen bei verschiedenem Salzgehalt. Maße in mm.

Puppen von	S ‰	Körperlänge	Atemrohr			Index
			1. Teil	2. Teil	1. + 2. Teil	
<i>E. micans</i>	6—9	5,67	1,059	0,648	1,748	3,25
<i>E. riparia</i>	9	7,29	1,919	0,943	2,85	2,56
<i>E. milbrae</i>	36	8,5	—	—	3,5	2,43
<i>E. riparia</i>	42	7,16	2,308	1,082	3,40	2,09
<i>E. bivittata</i>	65,2	6,5	—	—	3,25	2,00
<i>E. hians</i>	In Kristallen ausfallend	7,0	2,6	1,1	3,7	1,89
<i>E. gracilis</i>		8,0	—	—	5—6	1,452

Die gleiche Korrelation konnte auch für Puppen ein und derselben Art festgestellt werden. So variiert bei *E. riparia* die Atemrohlänge parallel dem Salzgehalt des Außenmediums, wie ein Vergleich der beiden folgenden Tabellen zeigt.

Tabelle 3. In einem Enteromorpha-graben des Bottsandes gesammelte Puppen. S = 9 ‰.

Körper	In Teilstrichen gemessene Länge von:			Teil des Atemrohres
	1.	2.	1. + 2.	
309	80	38	118	Index 2,56
330	100	48	148	
300	75	37	112	
319	80	42	122	
322	98	39	137	
329	87	40	127	
316	75	39	114	
320	85	41	126	
297	70	40	110	
327	84	42	126	
316,9	83,4	40,6	124,0	
in mm:				
7,29	1,919	0,943	2,85	

Tabelle 4.

Numburger Puppen aus 42 ‰:

Körper	In Teilstrichen gemessene Länge von:			Teil des Atemrohres
	1.	2.	1. + 2.	
305	95	44	139	Index 1,092
321	113	50	163	
300	110	51	161	
294	114	50	164	
320	87	43	130	
330	108	51	159	
297	90	44	134	
318	85	44	129	
319	105	49	154	
307	100	45	145	
311,1	100,7	47,1	147,8	
in mm:				
7,16	2,308	1,082	3,40	

Der Größenunterschied der Puppen von 7,29 und 7,16 mm ist ohne Bedeutung, da hier Ernährungsverhältnisse maßgebend sein können, wohl aber ist ein deutlicher Unterschied in der Länge des Atemrohres zwischen beiden Gruppen gegeben. Die 1. Gruppe hat bei einer Körpergröße von 7,29 mm ein Atemrohr von 2,85 mm, zur 2. gehört ein solches von 3,40 mm und eine Körperlänge von 7,16 mm. Die Bottsandtiere haben einen 2,56mal so langen Körper als das Atemrohr, die Numburger nur einen 2,09-fach längeren.

Züchtungsexperimente. Die gleiche Beziehung zwischen Salzkonzentration des Außenmediums und Atemrohlänge konnte auch in Züchtungsversuchen erhalten werden. Es wurden dabei die Imagines oder Eier ausgetauscht und die Larven einer Binnenlandsalzstelle mit 30‰ Biotopgehalt in einer Schale mit 4,1‰ bis zur Imago großgezogen. Umgekehrt wurden Bottsandimagines in ein Gefäß mit 30‰ zur Eiablage gesetzt und die Larven gezüchtet. Die Puppen aus 30‰ ergaben folgende Durchschnittsmaße: Länge des Körpers 5,33 mm; Länge des Atemrohres 1,78 mm + 0,92 mm = 2,702 mm. Der Index hierfür betrug 2,12. Die Puparien aus 4,1‰ dagegen hatten einen Index von 2,59 bei einer Körperlänge von 6,44 mm und einem Atemrohr von 2,48 mm. Diese Versuche beweisen, daß nicht Rassenunterschiede oder besondere klimatische Einflüsse für die Ausbildung der untersuchten Körperproportionen maßgebend sind, sondern allein der Salzgehalt. So wie sich dieser ändert, ändert sich auch die Hautausbildung bei *E. riparia*.

Bedarf atmosphärischer Luft der 3 Arten. Bisher konnte gezeigt werden, daß Ephydraarten um so mehr zur alleinigen Hautatmung übergehen, je salzreicher das Außenmedium wird. Dieser Anpassungsgrad kann so weit gehen, daß Luftzufuhr durch das Tracheensystem entbehrt werden kann. *E. gracilis* legt statt dessen neue Hautorgane an. Einige Versuche, die mit *E. riparia*, *micans* und *Cänia fumosa* angestellt wurden, zeigen, wie verschieden die Fähigkeit der einzelnen Arten ist, unter völligem Luftabschnitt ohne Tracheenatmung leben zu können. Am 21. VIII., 18³⁰^h wurden 4 *micans*- und 4 *riparia*-Larven in ein unbedecktes Glas gesetzt. Das Wasser enthielt die Konzentration der Zuchtschalen und war für beide Arten gleich. Nach 16 Stunden waren die *micans*-Larven betäubt, steif, der Körper lang ausgestreckt. Auf Anstoßen mit einer Nadel reagierten sie noch. Nach 30 Stunden waren sie alle tot, reagierten nicht mehr auf Anstoßen. Von *riparia* dagegen hatte sich nach 24 Stunden eine verpuppt. Die anderen liefen noch nach 48 Stunden vollkommen ungeschwächt im Glase herum ohne ein Zeichen einer Störung. Nach 3 Tagen hatte sich die letzte verpuppt. Die Puppen entwickelten sich auch normal bis zur Imago.

Es wurden ferner je 10 *Cänia*-Larven vom 3. Stadium und je 10 *E. riparia*-Larven in ein Glas gesetzt. Davon waren nach 7½ Stunden alle *Cänia* tot, von *Ephydra* aber zeigte noch kein einziges Tier irgend eine Schwäche.

In einem großen Aquarium mit hohem Wasserstand wurde durch 2 Durchlüfter für reichliche O₂-Zufuhr und auch Wasserbewegung gesorgt. In dieses Wasser hinein wurden mit Tieren besetzte Glasrohre, die an beiden Seiten mit Müllergaze verschlossen waren, getan. Das Wasser im Aquarium überdeckte die Rohre vollkommen. Am 17. VIII. wurden in das I. Rohr 20 *riparia*-Larven vom 3. Stadium unter Wasser gesetzt, in das II. 20 *riparia* vom 2. Stadium und in ein III. 20 *Cänia*-Larven. Die

Cänia-Larven waren am 18. VIII., nach 17 Stunden, alle betäubt, bewegten sich aber nach einigem Schütteln noch. Nach 24 Stunden waren alle tot, lang ausgestreckt und steif. In einem 4. Glase wurden am 19. VIII., 11 Uhr 12 *micans*-Larven, 3. Stadium, unter Luftabschluß gesetzt. Am 20. VIII., 8³⁰^h hatten sich 4 davon verpuppt, die übrigen lebten noch als Larven, doch schritt keine davon weiter zur Verpuppung, sondern sie starben alle im Laufe des folgenden Tages. Die 4 *micans*-Puppen sezernierten auch keine Luft ab, da sie auf frühem Stadium abstarben. Dagegen waren im I. Rohr am 20. VIII., 8³⁰^h, 1 Puppe, am 23., 11⁰⁰^h, 7 Puppen und am 1. IX. 15 Puppen. Am 7. IX. waren diese als Imago geschlüpft. Im 2. Glase waren am 23. VIII. noch 9 Larven. Die Häutung hatten die jungen Larven nur z. T. überstanden.

In einem zweiten Versuch wurden nochmals 20 *riparia*-Larven vom 2. und 3. Stadium angesetzt. Nach 5 Tagen lebten je 14 aus beiden Gläsern noch. Und hiervon gelangten je 8, also zusammen 16, zur Verpuppung. Das Schlüpfen als Imago wurde nicht abgewartet.

Die Versuche zeigen, daß die *Cänia*-Larven am wenigsten ein Leben im Wasser unter Luftabschluß aushalten. Sie sind noch am meisten auf atm. Luft angewiesen, was auch in ihrer gesamten Organisation und Lebensweise zum Ausdruck kommt.

Etwas mehr kann schon *E. micans* vertragen. Doch auch sie vermag aus dem umgebenden Wasser nicht so viel O₂ aufzunehmen, um davon leben zu können, wie das für *E. riparia* gilt.

Experimentell stellte ZAVATTARI für *E. bivittata* das Vermögen fest, im Wasser gelösten Sauerstoff zu atmen. Er setzte die Larven in ein Gefäß mit Wasser und übergoß die Oberfläche mit einer Ölschicht. Nach 15 Stunden starben alle Larven ab. Während dieser Zeit war der im Wasser gelöste Sauerstoff verbraucht worden. Aus den Schilderungen ZAVATTARIS, wie die Larven sich unter Wasser verhalten, geht auch hervor, daß die Tiere imstande sind, O₂ aus dem umgebenden Medium aufzunehmen. *E. bivittata* lebt in den Solebecken eines Gradierwerkes mit 5,3—7,75% NaCl.

Eine Eigentümlichkeit von *E. riparia* muß hier noch erwähnt werden, die man oft beobachten kann. Leiden die Larven Atemnot, im Aquarium oder auch im Freien, so setzen sie sich auf die letzten 2 Beinpaare oder halten sich damit an einem Halm fest und schlagen mit dem Vorderteil des Körpers in senkrechter Richtung hin und her. Derartige Erzeugung einer Wasserbewegung ist ja eine bei Sauerstoffmangel weit verbreitete Erscheinung, wie sie bei Egel und anderen Wasserorganismen vorkommt. Erreichen die Larven damit nicht den gewünschten Erfolg einer besseren Sauerstoffzufuhr, so werden sie langsam betäubt und ersticken. Niemals habe ich beobachten können, daß sie aktiv wandern, um bessere Sauerstoffbedingungen zu suchen. Das einzige Phänomen, das man in dieser Richtung noch deuten kann, ist das Ansammeln aller Larven an der Lichtseite in schlecht durchlüfteten Aquarien. CHIH PING glaubt, das Hochsteigen der Larven von *E. subopaca* mittels Luftblase an den Hinterstigma auf abnorme Atembedingungen des Wassers zurückführen zu können. Diese Möglichkeit muß ich aber auf Grund eigener Beobachtungen an *E. riparia* ablehnen. Vielmehr trat hier diese Luftblase nur dann auf, wenn die Tiere durch die Sonne bestrahlt wurden. Das Sonnenlicht erwärmt das Wasser und damit auch die Tiere. Dadurch dehnt sich in den Tracheen die Luft aus und tritt an den Hinterstigma heraus.

Anfänglich nur ein kleines Bläschen bildend, das durch zunehmende Erwärmung bald (20'—30') größer wird. Ist eine bestimmte Größe erreicht, so zieht diese Luft die Tiere mit in die Höhe. An der Oberflächenhaut des Wassers platzt das Bläschen und die Tiere hängen mit den 4 Chitinblättchen ihrer Stigmen an der Oberfläche des Wasserspiegels. Diese Lage scheint den Tieren aber keineswegs adaequat zu sein, denn in heftigen Krümmungen schlagen sie mit dem ganzen Körper hin und her. Nach einiger Zeit gelingt es ihnen auch, die Chitinblättchen von der Oberfläche zu lösen, und sie sinken wieder langsam nach unten. Larven, die durch irgendeine Ursache ihre Luftbläschen beim Emporsteigen verlieren, sinken wieder abwärts, ohne an die Oberfläche gekommen zu sein. Es kam häufig vor, daß mehrere Larven sich aneinander festzuhalten versuchten. Dabei stießen sie sich ihr Luftbläschen ab, sie sanken aus halber Höhe wieder ab. Man konnte dann häufig beobachten, daß noch einmal neue Luft aus den Stigmen austritt. Erlangt diese auch noch einmal die nötige Größe, so können die Tiere ein zweites Mal emporgetrieben werden.

Für den Austritt der Luft aus den Tracheen an den Hinterstigmen ist vorwiegend die Erwärmung durch Sonnenstrahlen maßgebend. Andere Faktoren spielen hierbei kaum mit, jedenfalls tritt der Effekt sowohl in sauerstoffarmen wie in O₂-reichem Wasser auf. Ob eventuell durch die Sonnenstrahlwirkung eine intensivere Gassekretion einsetzt, muß noch untersucht werden. Denselben Effekt erreicht man auch, wenn die Tiere in heißes Wasser (50° C) getan werden. Es bildet sich dann ebenfalls ein kleines Luftbläschen an den Hinterstigmen bei allen Larven.

Für die Larven ist diese Funktion des Tracheensystems eine biologisch wichtige. Sie haben so die Möglichkeit, aus sauerstoffarmer Tiefe eines Sees an die Oberfläche emporzukommen, um neuen Sauerstoff aufzunehmen. Sowohl durch die Haut dringt aus der Oberflächenschicht des Wassers neuer Sauerstoff ein als auch in das Tracheensystem, denn die Stigmen stehen jetzt mit der Luft in offener Verbindung. Wie weit noch eine Tracheenversorgung der Organe bei *E. riparia*, *E. micans* und *Cänia fumosa* stattfindet, soll im Folgenden behandelt werden.

4. Tracheensystem.

Viele Autoren stellten enge Beziehungen zwischen Salzgehalt und Atmung fest. Vergleiche an Populationen nahe verwandter Arten aus dem Meer- und Brackwasser zeigten einen größeren O₂-Bedarf im salzarmen Wasser an. REMANE hat 1934 die in dieser Hinsicht vorhandenen Angaben zusammengestellt und schreibt auf S. 67: „Einige morphologischen Befunde weisen in die gleiche Richtung. LENZ (1920) fand bei Salzwasser-Chironomidenlarven eine Reduktion der sogenannten Kiemen. MARTINI (1923) stellt sowohl durch Beobachtungen im Freien wie im Experiment auch bei Culicidenlarven eine Verkürzung der Kiemen (Tubuli) in salzhaltigem und eine Verlängerung in saurem Wasser fest. MARTINI bringt diese Beobachtungen schon in Zusammenhang mit dem Atmungsproblem. LENZ (1926) konnte bald darauf seine Befunde bei Chironomidenlarven erweitern. Zwar steht der experimentelle Beweis für die Atemfunktion dieser Kiemen noch aus, vorläufig ist jedoch die Tatsache von Wichtigkeit, daß nicht nur im Salzwasser, sondern auch in O₂-reichen Gebieten des Süßwassers eine Verkürzung der „Kiemen“ bis zum Schwund auftritt. Einen Parallellfall publiziert THIENEMANN (1928) für die Hydracarinae. Die Süßwasserarten besitzen sämtlich ein wohlausgebildetes Tracheensystem für die Aufnahme des im Wasser gelösten Sauerstoffs, den marinen *Pontarachna*- und *Litarachna*-Arten fehlt das Tracheensystem“. Nachdem bereits im ökologischen Teil die Abhängigkeit bzw. Unabhängigkeit der Larven vom Luftsauerstoff festgestellt wurde, ergab es sich als notwendig, das Tracheensystem näher zu untersuchen.

Der Bau des Tracheensystems von Dipterenlarven ist schon mehrfach beschrieben worden. Er ist in großen Zügen immer der gleiche. Dorsal durchziehen 2 große Längsstämme den ganzen Körper. Am Hinterende enden diese durch Stigmen. Auch am vorderen Körperteil, am Prothorax, sind noch 1 Paar Stigmen vorhanden; doch diese sind meist geschlossen und funktionslos. Nur einzelne Autoren wollen ihnen noch eine Funktion zuschreiben und halten sie für geöffnet. Diese Frage ist nebensächlicher Art. Von den dorsalen Hauptstämmen gehen in jedes Segment 2 Paar Nebenäste ab, die WAHL (1903) innere und äußere Äste nannte. Diese Namen hat man auch in der Literatur beibehalten, und ich halte mich in der Buchstabenbezeichnung ebenfalls an die WAHL'SCHE Arbeit. WAHL hat als erster am Tracheensystem von *Tubifera (Eristalis) tenax* genauestens die Versorgung der Organe mit Tracheen untersucht. Später (1930) hat GÄBLER die WAHL'SCHE Arbeit geprüft und erweitert, indem er noch die jungen Stadien, Puppe und Imago berücksichtigte. Diese beiden Arbeiten stellen die genauesten Untersuchungen des Tracheensystems der Dipterenlarven dar. Vor allem geben die Autoren auch an, was die einzelnen Äste und Zweige versorgen. Andere Autoren geben meist nur eine schematische Abbildung und Beschreibung der Tracheen, fügen aber nicht oder nur ungenau hinzu, welche Organe des Larvenkörpers eine Tracheenversorgung haben. DUNAVAN gibt 1929 noch eine Darstellung der Atmungsorgane von *Tubifera arbustorum*; doch ist das Hauptziel dieser Arbeit mehr nomenklatorisch und phylogenetisch. H. RÜHLE beschreibt 1932 das Tracheensystem von *Drosophila melanogaster* genau im Hinblick auf seine vererbungstheoretische Bedeutung. Es wurde die Variabilität der normalen Wildform und einiger Mutanten studiert. In der großen Mehrzahl der Fälle ließ sich keinerlei Verschiedenheit des Tracheensystems feststellen. Nur in einem Fall war eine Veränderung eingetreten.

Für das Tracheensystem der Larve geschah die Untersuchung an lebendem Material. Die Tiere mußten 3—4 Tage hungern, bis sie das gespeicherte Fett aufgezehrt hatten, um gut durchsichtig zu sein. Um die Puppe untersuchen zu können, wurde die Puparienhülle abpräpariert, die Haut des Puppenkörpers etwas mit geschliffenen Insektennadeln angeritzt. Unter ein Deckglas mit Wachsfüßchen in Glyzerin gelegt, waren die Tracheen nach 8—12 Stunden gut zu erkennen und zu zeichnen.

Nach den Untersuchungen an *Tubifera*, die hier zum Vergleich dienen sollen, findet die Aufteilung und Verzweigung des Tracheensystems in folgender Weise statt (vergl. Abb. 2).

Innere Äste. Von den 2 Haupt- oder Längsstämmen entspringen abwechselnd innere und äußere Äste. Die inneren Äste ziehen nach sorsal und versorgen Haut und Muskulatur. Für *Tubifera arbustorum* gibt DUNAVAN an, daß die abdominalen inneren Äste als zusätzliche Funktion noch den oberen Fettkörper versorgen. Es sind insgesamt 8 Paare vorhanden, die im Meso- und Metathorax und den 7 Abdominalsegmenten liegen. Die des Abdomens sind durch Querkommissuren verbunden.

Demgegenüber zeigt *Ephydra* nur geringe Abweichungen. Auch die meso- und metathorakalen sind durch Queranastomosen verbunden. Alle senden sie dorsal ein paar kleine Zweige zur Haut. Zu den inneren Ästen kann man auch die vordere und hintere Kommissur im Prothorax und 12. Segment rechnen. Beide sind sowohl an *Ephydra* wie an *Cänia* vorhanden. *Cänia* hat einige Abweichungen gegenüber *Tubifera* und auch *Ephydra*. Die inneren Äste sind an ihr nur in der Zahl von 6 vorhanden und befinden sich am vorderen, hell pigmentierten Teil des Tracheensystems, der nachher mit in die Puppe übergeht. Auch entsenden die thorakalen keine Kapillaren aus, wie aus Fig. 3 ersichtlich ist.

Äußere Äste. Ventralwärts oder nach außen zweigen 10 Paare von Tracheenästen ab. Jeder dieser äußeren Äste teilt sich nach WAHL in je 3 Äste, in die Hautmuskulatrachee, die auch die Bauchganglienkeite versorgt, die Darmtrachee und die Fett-

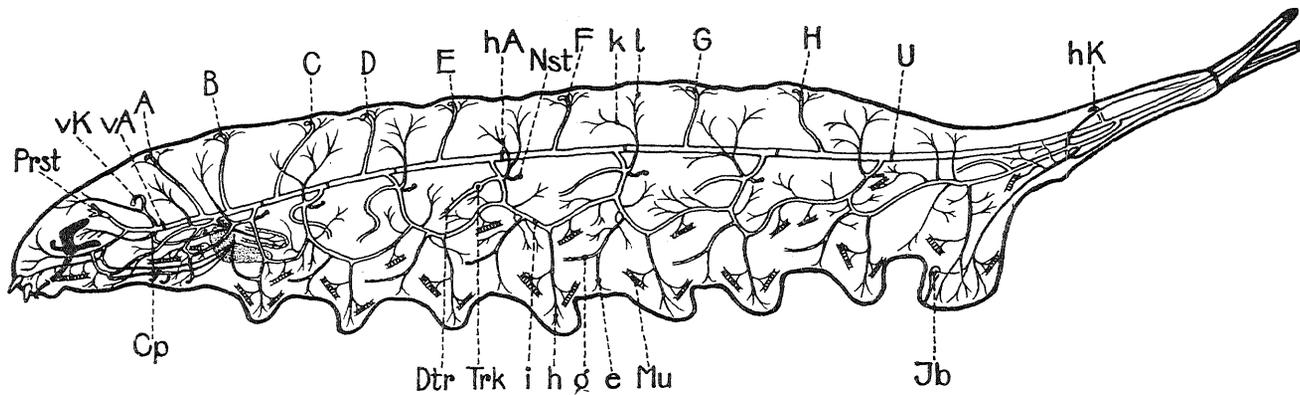


Abb. 2. *E. riparia*; 3. Stad. Tracheensystem, äußere und innere Äste der linken Hälfte. A—H innere Äste. Cp Cerebropharyngealtrachee. Dtr Darmtrachee. e ventraler Nebenzweig der Nerventr. g. h Beinr. i Längsverbindung der Hautmuskelttracheen. Ib Imaginalscheibe des Begattungsapparates. k und l dorsolaterale Nebenzweige. Nst Narbenstrang. Prst Prothorakalstigma. Trk Tracheenkörper. U Unterbrechungsring des Spiralfadens. vA und hA vordere und hintere Abbruchsstelle des Puppentracheensystems. vK und hK vordere und hintere Kommissur. Mu Muskulatur.

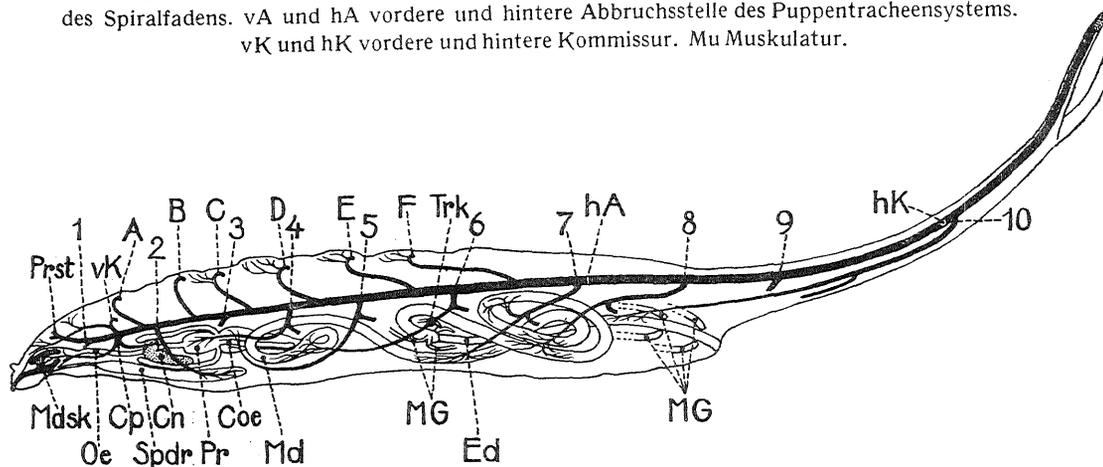


Abb. 3. *C. fumosa*; 3. Stadium, Darmkanal mit Darmtracheen und inneren Ästen A—F. 1—10 äußere Äste. Weitere Erklärungen siehe Abb. 2 und 38.

körpertrachee. Die äußeren oder ventralen Äste sind auch von einem Segment zum anderen durch Längstracheen verbunden und bilden so 2 im Zickzack verlaufende Nebenlängsstämme.

Hautmuskeltracheen. Kein Autor gibt an, welche Zweige speziell die Haut und welche die Muskeln versorgen. Doch für eine nähere Erörterung wäre gerade dieser Gesichtspunkt wesentlich. Entweder versorgt ein Ast nur die Haut oder nur einen Muskel, vor allem Bewegungsmuskel. *Cänia* und *Ephydra* zeigen in dieser Hinsicht wesentliche Unterschiede. Wir erinnern uns, daß beide Larven eine verschiedene Lebensweise haben und damit auch einen verschiedenen Bewegungsmodus. Die *Cänia*-Larve bohrt sich in mehr oder weniger festen Untergrund, am Botsand z. B. in den Vaucheriarasen, hinein. Nur die langen Stigmen ragen noch heraus und reichen bis zum Wasserspiegel. Das Einbohren kann nur durch das Zusammenspiel einer gut ausgebildeten Ring- und Längsmuskulatur zustande kommen. Die Segmente werden gleichzeitig ringförmig eingeschnürt und zusammengezogen. Auf diese Weise zwängen sich die Larven auch in festeren Boden ein. *Ephydra* zeigt nur wellenförmige Längskontraktionen, die die Haut ziehharmonikaartig zusammendrücken und so die Fußkrallen nacheinander vorwärts bewegen. Rein äußerlich mag beides gleich aussehen, doch kommt es durch eine verschiedene Muskeltätigkeit zustande.

Bei *Ephydra* werden nur 2 Hauptbewegungsmuskel mit Tracheen versorgt, erstens ist es der Muskel, der die Fußstummel bewegt. Er wird von einem Seitenzweig der im übrigen die Haut im Fußstummel versorgenden Trachee h abgegeben. Zum zweiten ist es ein segmentaler Längsmuskel, der die Haut zusammenzieht und damit bei jeder Bewegung den ersteren unterstützt. Er ist ein kleiner Seitenzweig von i.

Cänia fumosa hat zwar dieselben Zweige der Hautmuskeltracheen wie *Ephydra*, nur wird hier damit vorwiegend Muskulatur versorgt. Nicht mehr als 2 kleine Zweige aller Tracheen versorgen die Haut. Es sind dies 2 kleine Zweige der Trachee i, die zu lateralen Hautteilen gehen. Alle anderen größeren Äste wie k und l, die Fußstummeltrachee h versorgen Muskeln im wesentlichen Unterschied zu *riparia*. Die Nerventrachee g zweigt von i ab und zieht zum Bauchmark, ohne den weiteren Zweig e abzugeben. Dieser Zweig ist hier direkt verschwunden und wird auch nicht durch einen anderen ersetzt. Um auch in den Zeichnungen 2, 4 und 5 anzugeben, ob die einzelnen Tracheen Haut oder Muskelatur versorgen, sind die Muskeln durch Querstriche gekennzeichnet, um quergestreifte Muskulatur anzudeuten.

Gegenüber *Tubifera* zeigen beide Ephydrinae gemeinsame Unterschiede in der Ausbildung der Hautmuskeltracheen der Vordersegmente. WAHL schreibt, daß die Anordnung der Seitenzweige in den vordersten Segmenten variiert. Für E. und C. kann ich dies nicht behaupten. Lediglich die Trachee e, die zwischen den Fußstummeln die Haut versorgte, ist am 1.—3. äußeren Aste weggefallen. Sonst lassen sich alle anderen Teile der Hautmuskeltrachee mit denen der Abdominalsegmente homologisieren, wie Abb. 4 und 5 zeigen. Die Fußstummeltracheen h_1 — h_3 sind vorhanden. Die in den übrigen Segmenten von e abzweigende Nerventrachee g entspringt am 3. äußeren Aste von der Fußstummeltrachee h_3 und am 2. und 1. Aste von einer h entsprechenden Trachee. Ebenso sind g_1 — g_3 und k_1 — k_3 in den Thoraxsegmenten vorhanden. Geringe Abweichungen treten entsprechend den andersartigen Verhältnissen dieser Segmente auf; g_1 — g_3 sind durch Queranastomosen verbunden.

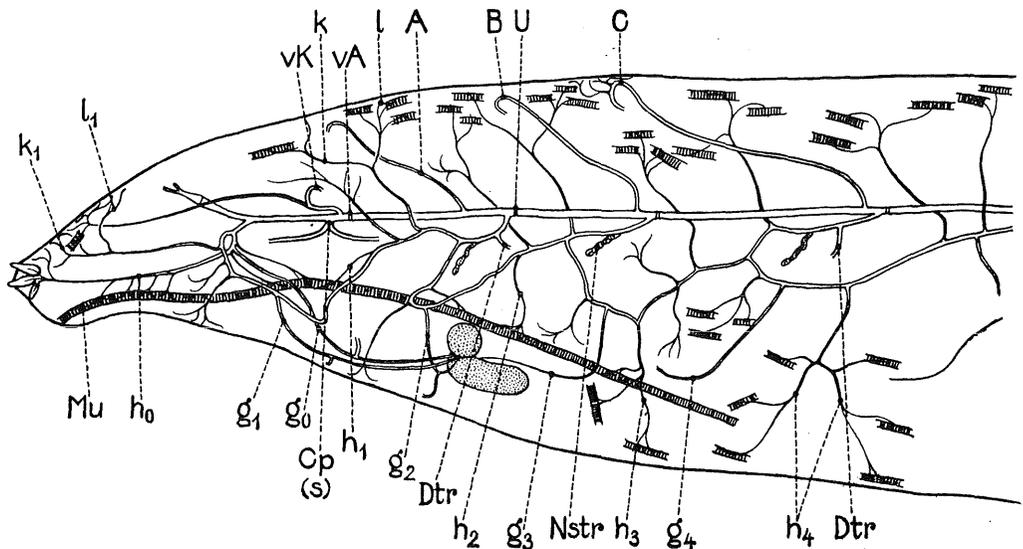


Abb. 4. Tracheensystem der ersten 5 Körpersegmente von *Cänia fumosa*. Erklärung siehe Abb. 2 u. 5.

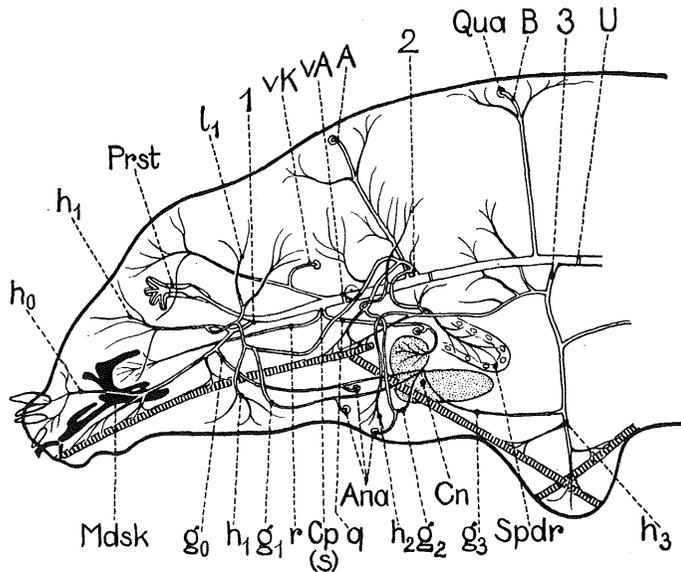


Abb. 5. Tracheenverzweigung in den ersten 4 Körpersegmenten von *E. riparia*. 1—3 äußere Äste. Cn Centralnervensystem. Cp Cerebropharyngealtr. mit den Ästen r und q. g_0 — g_3 Nervenstr., oder die entsprechenden Thorakaltr. k_1 und l_1 dorsolateraler Zweig an 1. Msk Mundskelett. Prst Prothorakalstigma. Qua Queranastomosen der linken Hälfte mit der rechten. Spdr Speicheldrüse. U unterbrechungsring des Spiralfadens. vA vorderer Abbruch des Puppentracheensystems.

Bei *Tubifera* finden sich noch eine Reihe zusätzlicher Tracheen in Meso- und Metathorax, wie K und B, die die oberen Imaginalscheiben versorgen. Die Äste f_1 und f_2 treten an die unteren Imaginalscheiben heran. *Ephydra* und *Cänia* haben aber gar keine Tracheenversorgung der Imaginalscheiben, weder im Thorax noch im Ab-

domen. Lediglich die im letzten Beinhöckerpaar gelegene Imaginalscheibe des Begattungsapparates wird von einem kleinen Zweige der Hautmuskeltrachee des 10. Astes bedacht.

Darmtracheen. Der gesamte Darmkanal wird sehr sorgfältig und regelmäßig mit Tracheen versorgt. Die Darmäste sind am stärksten entwickelt und zweigen auch als 1. der Nebenäste ab. Jedes Paar segmentaler Äste hat einem bestimmten Teil des Darmes Luft zuzuführen. In Abb. 3 sind an einer *Cänia*-Larve Darmkanal und Darmtracheen eingezeichnet. *Ephydra* und *Cänia* unterscheiden sich in dieser Hinsicht nicht. An beiden Larven haben dieselben Tracheen den jeweils entsprechenden Teil des Darmes zu versorgen.

TRÄGÅRDH gibt 1903 an, daß *Ephydra* gar keine Darmtracheen besäße. Nur vom 10. äußeren Aste sollte die Luftzufuhr für den Darm geschehen. Diese falsche Ansicht ist auch noch im Kückenthal, Handbuch der Zoologie 1936, vertreten. T. hält irrtümlicherweise die Darmtracheen für Fettkörpertracheen, was aber schon deshalb nicht zutreffen kann, da *Ephydra* und *Cänia* diese Tracheenzweige nicht besitzen.

Gegenüber den *Tubifera*-Arten unterscheiden sich aber doch die hier untersuchten Formen in einigen Merkmalen. Bei *Tubifera* ist nur am zweiten Aste die Darmtrachee weggefallen, im übrigen ist an allen äußeren Ästen eine Darmtrachee vorhanden. *Ephydra* und *Cänia* dagegen besitzen am 1., 3. und 9. äußeren Aste keine Darmtrachee oder auch nur einen Ersatz dafür. Die Verteilung der Darmtracheen am Darmkanal geschieht wie folgt.

Den Pharynx versieht die Cephalopharyngealtrachee. An *Tubifera* erfüllt diese Aufgabe die Darmtrachee des 1. Astes.

- 2 versorgt die Speicheldrüsen, an *Drosophila* nicht vorhanden;
- 3 ist nicht vorhanden, wohl aber an *Tubifera* und *Drosophila*;
- 4 bedenkt den Proventrikel und die Anfangsteile der nach vorn gerichteten 3 Coecanschläuche;
- 5 übernimmt den Chylusmagenanfang und in geringem Maße den Anfang des 4. Coecaschlauches;
- 6 hat die 1. Darmschlinge mit Endstück des 4. Blindschlauches. Die Coecaschläuche werden nur gering mit Tracheen versorgt;
- 7 versorgt den Darmabschnitt zwischen beiden Schlingen;
- 8 versieht ganz allein die große Darmschlinge;
- 9 fällt aus, ebenfalls bei *Drosophila*, aber nicht an *Tubifera*.

Dem 10. Ast ist das Rectum des Enddarmes zugewiesen, das Ileum bleibt frei von Tracheen.

Die *Tubifera*-Arten versorgen die Speicheldrüse, z. T. auch den Proventrikel und die Magenblindsäcke mit der 3. Darmtrachee, die Ephydrinae versorgen nur die Speicheldrüsen mit der 2. Darmtrachee.

Die übrigen Darmäste 4—8 entsprechen sich in beiden Gruppen. Nur am 9. äußeren Aste tritt noch einmal eine Divergenz auf. Während dieser Darmast bei *Tubifera* noch den Chylusdarm mitversorgt, fehlt er an *Ephydra* und *Cänia*. Der 10. Ast übernimmt in beiden Gruppen dasselbe Gebiet, den Enddarm.

Insgesamt betrachtet, haben wir also bei *Tubifera*-Arten eine stärkere Tracheenversorgung als an *Ephydra* und *Cänia*.

Fettkörpertracheen. *Tubifera* zeigt auch eine starke Tracheenverzweigung an den Darmanhängen wie Malpighigefäßen und Coecenschläuchen. Ebenfalls war der Fettkörper reichlich mit Tracheen durchzogen. WAHL schreibt: „die Fettkörpertracheen finden sich am 1.—10. äußeren Aste und umspinnen mit ihren Verzweigungen die großen Zellen des Fettkörpers, der in symmetrischer Anordnung die beiden Tracheenhauptstämme entlangzieht“. Die 3. bis 4. Fettkörpertracheen versorgen außer den Fettzellen noch das obere Paar der M.-Gefäße, deren blindsackartig erweiterte Anfangsteile frei von Tracheen bleiben. Die Trachee des 7. Astes versieht ausschließlich den Fettkörper, die des 8. und 9. Astes geben auch noch Äste für die beiden hinteren Malpighi-Gefäße ab. Der 10. Fettkörperast teilt sich in 2 Zweige, von denen einer nur zum Fettkörper geht, während der andere Haut und Muskelatur versorgt.

Ephydra und *Cänia* weisen nicht eine Spur dieser Äste auf. Die Fettkörpertracheen sind hier völlig in allen Segmenten weggefallen und werden auch nicht durch andere Zweige ersetzt. Fettkörper und Malpighische Gefäße bleiben völlig frei von Tracheen und müssen den nötigen Sauerstoff aus der umgebenden Leibeshöhlenflüssigkeit nehmen. Man hat verschiedentlich an anderen Tiergruppen, die im Brackwasser leben, z. B. *Culex*-Larven, beide Organe zur osmoregulatorischen Leistung heranziehen wollen. Für die Ephydrinae spricht aber der Befund gegen eine solche Annahme. Sollten die Malpighischen Gefäße eine verstärkte Aufgabe für den Wasserhaushalt des Tieres haben, so müßten sie besser gegen einen etwa eintretenden O₂-Mangel gesichert sein. Für *Tubifera arbustorum* fand DUNAVAN, daß neben den äußeren auch noch die inneren Tracheen 3—8 als zusätzliche Funktion den Dorsalteil des Fettkörpers versorgten. Die Verhältnisse an *Drosophila* sind nicht klar ersichtlich. RÜHLE bestimmt den von ihm mit c bezeichneten Ast als Fettkörpertrachee und sagt darüber aus: „Zunächst entspringt dieser Ast nach vorn unten und biegt nach hinten oben um. Unterwegs gibt er zwei kleine Äste ab. Das Ende verteilt sich völlig regellos nach hinten oben auf der Körperseite.“ Vergleicht man diese Schilderung mit den entsprechenden Stellen bei WAHL und GÄBLER und betrachtet dazu die Abbildungen, so kann man erkennen, daß RÜHLE mit Fettkörpertrachee die von WAHL festgelegte Hautmuskeltrachee k meint, die auch an *Tubifera* die Hautmuskeltrachee verläßt, ehe sich die seitlichen Längsstämme i bilden. Die von RÜHLE mit c bezeichnete Trachee versorgt demnach dieselben Regionen der Haut wie k und l an *Tubifera*, *Ephydra* und *Cänia*, so daß man zu dem Schluß kommen muß, *Drosophila* hat ebenfalls keine Fettkörpertrachee. Ob andere Zweige die Versorgung des Fettkörpers und der Malpighischen Gefäße übernommen haben, läßt sich aus der RÜHLESCHEN Arbeit nicht ersehen.

Einer besonderen Einrichtung, die *Tubifera* aufweist, muß hier noch gedacht werden, da sie von biologischem und systematischem Interesse ist. Es ist der Besitz von Darmkiemen. Nach WAHL sind es Organe, die geeignet sind, die Stigmenatmung zu ersetzen. Sie bestehen aus 20 blindsackartigen Schläuchen, welche Ausstülpungen des Enddarmes darstellen. GÄBLER konnte nach ihrer Form und Länge einzelne Arten unterscheiden. *Lonchoptera* besitzt ebenfalls diese Organe, aber *Ephydra* und *Cänia* weisen sie nicht auf.

Funktion des Tracheenkörpers. Ein kleines Organ, dem aber große biologische Bedeutung zukommt, findet sich an der 6. Darmtrachee bei *Ephydra* und *Cänia*. Der glatte Verlauf des Tracheenrohres wird hier plötzlich im oberen Drittel des Astes durch einen schwarz pigmentierten Knoten oder Wulst unterbrochen. Die spiralgige Versteifung der Trachee fehlt darin. Durch Faltung bildet die Intima einzelne Zotten aus. Nach Form und Aufbau kann es sich nur um eine Queranastomose, ein Verwachsen zweier Tracheenstücke handeln. Abb. 6 zeigt dieses Bläschen im histologischen Längsschnitt. TRÄGARDH nannte dieses Gebilde „Tracheenkörper“, dessen Funktion ihm unbekannt war. Durch einwandfreie mikroskopische Beobachtungen stellte ich aber fest, welche Aufgabe dieser Körper im Lebenszyklus des Tieres zu erfüllen hat.

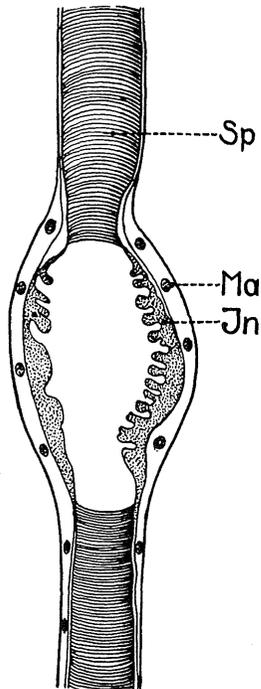


Abb. 6. Tracheenkörper von *E. riparia* im Längsschnitt. In = Intima. Ma = Matrix. Sp = Spiralfaden.

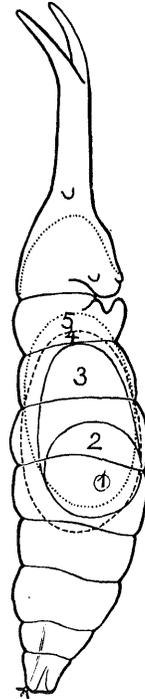


Abb. 7. *E. riparia* Puppe. Volumenzunahme der Luftblase in verschiedenen Stadien. Erklärung s. S. 283.

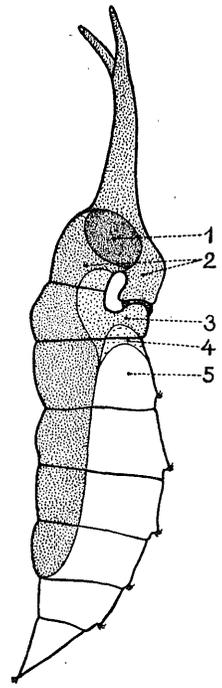


Abb. 8. *E. riparia* Puppe, einzelne aufeinanderfolgende Phasen des Luftausstoßens. Erklärung s. S. 283.

Etwa 24 Stunden nach der Verpuppung platzt einer dieser Körper, entweder der rechte oder der linke im Tier und aus dem Tracheenstumpf tritt eine kleine Luftbläschen in den Puppenleib hinein. Es platzt immer nur einer, der rechte oder der linke; der andere bleibt dabei unversehrt. Die Pupariumhaut ist zu diesem Zeitpunkt noch hell und durchsichtig, so daß man alle sich im Innern abspielenden Vorgänge gut beobachten kann. Dieses kleine Luftbläschen wächst dann rasch heran und gibt dem Tier bald soviel Auftrieb, daß es emporgehoben wird und an der Oberfläche des Wassers zu schwimmen vermag. In welchem Maße Luft im Laufe der nächsten 24 Std. sezerniert wird, darüber sollen einige Zeichnungen und Messungen Aufschluß geben.

Am 16. 10. 1936, 11⁰⁰ h: Platzen des Tracheenkörpers beobachtet. Blase 390,5 μ Durchmesser.

Am 16. 10. 1936, 19⁰⁰ h: Blase 644,0 μ Durchmesser. Puppe schwimmend.

Am 17. 10. 1936, 8³⁰ h: Blase 1,995 mm Durchmesser.

Die eingefügten Zeichnungen zeigen, wie das Wachstum der Luftblase fortschreitet.

In Abbildung 7 wurde die 2. Luftblase um 13⁰⁰ h, die 3. um 14¹⁵ h, die 4. um 14⁴⁵ h und das 5. Stadium um 17⁵⁰ h eingezeichnet vom selben Tier und am selben Tag. Nr. 1 stellt die Anfangsgröße dar, ist aber nicht gemessen worden. In Nr. 4 ist die endgültige Größe innerhalb des Puppenkörpers erreicht. An Längen- und Breitenausdehnung wurde 3,1 und 1,38 mm gemessen. Eine mengenmäßige Vergrößerung tritt jetzt nicht mehr ein, es findet nur noch eine geringe Verschiebung nach dem hinteren Körperende zu statt. Die Luftblase reicht dann bis zur Grenze des 1. Segmentes. Damit hat dieser Vorgang einstweilen seinen Abschluß gefunden, und es muß erst wieder ein anderer Prozeß soweit vorgeschritten sein, um ein neues Stadium einzuleiten.

Im Atemrohr hat währenddessen die Häutung begonnen. Sehr gut kann man sehen, wie die neu angelegte Puppenhaut langsam aus dem Atemrohr zurückgezogen wird und sich von der alten Puparienhülle löst. Auf Abb. 7 ist dieser Vorgang ebenfalls festgehalten worden und die neue Puppenhaut als punktierte Linie im 11. und 12. Segment eingezeichnet. Dorsal und ventral beginnt sie am 8. Fußhöcker sich abzuheben. Der Enddarm häutet sich ebenfalls zu diesem Zeitpunkt. Das Ausstoßen des ektodermalen Darmteiles kann man deutlich beobachten. Zeitlich im selben Grade der fortschreitenden Häutung werden auch die Tracheen gehäutet, jetzt aber passiv, d. h., sie werden nicht mit in die Puppe übernommen, sondern außerhalb im Puparium zurückgelassen. Wie bei jeder Larvenhäutung bleiben die alten Ektodermteile in der abgeworfenen Haut zurück. Die neu angelegte Puppenhaut wandert an den Tracheenhauptstämmen im Atemrohr langsam nach vorn. Eine Larvenhäutung der Tracheen fand in der Weise statt, daß die alten Tracheen an den Stigmen im 1. und 12. Segment und in den übrigen Segmenten an den Stigmenästen aus der neuen Larve herausgezogen wurden. Die Hauptstämme brechen dabei an schon vorgebildeten Stellen entzwei. Es waren das kleine weiße Ringe, in denen die spirale Versteifung fehlte, bzw. unterbrochen war. Derselbe Vorgang findet jetzt bei der Puppenhäutung statt, wenn auch in etwas abgeänderter Form. Außerdem ist damit noch ein zweiter Vorgang verknüpft, nämlich das Ausstoßen der Luft aus der Puppe in die Puparienhülle.

Durch das Zusammenziehen des Puppenkörpers wird die darin enthaltene Luft unter Druck gestellt, während draußen im Puparium ein Unterdruck entsteht. Die Luft wird deshalb bestrebt sein, in diesem Raum zu entweichen. Ist jetzt im 12. Segment die Häutung so weit fortgeschritten, daß der erste Ring durch das Zurückwandern der Puppenhaut freigelegt wird, so bricht ein Tracheenhauptstamm auseinander. Die unter Überdruck stehende Luft im Innern des Puppenkörpers tritt im selben Augenblick an dieser Stelle aus den Tracheen heraus und ergießt sich in das starre Puparium. Zunächst nur ein kleines Bläschen bildend, strömt rasch neue Luft nach, und nach etwa 20' ist alle durch diese alleinige Öffnung herausgetreten. Sie füllt vorläufig nur die dorsale und hintere Hälfte des Pupariums aus, wie Abb. 8 zeigt.

Im 12. Segment bricht immer nur ein Tracheenring auf, der andere bleibt unversehr heil, wie Abb. 9 zeigt. Ein Beweis dafür, daß nur starker Druck den ersten sprengte. Unterm Mikroskop ließen sich diese Dinge ebenfalls einwandfrei feststellen.

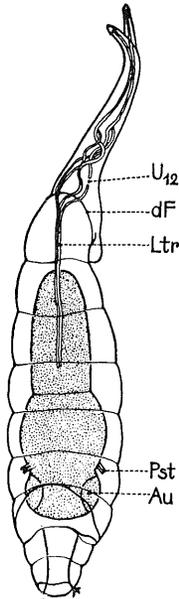


Abb. 9. Lage des Puppenkörpers im Innern des Pupariums. Au Augen. dF dorsale Hautfalte zwisch. 11. und 12. Segment. Ltr Larventr. Pst Puppenstigma. U₁₂ aufgeplatzter Ring des Tracheenhauptstammes im 12. Segment.

Im weiteren Verlauf der Häutung wird dann die Kopfpartie eingezogen. Hierdurch werden die Anfangsteile der Tracheenhauptstämme samt Abzweigungen herausgezogen. Ferner häuten sich zusammenhängend die dunkelpigmentierten Teile der Tracheenhauptstämme mit allen Abzweigungen. Einzelne Teile der in den Puppenkörper übernommenen Tracheen werden von den andern getrennt auf einem späteren Stadium gehäutet. Genaueres soll hierüber bei der Besprechung des Tracheensystems der Puppe gesagt werden. Mit dem Erscheinen der Stigmenhörner am Thorax des sich bildenden imaginalen Körpers ist die gesamte Häutung zur Puppe vollzogen.

Tracheensystem der Puppe. Nach Vollendung der Puppenhäutung tritt ein neuer Atmungsapparat in Tätigkeit. Er funktioniert für die Dauer des Puppenstadiums. Mit der im Puparium eingeschlossenen Luft steht er durch ein offenes Stigma in Verbindung. Wie bei Besprechung des Häutungsverlaufes schon erwähnt wurde, wird teilweise das larvale Tracheensystem in die Puppe übernommen. Das Entstehen vieler neuer Organe im Puppenstadium erfordert es aber, daß sie stark umgewandelt und daneben auch vollkommen neue Tracheen angelegt werden. So setzt sich das Puppentracheensystem genetisch aus 2 verschiedenen Teilen zusammen, einem ursprünglich larvalen und einem neuangelegten pupalen Teil. In welchem Grade die ursprünglich larvalen Tracheen zum Aufbau in das Puppenstadium mit verwandt werden, soll an Hand von Abb. 10 besprochen werden.

Schon an einer Larve vom 3. Stadium kann man sehen, welcher Teil des Hauptstammes später zum Hauptstamm der Puppe wird. Er ist heller pigmentiert als der degenerierende Teil und hebt sich dadurch von diesem ab. Die Intima dieses Teiles ist bedeutend dünner und elastisch-weicher als die des absterbenden Teiles. An fixiertem Material ist sie überhaupt nicht mehr zu sehen. Dieser Teil der Tracheen sieht im Alkoholpräparat vollkommen weiß aus, während man am anderen deutlich die Spiralstreifen sehen kann. Das ist ein Zeichen dafür, daß hier eine vollkommene Chitinversteifung stattgefunden hat, während am ersteren die Intima jung und dünn geblieben ist und die Chitinausscheidung nur sehr gering gewesen ist. Im gesamten Hauptstamm befinden sich 2 Abbruchstellen, an denen die Trennung zwischen bleibendem und nicht bleibendem Teil erfolgt. Die 1. Trennung geschieht vorn zwischen vorderer Kommissur und 1. inneren Ast. Die Cephalopharyngealtrachee, die vordere Kommissur und der dazugehörige Teil des Hauptstammes werden mit vollständiger Vernichtung betroffen. Der 2. Abbruch findet am Hauptstamm kurz nach der Ab-

zweigung des 6. äußeren Astes statt. Obgleich ich das Puppentracheensystem von *Cänia* nicht untersucht habe, möchte ich doch erwähnen, daß an dieser Larve der 2. Abbruch erst nach dem 7. äußeren Aste am Hauptstamme erfolgt, wie man den Zeichnungen entnehmen kann.

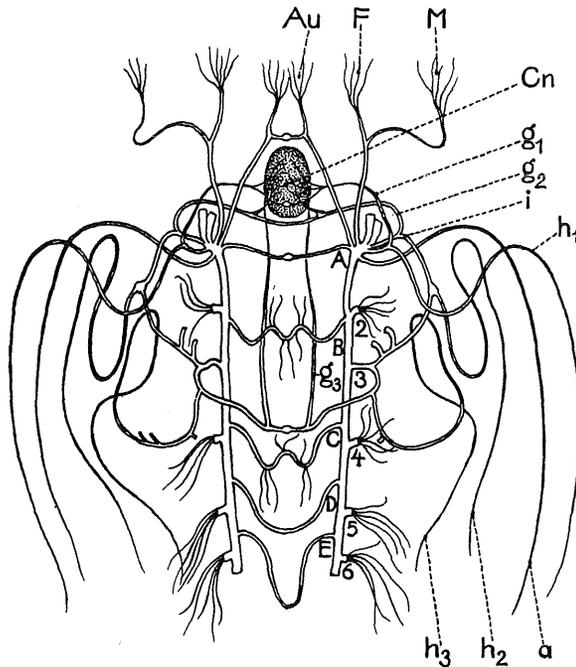


Abb. 10. Tracheensystem der Puppe von *E. riparia*. 1—6 Reste der äußeren Larventr. A—E ehemals innere Tracheen. Au, F, M Tracheen der Augen, des Fühlers und Mundes. a Flügeltr. Cn Centralnervenkomplex. g_1 — g_3 Nervenstr. h_1 — h_3 1.—3. Bein. i larvale Längsverbindung der Hmtr.

Der zwischen diesen schon in der Larve vorgebildete Teil der Hauptstämme geht unverändert in die Puppe über. Sein vorderes Ende bildet sich zum Stigma der Puppe aus, das hintere ragt frei in das Abdomen des Puppenkörpers hinein, ohne sich in Kapillaren aufzufasern oder einen sonstigen Abschluß zu haben. Die davon abzweigenden ehemaligen larvalen Tracheen werden in verschiedener Vollständigkeit übernommen. Fast unverändert gehen die in diesem Abschnitt befindlichen inneren Äste A—E in das Tracheensystem der Puppe über. Sie haben auch noch alle dieselbe Lage wie in der Larve. A entspringt genau an der Basis des Stigmenhornes, es zweigen sich keine Nebenäste davon ab. B und C sind unverändert erhalten geblieben und entsenden zahlreiche Kapillaren. D und E dagegen stellen einfache Verbindungen dar, aus denen keine Kapillaren oder andere Äste heraustreten. Von den äußeren Ästen 2—6, die in die Puppe übergehen, ist nur der 3. Ast noch ohne Unterbrechung erhalten. Bei 2 und 4 kann man noch erkennen, wie und wo die Hautmuskeltracheen mit diesen Ästen verbunden waren. Durch die nachträgliche Häutung der Darmtracheen sind aber die bindenden Zwischenstücke herausgefallen. Der 3. larvale äußere Ast hatte bekanntlich keine Darmtrachee, weshalb er noch so gut erhalten ist.

Zum Teil kann man noch erkennen, wo frühere larvale Tracheen vom Puppentracheensystem abgetrennt wurden. So sind im Anfangsstück der 3. Beintrachee (h_3) noch einige Reststummel früherer Tracheen erhalten geblieben. Das Gleiche kann man an der Längsverbindung zwischen 3. äußerem Ast und der Abzweigung zu h_2 beobachten. Hierdurch wird der Eindruck noch verstärkt, daß das Tracheensystem der Puppe nur ein vorübergehendes, notdürftig zusammengestelltes Gerüst darstellt. Von den ehemals larvalen äußeren Tracheen des 4., 5. und 6. Astes sind nur die kurzen Ansatzstummel übrig geblieben, aus denen zahlreiche Kapillaren hervorgewachsen sind. Einige Zweige der Hautmuskeltracheen sind ebenfalls noch erhalten geblieben. Die Tracheen zum 2. und 3. Beinpaar können auf larvale Fußstummeltracheen zurückgeführt werden, die davon abzweigenden Nerventracheen entsprechen dann denen der Larve. Die 2. Beintrachee h_2 wäre aus der Metathorakaltrachee h_2 hervorgegangen, während h_3 der Fußstummeltrachee des 1. Abdomens entspräche. GÄBLER führt auch die 1. Beintrachee samt ihrer Nerventrachee g_1 auf den larvalen äußeren 1. Ast zurück. Doch dieser wurde ja bei *Ephydra* aus dem Puppenkörper herausgezogen. *Ephydra* muß deshalb diese Tracheen h_1 und g_1 neu gebildet haben. Ebenso ist auch die Flügeltrachee a neu entstanden. Diese beiden h_1 und a entspringen auch nicht der alten Längsverbindung i , sondern haben mit ihr lediglich eine gemeinsame Wurzel an der Stigmenbasis. Die Flügeltrachee durchzieht den Flügel, ohne Kapillaren oder kleine Zweige abzugeben. Die Nerventrachee g_3 ist bedeutend verlängert worden, während g_2 und g_1 nach vorn gewandert sind.

Die bei *Eristalis* das Gehirn versorgende Trachee f_q zeigt *Ephydra* nicht. Die Augen versorgende Trachee q und in Verlängerung q_a führt GÄBLER auf die larvalen Äste q der Cerebropharyngealtrachee s zurück. Nach meinen Beobachtungen an *Ephydra* sind die Augentracheen vollkommene Neubildungen. Neu angelegt sind auch die Tracheen, die Fühler und Mund versorgen. Dieses Tracheenpaar ist bei *Eristalis* nicht vorhanden. Auch sie spalten sich in den versorgenden Organen in Kapillaren wie die Augentracheen auf.

Alle Tracheenäste, sowohl die neuen, wie die alten larvalen inserieren an der Basis des Stigmas. Auch die larvale Längsverbindung i sendet noch einen Zweig an die Wurzel des Stigmas ab.

Im Grundschema stimmt auch das Tracheensystem der Puppe mit dem von *Tubifera* überein. Schon am larvalen Tracheensystem konnten beträchtliche Übereinstimmungen festgestellt werden. Doch einige wesentliche Unterschiede sind vorhanden. So geschieht vor allem der Übergang der larvalen Trachee in das Puppenstadium auf andere Art und Weise als bei den bisher untersuchten Formen. *Musca* und *Eristalis*, die einzigen cyclorhaphen Arten, die untersucht wurden, scheiden keine Lufthülle aus. Sie besitzen Stigmenhörner, die durch die Puparienwand nach außen durchbrechen, und sie entnehmen so der Außenluft den nötigen Sauerstoff. *Ephydra* besitzt nur ein inneres, offenes Stigma und entnimmt der im Puparium eingeschlossenen Luft den Sauerstoff.

Einige Verschiedenheiten sind in beiden Gruppen (*Ephydra* und *Eristalis*) auch bezüglich des Aufbaues und der Entstehung der Tracheen vorhanden. Nach WAHL und WEISMANN treten an *Eristalis* und *Musca* größere Umwandlungsprozesse des Tra-

cheensystems im Puppenstadium auf. Es werden davon aber die bleibenden Tracheen in ihrer Gesamtheit und zu gleicher Zeit betroffen. Bei *Musca* bilden sich die Hauptstämme und Äste des neuen Tracheensystems durch einfachen Häutungsprozeß im Umfange des alten. Es legt sich ein neues Intimarohr um das alte herum, welches dann bei der Häutung herausgezogen wird. Nur die „haarschopfähnlichen plötzlichen Veränderungen“ (Kapillarien) legen sich neu an. Für *Eristalis* gilt: Tracheen, welche persistieren, erfahren nur eine Art Verjüngung oder Renovation, indem ihr Epithel in einen embryonalen Zustand übergeht, damit kann auch eine Veränderung der Tracheen verbunden sind. Solche Tracheen finden sich bei *Eristalis* in großer Ausdehnung. Sie stehen alle miteinander durch die seitlichen Längsstämme in Verbindung.

Zur Degeneration sind der größte Teil der Tracheenhauptstämme bestimmt, ferner alle Tracheen des 8. Abd.-Segmentes, einschließlich der mächtigen Stigmenäste, der Atemrohre und endlich alle Tracheen des Darmes und Fettkörpers.

Ephydra weist diesem Häutungs Vorgang gegenüber einige technische Sonderheiten auf. Der Häutungsablauf erfolgt bei ihr gewissermaßen in 2 Etappen. Nachdem die eine Hälfte am vorderen und hinteren Teil aus dem Puppenkörper herausgezogen ist, geht der zwischen dem 1. inneren Ast A und dem 6. äußeren Ast gelegene Teil in die Puppe über und erleidet zunächst keine Veränderung. Es bildet sich an diesem kein neues Intimarohr aus oder in der Matrixschicht sieht man Zellteilungen auftreten. Unverändert bleibt dieser Abschnitt zunächst noch einige Zeit erhalten. Erst nachdem der oben erwähnte Abschnitt sich vom Puppenkörper losgelöst hat, erfolgt am verbleibenden Tracheenabschnitt eine kurze Nachhäutung, und es werden einige Äste nach außen abgestoßen. Auch in dem nun endgültig verbleibenden Teile habe ich nicht die Ausbildung eines neuen Intimarohrs gesehen. Das alte bleibt hier für die Dauer des Puppenstadiums erhalten.

Die Abweichungen des *Ephydratracheensystems* von *Musca* und *Eristalis* liegen in der unterschiedlichen Funktion, die ihm auf Grund ökologischer Bedingungen und Aufgaben zukommt, begründet. Der larvale Anteil, der in die Puppe übergeht, sezerniert nach Eintritt der Verpuppung bei *Ephydra* Luft und zwar in kurzer Zeit eine sehr große Menge im Verhältnis zu seiner Größe. Auch nachdem die Luftblase aus dem Innern des Puppenkörpers herausgedrückt worden ist, verkleinert sich der Puppenkörper noch weiterhin, und es muß noch ein kleines Quantum Luft gebildet werden.

Um diese reichliche Arbeit leisten zu können, müssen Änderungen und Umwälzungen der Matrix vermieden werden. So kommt es, daß der in die Puppe eintretende Anteil auf einem späteren Stadium gehäutet wird. Während der Kontraktion des Puppenkörpers bleibt er noch vollkommen unversehrt und nur die vordere und hintere Hälfte wird abgetrennt. Sobald aber die endgültige Größenreduktion der Puppe erreicht ist, erfolgt die Häutung auch an diesem Abschnitt, allerdings nur mit geringerer Veränderung, wie wir bereits gesehen haben und wie es oben dargelegt worden ist.

Stigmen. Das Tracheensystem ist metapneustisch. Die beiden einzigen offenen Stigmen münden am Ende des Atemrohrs durch je 4 Öffnungen bei der erwachsenen Larve und durch je 2 bei der Larve vom 1. und 2. Stadium. Die Atemöffnungen liegen auf gabelförmigen Fortsätzen des gemeinsamen Atemrohrs. Das Integument dieser

Endgabeln ist ohne jede Beborstung. Außerdem können sie durch Muskelzug völlig eingezogen werden. Die Endstücke der Endgabeln sind braun pigmentiert. In diesen Pigmentknöpfchen findet die Aufteilung der Tracheen in 4 Äste statt.

Um ein Artmerkmal für Ephadralarven anzugeben, habe ich die Stigmenknöpfchen von *riparia* und *micans* in der Aufsicht gezeichnet, Abb. 11 und 12.

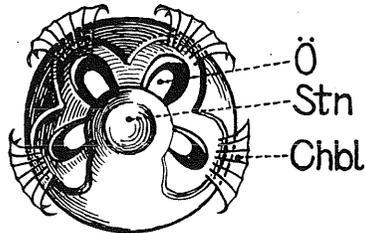


Abb. 11. *E. riparia*. Normales Stigma des 3. Larvenstadiums in Aufsicht. Chbl Chitinblättchen. Ö Öffnung. Stn äußere Stigmennarbe.

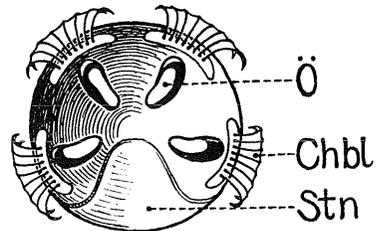


Abb. 12. *E. micans*, 3. Stadium. Stigma in Aufsicht. Erklärung wie Abb. 11.

Die 4 Öffnungen sitzen kreisförmig angeordnet auf dem in sanfter Rundung zulaufenden Stigmenköpfchen. Sie werden überragt von der Stigmennarbe. Unter jeder Öffnung inseriert ein kleines dünnes Chitinblättchen. Die Wände der Öffnungen sind nicht ganz glatt, besitzen aber auch keinen Verschuß oder Hilfsvorrichtungen, wie sie z. T. von anderen Dipterenlarven beschrieben werden. Wie schon die Abbildungen erkennen lassen, können einzelne Strukturen zur Artdiagnostik verwandt werden. Am Stigmenköpfchen von *E. raparia* ist die Stigmennarbe durch eine ringförmige Erhebung abgegrenzt. Im Innern dieses Ringes liegt eine flache Mulde. Die gesamte Narbe wölbt sich ebenfalls noch kaudalwärts zu. *E. micans* besitzt eine gleichmäßig gewölbte kuppelförmige Narbe ohne Ring und Mulde. Für *micans* ist ferner charakteristisch, daß die Ränder der 4 Öffnungen in gleicher Höhe mit ihrer Umgebung liegen. Die Chitinblättchen inserieren in kleinen grubenförmigen Vertiefungen von ellipsoider Gestalt. *E. riparia* bildet diese Strukturen anders aus, wie die Abb. 11 deutlich zeigt. Die Stigmenöffnungen liegen in flachen Vertiefungen, die derart ausgebildet sind, daß sie auf halber Höhe der Öffnungen zusammentreffen. In 3 stumpfen Winkeln ragt der dunkelpigmentierte Chitinüberzug des Köpfchens in diese Vertiefungen hinein, die in Seitenansicht als ovale Fenster erscheinen. Die Ränder der Öffnungen wölben sich in ihnen wieder etwas auf, was bei *micans* nicht der Fall ist. Unterhalb jeder Öffnung an der Basis des Fensters, steht das Chitinblättchen. Die in Zahlen angegebenen Größenunterschiede des Köpfchens siehe unter Entwicklung nach.

Vorderstigmen. Die Prothorakalstigmen der erwachsenen Larve setzen sich aus mehreren kleinen Hörnchen zusammen, deren Zahl bei *E. riparia* 2—5 beträgt. Sehr häufig findet man 3 und 4, seltener 2 und 5. Für *E. micans* beträgt die Zahl der Hörnchen ebenfalls 3 bis 4. An *Cänia* habe ich ausschließlich nur 2 gefunden. Es handelt sich wie bei vielen untersuchten Fliegenlarven um geschlossene Stigmenhörner deren Kammern mit Chitinfilz ausgekleidet sind. Ein dünnes Hautblättchen liegt über den einzelnen Öffnungen.

Stigmenregeneration. Die Ephydralarven regenerieren leicht mechanische Verletzungen. Alle Körperteile waren imstande, geringe Wunden, die durch einen Nadelstich, Quetschungen oder dergleichen hervorgerufen wurden, in kürzester Zeit zu verschließen und auszuheilen.

Besonders eindrucksvoll ließ sich die Fähigkeit der Tiere, Defekte auszuheilen, an den Endgabeln des Atemrohrs demonstrieren. Unter günstigen Umständen kam es hier nach Abschneiden eines Stigmenköpfchens zur Neubildung eines völlig normalen 2. Stigmas. Meist kam es allerdings nur zu einem bloßen Wundverschluß, der aber völlig genügte, um das Eindringen von Wasser in das Tier zu verhüten. Auch verpuppten sich Tiere, denen beide Endgabeln halb abgeschnitten worden waren, nach Ausheilen der Wunde völlig normal und schlüpften als Imago. Die Operationen wurden nur an Larven vom 3. Stadium ausgeführt. Im Folgenden soll der Verlauf einer solchen Operation im einzelnen besprochen werden.

Mit einer scharfen Schere wurden unter dem Binokular ein oder zwei Stigmen abgeschnitten. Selbst nach Verlust von 2 Stigmen vermochten die Tiere immer noch, die Wunden auszuheilen und in kürzester Zeit zu verschließen. Ein Anschneiden des nicht einziehbaren Teiles vom Atemrohr hatte nach einiger Zeit den Tod der Larve zur Folge. Sie bildeten zwar noch einen Wundverschluß aus, der offenbar aber nicht mehr ausreichte, um die Tiere genügend gegen eindringendes Wasser zu schützen. Es war im übrigen gleichgültig, ob die Schnittfläche geade oder schief war. Das Ausheilen der Wunde fand in gleicher Güte statt. Bereits eine Stunde nach der Operation war ein schmaler brauner Kranz um die Wunde herum sichtbar, der schnell nachdunkelte und dicker wurde. In vielen Fällen verlief der Heilungsprozeß in der Weise, daß überhaupt keine Verbindung zwischen Wundverschluß und Trachee mehr bestand. Die Trachee bildete in diesen Fällen einen eigenen Wundverschluß aus, ohne mit dem des Atemrohrs zu verwachsen. Diese Tiere lebten ohne Schädigung weiter. Sie verpuppten sich und gelangten auch zum Schlüpfen als Imago. Abb. 13 zeigt einen derartigen Fall 8 Tage nach der Operation. Die Tracheenenden liegen in den Endgabeln der Atemrohre. Doch in dieser Hinsicht traten noch andere Modifikationen auf. Die Enden der Tracheenhauptstämme bekamen eine andere Lage. Sie zogen sich aus den Endgabeln zurück oder wurden umgebogen und kamen in den Körper zu liegen. Beides zusammen trat an ein und derselben Larve auf. Drei Tage nach der Operation bot sich folgendes Bild: beide Stigmenrohre hatten nur Wundverschluß. Die Tracheenäste waren nicht damit verbunden. Das eine Ende war in den ersten gemeinsamen Teil des Atemrohres zurückgezogen worden und war in derselben Länge wie das Atemrohr zusammengefallen und luftleer. Der andere Stamm war nach vorn umgeklappt und lag mit der Spitze im 6. Segment. Weitere drei Tage später hatte sich dies Tier verpuppt. Die Tracheen hatten in der Puppe noch dieselbe Lage und der Puppenkörper hatte sich schon gehäutet.

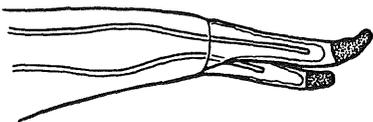


Abb. 13. *E. riparia*. Beide Stigmen abgeschnitten. Tracheenenden nicht mit dem Wundverschluß verwachsen.

Eine 2. Larve desselben Versuches wies nach drei Tagen folgende Diagnostik auf: beide Stigmen waren abgeschnitten worden. Das Ende des einen Astes war nach vorn

umgeschlagen bis zum 7. Abdominalsegment, aber trotzdem noch in voller Länge luftgefüllt. Das andere Ende war mit dem Wundende der Endgabel verbunden, aber luftleer bis zum 8. äußeren Aste. Das Tier lebte noch ohne sichtliche Schädigung. Verlauf der Wundabschluß nicht vollständig, so zeigten die Tracheen luftleere Strecken und kollabierten zum Teil.

Aus einem 2. Versuch bot eine Larve nach sieben Tagen folgende Erscheinung. Ein Tracheenhauptstamm war nach vorn bis zum 8. äußeren Ast luftleer, ebenfalls die Darmtracheen des 10. Astes. Die von letzterer abzweigende Hautmuskeltrachee war luftgefüllt und nur an der Abzweigungsstelle ein kurzes Stück luftleer. Auch die 9. äußere Trachee war im Anfangsteil ohne Gasinhalt. An einer 2. Larve desselben Versuches war ein Hauptstamm bis zum 6. äußeren Ast vollkommen luftleer und am vorderen Teil nur stellenweise luftgefüllt, die 10. Darmtrachee luftleer, ebenfalls die übrigen Darmtracheen bis zur 6. einschließlich. An den Abzweigungen zum 5. und 4. äußeren Ast war auch der Hauptstamm luftgefüllt. Die Längsstämme *i* waren an einigen Stellen unterbrochen, d. h. es waren luftleere Strecken darin. Von den abzweigenden luftleeren Darmtracheen waren nur die direkt am Darm sitzenden Kapillaren und Zweige mit Luft gefüllt. Larven, die in so mangelhafter Weise die Wunden zu schließen vermochten, starben nach einiger Zeit ab.

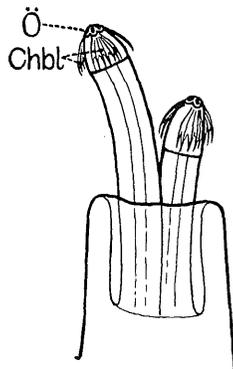


Abb. 14. 1 Regeneriertes Stigma an *E. riparia*. Vergleiche mit Abb. 11 u. 15.

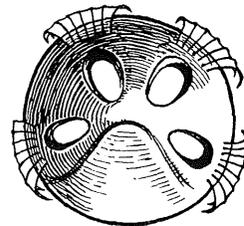


Abb. 15. Dasselbe Stigma von Abb. 14 in Aufsicht.

Wie zu erwarten war, heilten die Wunden an Larven, denen nur ein Stigma abgeschnitten worden war, besser. Aber es kam auch hier vor, daß die Trachee nicht wieder mit dem Wundepithel verwuchs, sondern sich selbst mit einem kleinen Chitinköpfchen innerhalb des Körpers verschloß. Solche Tiere waren volllebensfähig, gelangten zur Verpuppung und zum Schlüpfen. Verwuchs Trachee und Wunde gemeinsam, so bildete sich in verschiedenem Grade der Vollständigkeit ein neues Stigmenköpfchen aus. Meist brachen zwar keine Öffnungen der Tracheen nach außen durch die Chitinschicht hindurch, in einigen wenigen Fällen gelang aber auch diese Möglichkeit. Die Abb. 15 zeigt in Aufsicht ein regeneriertes Stigma an einer Larve, der ein Stigma abgeschnitten wurde; Abb. 14 zeigt das Stigmenpaar in Seitenansicht. Mit allen strukturellen Einzelheiten ist hier ein neues Stigma nachgebildet worden. Wie normal sind 4 Öffnungen vorhanden, ebenso

inserieren darunter 4 Chitinblättchen. Nur die Stigmennarbe ist anders als bei einem normalen Stigma des 3. Stadiums. Der äußere Chitinring fehlt daran. Die Narbe ist einfach kuppelförmig gestaltet. Das ganze Gebilde ähnelt dadurch einem Stigma von *E. micans*. Es hat hier also nicht nur ein Wundverschluß und Ausheilung stattgefunden, sondern eine vollständige Regeneration eines verlorengegangenen Teiles des Larvenkörpers.

CHIH PING untersuchte die Biologie von *E. subopaca*. Er schreibt darüber, daß die Larve mechanische Einflüsse in keiner Weise vertragen kann. „The larva has been found incapable of regenerating any part lost from its prolegs or caudal process.“ Ich habe zu meinen Versuchen nur *E. riparia* benutzt. *Cänia fumosa* wurde nur einmal in einigen wenigen Exemplaren zu gleichen Versuchen herangezogen. Von 6 *Cänia*-Larven des 3. Stadiums, die am 17. 8., 18⁰⁰^h behandelt wurden, waren am 20. 8. 4 gestorben und am 23. waren auch die übrigen tot, obgleich die beiden einen Wundverschluß gebildet hatten und die Tracheen damit verbunden waren. *Ephydra*-Larven hatten einen solchen Ausfall und so hohe Sterblichkeitsrate niemals, und man kann aus diesem Resultat schließen, daß *Cänia* in sehr viel geringerem Maße die Schädigungen vertragen konnte. Am 6. 9. 1937 wurden 20 *Ephydra*-Larven im 3. Kleid, teils ein, teils beide Stigmen abgeschnitten. Am 13. 9. lebten davon noch 13 Puppen und 4 Larven, insgesamt 17 Tiere. Nur 3 Tiere hatten die Operation nicht überstanden.

Die Resektionsversuche illustrieren die Befähigung der Larven zur Besiedlung von Biotopen mit extremen Lebensbedingungen. Mechanische Verletzungen konnten weitgehend vertragen und ausgeheilt werden. Die Haut vermag sich wirksam gegen eindringendes Wasser abzuschließen. Eventuell eingedrungenes Wasser wird schnell wieder aus dem Körper heraustransportiert, bevor es schädlich wirkt.

5. Osmotische Druckmessungen.

Messungen und Untersuchungen ergaben bisher, daß das Außenmedium auf die Ausbildung der Haut und die Länge des Atemrohres einen Einfluß ausübt. Weiterhin war festgestellt worden, daß auch ein kurzdauerndes Eindringen von Wasser in das Körperinnere nach Verletzungen keine Schädigung verursacht. Bei Besprechung des biologisch-ökologischen Teils war darauf hingewiesen worden, daß *Ephydra*-Larven an vielen Stellen des Binnenlandes und an der Küste mit großer Schwankungsbreite des Salzgehaltes vorkommen. Umsetzungen von Larven aller Stadien innerhalb beträchtlicher Salzstufen wurden ohne geringste Schädigung überstanden. In folgenden Versuchen wurde die Beziehung zwischen Innenmedium und Außenmedium festgestellt. Zu diesem Zwecke wurde die Konzentration der Leibeshöhlenflüssigkeit mittels der BARGERSchen Methode bestimmt. A. CLAUS bespricht in seiner Arbeit über Wasserwanzen (Zool. Jahrb. Bd. 58, 1937) die Methode theoretisch und technisch eingehend und gibt hierfür eine genaue Arbeitsanleitung. Im Prinzip handelt es sich um einen Vergleich der Dampfdrucke zweier Lösungen, von denen bikonkave, linsenartige Tropfen in ein Kapillarrohr gebracht werden. „Ein Unterschied der Dampfdrucke verursacht wechselseitige Veränderungen in der Größe der Tropfen, und dies wird mit Hilfe eines Okularmikrometers beobachtet.“ (BARGER aus CLAUS.) Von diesen

beiden Lösungen ist die eine von bekannter Konzentration. Zwischen beiden besteht nun die Beziehung, daß der Tropfen von der höheren Konzentration einen niedrigeren Dampfdruck hat, und daß in isothermer Destillation Lösungsmittel vom Tropfen mit höherem Dampfdruck, also niedrigerer Konzentration, zur konzentrierteren Lösung hinüberwandert, und daß dieser Tropfen deshalb an Volumen zunimmt. Es werden mehrere kleine Tropfen von abwechselnd bekannter und unbekannter Konzentration in ein Kapillarrohr eingeführt, dieses an beiden Enden vorsichtig zugeschmolzen und dann die Volumenänderung der Tropfen nach 18—24 Stunden direkt gemessen. Eine 0,60 molare Lösung diente als Ausgangskonzentration. Sie war durch Abwiegen von 18,57554 gr. reiner, kristallinischer Borsäure und Auflösen in einem Titrierkolben von 500 ccm Inhalt hergestellt worden. Aus dieser einmaligen Lösung wurde für weitere Konzentrationsstufen abpipettiert. Das Verdünnen geschah mit Leitfähigkeitswasser.

Alle Messungen wurden an Larven des 3. Stadiums ausgeführt. Es standen mir Larven aus verschiedenen Biotopen zur Verfügung. Auch wurden im Institut gezüchtete Tiere verwendet.

Im selben Salzgehalt hatten alle Larven einen gleichen Innendruck, auch wenn sie aus verschiedenen Biotopen stammten. So hatten Botsandtiere aus 6‰ Biotopmedium, in eine Konzentration von 30‰ gesetzt, den gleichen Innendruck wie Tiere, die der Numburger Quelle mit einem Salzgehalt von 42‰ entstammten. Umgekehrt verhielt es sich genau so. Auch Numburger oder Oberröblinger Tiere hatten in 6‰ einen Innendruck, der den hierfür zuständigen Tieren entsprach. In zahlreichen Versuchen habe ich das genügend geprüft, und es erübrigt sich, die Ortsangabe des Materials gesondert zu nennen. Rassenmäßige Unterschiede des Materials zwischen den geographischen Gebieten bestanden nicht.

Zum Gewinnen der Körperflüssigkeit wurde den Tieren am Pro- oder Metathorax ein dorsales Hautstück abgeschnitten. Die austretende Hämolymphe wurde in einer dickeren Kapillare aufgefangen. Vermöge der Adhäsionskraft stieg die Flüssigkeit in der Kapillare von selbst hoch. Mit der gewonnenen Flüssigkeit wurden dann die eigentlichen Meßkapillaren gefüllt. Meist reichte sie für 6—10 Kapillaren, die sofort nach dem Aufkleben auf die Glasplatte unter Wasser gemessen wurden. Nach dem 2. Ablesen der Tröpfchengröße wurde für jeden Tropfen die Zu- oder Abnahme berechnet und die Differenz zwischen Körper und Vergleichsflüssigkeit addiert.

Ein Vergleich der Volumenänderungen gab den Entscheid über die Stärke der Konzentrationen. Tabelle 5 soll veranschaulichen, wie die Berechnung ausgeführt wurde.

K bedeutet Körperflüssigkeit und V die Vergleichskonzentration der Borsäurelösung. In der rechten Spalte der Tabelle sind die Gesamtänderungen der Volumina aller Tropfen eingetragen worden. Die Hämolymphe des Tieres ist bei 0,31 molar stärker als die Borsäure: $T > B$, oder bei 0,32 und 0,33 molar schwächer als Borsäure: $T < B$.

Tabelle 5. *Ephydra riparia* in 27,59‰ gezüchtet. Ablesung erfolgte.

		Anfangs- und Endvolumen der Tröpfchen			
0,31 molar	K 71	71,9	+0,9	Tier = +3,1	
	V 68	70	+2,0	Bors. = +2,3	
	K 63,3	65,8	+2,5	mithin	
	V 92	92,3	+0,3	T > B	
	K 62	61,7	-0,3		
0,31 molar	K 48,4	49,4	+1,0	Tier = +3,1	
	V 87	88,5	+1,5	Bors. = +1,7	
	K 70,9	72,5	+1,6	mithin	
	V 76	76,2	+0,2	T > B	
0,32 molar	K 85	85,5	+0,5		
	K 70,6	69,5	-1,1	Tier = -2,1	
	V 100	101,5	+1,5	Bors. = +2,1	
	K 49,2	49	-0,2	mithin	
	V 80,4	81	+0,6	T < B	
0,33 molar	K 62	61,2	-0,8		
	K 70,1	69,2	-0,9	Tier = -2,6	
	V 72,8	74	+1,2	Bors. = +2,2	
	K 57,8	57,1	-0,7	mithin	
	V 66,5	67,5	+1,0	T < B	
	K 42	41	-1,0		

Es ergibt sich also für den Innendruck ein Wert, der zwischen 0,32 und 0,31 molar liegt.

Für jedes beliebige Außenmedium lag die Molarkonzentration der Tiere bei einem bestimmten Wert fest. Individuelle Schwankungen innerhalb einiger Molaritätsbereiche gab es nicht. Die Tiere reagierten alle gleichmäßig.

In folgenden Salzstufen wurde die Bestimmung der Molarkonzentration erwachsener Larven von *E. riparia* vorgenommen.

Tabelle 6.

Außenmedium	Moläquivalent	Gefrierpunkts- erniedrigung	
		Δa	Δi
2 ‰	0,22 molar	-0,108	-0,407
4 ‰	0,24 „	-0,244	-0,444
6,5 ‰	0,24 „	-0,320	-0,444
7,09 ‰	0,29 „	-0,373	-0,524
8 ‰	0,30 „	-0,427	-0,545
9,27 ‰	0,30 „	-0,480	-0,545
11 ‰	0,31 „	-0,587	-0,56
14,93 ‰	0,315 „	-0,802	-0,569
17 ‰	0,30 „	-0,910	-0,545
20 ‰	0,315 „	-1,074	-0,56
27,59 ‰	0,31 „	-1,460	-0,56
32 ‰	0,31 „	-1,740	-0,56
36 ‰	0,315 „	-1,967	-0,569

Die angegebenen Salzgehalte wurden aräometrisch bestimmt und nach der Hydrographischen Tabelle von M. KNUDSEN (1901) umgerechnet.

Die dazu verwandten Tiere entstammten folgenden Biotopen:

Zu 2 und 4‰ der Salzstelle bei Oberröblingen mit 28—30‰.

Zu 6; 6,5; 7,09; 8 und 11‰ war aus dem Bottsandgraben gesammelt worden.

Zu 9,27; 14; 20 und 27,59‰ wurden im Institut aus Bottsandtieren gezüchtet;

27,59 ist die Stammlösung, in der die Larven heranwuchsen.

Je nach Bedarf wurden sie umgesetzt und nach 4—5 Tagen gemessen. Um jede Fehlerquelle zu vermeiden, wurde absichtlich die lange Zeitspanne gewählt. Hungertiere wurden in keinem Versuch verwendet, sondern die Tiere bekamen auch während der Versuche Mytilusfleisch zu fressen und wurden in Gläsern gehalten, deren Wände mit Cyanophyceen bewachsen waren.

Zu 32 und 36‰ sind wieder Tiere aus ganz verschiedenen Stämmen genommen worden. Einmal Bottsandtiere, in größerer Anzahl aber auch Larven aus den Quellen von Oberöblingen und Numburg in Mitteldeutschland.

Die Konzentration der Moleküle eines gelösten Stoffes ist proportional der Erniedrigung des Gefrierpunktes des Lösungsmittels, in unserem Falle des Wassers. Je konzentrierter eine Lösung ist, desto niedriger ist ihr Gefrierpunkt, so daß sich zwei Lösungen in ihrer Konzentration nach dem Gefrierpunktswert vergleichen lassen.

Die beiden rechten Spalten in Tabelle 6 (S. 293) zeigen, wie sich die Gefrierpunktserniedrigung des Außenmediums Δ_a zum entsprechenden Wert des Innenmediums Δ_i verhält. Trägt man die entsprechenden Werte für das Innen- und Außenmedium in der Spanne von 2—36‰ in einer Kurve ab, so erhält man folgenden Überblick in Abb. 16.

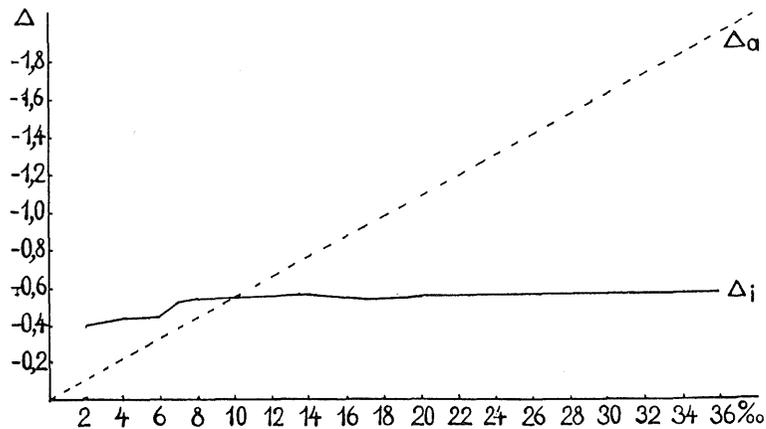


Abb. 16. *Ephydra riparia*. FALLEN im 3. Kleid. Abhängigkeit der Hämolymphe vom Außenmedium
 ————— = Hämolymphe. - - - - - = Außenmedium. x Achse = ‰, y Achse = Δ -Werte.

Es besteht weitgehend Konstanz der Molarkonzentration des Blutes von 7‰ nach 36‰. Nur von 6,5‰ abwärts ist eine geringe Abnahme der Konzentration der Hämolymphe zu verzeichnen. Aus dem geraden Verlauf der Kurve für den Innendruck kann man schließen, daß die Larve von *E. riparia* eine homoiosmotische Hämolymphe besitzt, innerhalb der untersuchten Außenkonzentration von 2—36‰. Ab 6,5‰ sinkt sie etwas ab, um bis zu 2‰ wieder fast gerade zu verlaufen. Die Molarität beträgt für 6,5‰ 0,23 molar und fällt noch bis zu 0,22 molar.

Am Schnittpunkt der beiden Kurven von Außen- und Innenmedium bei 11‰ steigt der Innendruck noch einmal leicht an, d. h. schon bei 14,93‰ setzt dieser Anstieg ein. Die Molarität beträgt für 14,93‰ 0,315 molar und für 11‰ 0,31 molar. Unterhalb von diesen Außenwerten gleitet die Innenkonzentration dann langsam ab. Für 9,27‰ gilt nur noch 0,30 molar. Das Tier ist jetzt zum Außenmedium hyperotonisch, hat also eine höhere Konzentration der Hämolymphe als das Außenmedium. Für 9,27‰ gilt nur noch 0,30 molar, für 8‰ besteht derselbe Wert, für 7,09‰ konnte 0,29 molar festgestellt werden, doch von 7,09 nach 6,5‰ hat ein stärkerer Abfall stattgefunden, von 0,29 molar ist die Hämolymphe auf 0,24 molar gesunken. Trotzdem werden im Freien die Tiere auch noch bei dieser Konzentration in voller Entwicklung angetroffen. Es tritt also bei dieser geringen Konzentration noch keine Schädigung ein. Für 4‰ gilt auch noch dieselbe Molarität wie für 6,5‰, doch habe ich bei dieser Salzstufe keine *E. riparia*-Individuen im Freien finden können. 2‰ besitzt eine Molarität von 0,22. Oberhalb von 11‰ ist die Hämolymphe hypotonisch zum Außenmedium. Für 36‰ beträgt die Molarkonzentration der Borsäure 0,315. Der Δi -Wert liegt hier weit unterhalb des Δa -Wertes.

Für 17‰ ist im hypotonischen Teil der Kurve nochmals ein kleiner Abfall gegenüber 14 und 30‰ zu verzeichnen. Der Innendruck beträgt nur 0,30 molar. Doch ist diese Senkung nur sehr gering, wie man auch an Hand des Δ -Wertes feststellen kann.

Betrachtet man die Kurve des Innendruckes insgesamt, so ist die Konzentration der Hämolymphe auffallend niedrig. Doch bei Tieren, die von Süßwasserformen abstammen, ist diese Tatsache nur zu erwarten und nicht weiter verwunderlich. *Ephydra* erweist sich mithin auch in physiologischer Eigenschaft als euryhalines Salzwassertier und bestätigt damit die ökologischen Befunde.

Regulationsmechanismen machen das Tier innerhalb der Schwankungen der Außenkonzentration homoiosmotisch, zumindest von 7–36‰. Erst ab 6,5‰ tritt ein geringer Abfall, aber keine Poikilosmie ein. Die Kurve des Innendruckes verläuft von 6,5‰ bis 2‰ ebenfalls fast gerade und nicht parallel der Außenkonzentration.

Zieht man weiterhin die ökologischen Daten zur Erklärung der physiologischen Verhältnisse heran, so kann man die Schlußfolgerung ziehen, daß die Hautblockade der primäre Schutz des Tieres gegen Außeneinflüsse ist. Die Abdichtung der Haut muß ohnehin sehr gut sein bei Tieren, die mit einem so geringen Innendruck in stärkstem Salzwasser leben. Überdies scheint es dem Tiere geringere Schwierigkeiten zu bereiten, in Salzwasser zu leben, als sich vielmehr gegen Süßwasser zu schützen. Wir sahen, daß sich die Haut immer mehr aufweitete und ihre Oberfläche vergrößerte, je salzreicher das Außenmedium wurde. Selbst bei ein und derselben Art fand dieser Vorgang statt, entsprechend verlängerte sich das Atemrohr. Parallel mit dieser Erscheinung trat bezüglich der Arten eine steigende Unabhängigkeit vom Luftsauerstoff und das Vorkommen in faulenden, alkalischen Gewässern ein. Entsprechend den euryhalinen Meerestieren, die beim Übergang in das Brack- und Süßwasser sauerstoffreiche Biotope aufsuchen, nehmen die aus dem Süßwasser stammenden *Ephydra*-Arten sauerstoffarme, aber salzreiche Gebiete auf.

Dominierende Regulationstätigkeit ist die Aufrechterhaltung größtmöglicher Hautimpermeabilität gegen Salz. Erst in zweiter Linie kommt eine Exkretion über den Enddarm in Betracht.

Je nach der Außenkonzentration ändert sich auch die Permeabilität der Haut und stellt sich danach ein. Hierfür sprechen folgende Befunde: Eine Anzahl Larven wurden aus 30‰ Stammlösung nach 20‰ umgesetzt. Die Messung des Innendruckes in verschiedenen Zeitabständen ergab folgende Werte:

Tabelle 7.

Für 30‰ ist der Innendruck gleich 0,315 molar				
In 20‰ ist der Innendruck				
nach 6 Stunden		<0,32	und	<0,31 molar
„ 10 „		>0,26	„	>0,29 „
„ 12 ¹ / ₄ „		<0,31		„
„ 24 „		>0,30	„	>0,31 „
„ 47 „		=0,31		
		und		>0,30

Schon dieser Versuch zeigt, daß die Haut auf eine bestimmte Konzentration des Außenmediums eingestellt ist. Ändert sich diese plötzlich, so erfolgt im Innenmedium ein allerdings nur sehr geringes Schwanken. Von 0,315 molar sinkt die Hämolymphe auf 0,305 molar herab. Diese Spanne ist gegenüber der beträchtlichen Stufe von 30 nach 20‰ nur als sehr gering zu bezeichnen. Nach 47 Stunden war der normale Konzentrationszustand wieder hergestellt und das Tier hatte sich auf das neue Außenmedium eingestellt.

In weiteren Versuchen wurden Larven aus 30‰ Stammlösung nach 14,93‰ umgesetzt. Der Konzentrationsunterschied betrug in diesem Falle 15,07‰.

Tabelle 8.

Nach 5 ³ / ₄ Stunden	war das Tier	<0,29	und	<0,30 molar
„ 24 „	„ „ „	<0,30	„	<0,31 „
„ 3 Tagen	„ „ 1. „	<0,31	„	>0,28 „
	2. „	>0,33		„
	3. „	=0,32		„

Auch hier sinkt die Innenkonzentration rasch um wenige Stufen ab und steigt dann langsam wieder an. Dabei wird sogar der normale Stand für einige Zeit überschritten. Es gibt ein kurzes Hin- und Herschwanken der Innenkonzentration, bevor ein stabiles Gleichgewicht erreicht worden ist.

Tabelle 9.

Aus 14,93‰ wurden die Tiere nach einer Konzentration von 7,09 ‰ gesetzt.

Nach 5 Stunden	Tier	>0,30	und	>0,29 molar
„ 29 „	„ „	>0,26		„
„ 41 ¹ / ₂ „	„ „	>0,26	aber	=0,29 „

Innerhalb von 41¹/₂ Stunden sank der Innendruck um 0,02 Molgrade herab. Das Tier stellte sich dabei von Hypo- auf Hypertonie um.

Je nach den biologischen Erfordernissen reagiert der Abdichtungszustand der Haut. Ein anormaler Zustand kann die Permeabilität vollkommen aufheben und die Membranen impermeabel machen. Unter diesem Gesichtspunkt sind auch die zahlreichen Angaben in der Literatur zu betrachten, in denen mit großer Verwunderung berichtet wird, daß *Ephydra*-Larven stundenlang noch in hochprozentigem Alkohol, Formol und anderen Chemikalien gelebt haben.

Den gleichen Einfluß auf die Permeabilität der Haut scheint auch der Zustand des Hungerns zu haben, obgleich die Tiere 4—5 Tage hungern können. In dieser Zeit zehren sie ihren Fettkörper auf und sind nachher glashell durchsichtig.

6. Sauerstoffmessungen.

Aus den osmotischen Messungen sahen wir einen geringen, aber deutlichen Einfluß der Außenkonzentration auf die Larven. Zur Wiederherstellung des gestörten Permeabilitätsgrades und des normalen Innendruckes der Leibeshöhlenflüssigkeit durch Exkretion müßten die Tiere eine erhöhte osmoregulatorische Arbeit leisten und dadurch wohl mehr Sauerstoff benötigen. SCHLIEPER deutet zwar neuerdings (1936) den Sauerstoffverbrauch im Brackwasser nur als Nebeneffekt, der in salzarmen Medien auftritt. Er wird nicht durch starke osmoregulatorische Arbeitsleistung bedingt, sondern durch eine Hydratation der Gewebe hervorgerufen. Dieser Ansicht stellen FRIEDRICH (1937) und CLAUS (1938) verschiedene Einwände entgegen. So konnte CLAUS eine direkte Vermehrung der Körperflüssigkeit nach Überführen in verdünntere Stufen messen. Für den Brackwasser-Opisthobranchier *Alderia modesta* LOV. fand FRIEDRICH, daß dieses Tier in seiner amphibischen Lebensweise Salzgehaltsschwankungen in sehr starkem Maße ausgesetzt ist. Damit müßten lang- und kurzfristige Änderungen des Quellungszustandes der Plasmakolloide parallel laufen. Eine solche Annahme ist aber nach FRIEDRICH schwer denkbar. Vielmehr wirken die hervorgebrachte Schleimhülle und eine aktive Änderung der Permeabilität der Haut als äußerer Schutz. Um diese Fragen zu prüfen, wurden erneut Umsetzungsversuche angestellt. Die Tiere kamen nacheinander in verschiedene Konzentrationsstufen, in denen sie jeweils 5 Stunden verblieben, um dann in die nächste Konzentration gesetzt zu werden. Vor Beginn und am Ende jedes Versuches wurde in den Salzstufen der O₂-Gehalt des Wassers bestimmt. Obgleich die Tiere ein Tracheensystem besitzen, nehmen sie doch, falls sie von der Luft abgeschlossen sind, aus dem Wasser den Sauerstoff auf, wie schon gezeigt wurde.

Die Versuchsanordnung wurde folgendermaßen getroffen. Das Material entstammte Tieren der Oberröblinger Tümpelstelle, also einem Stamm, der an hohe Konzentration angepaßt ist. Die Versuche wurden Anfang September 1937 bei 17—18° C Zimmertemperatur durchgeführt. Vor Beginn eines jeden Versuchs wurden die Tiere in der Anfangskonzentration einen Tag ohne Nahrung gelassen. Stoffwechselforgänge sollten die Ergebnisse nach Möglichkeit nicht beeinträchtigen.

Um Versuchs- und Titrierfehler auszuschalten, wurde stets eine größere Zahl von Tieren genommen. Je 30 Tiere wurden in 5 große Sauerstoffflaschen gesetzt und luftdicht abgeschlossen. Vor jeder neuen Konzentration wurde erst eine Probeflasche

titriert, um den Anfangswert des O_2 -Gehaltes festzustellen. Um aber auch die Sauerstoffzehrung durch Bakterien und dergleichen während der Versuchsdauer zu ermitteln, wurde ein Leerlauf, also eine Flasche, die keine Tiere enthielt, eingeschaltet und der O_2 -Gehalt nach der Stufenperiode von 5 Stunden darin bestimmt. Von diesem Leerlauf wurde der eigentliche O_2 -Verbrauch der Tiere abgerechnet.

Insgesamt waren 150 Tiere an einer Versuchsreihe beteiligt. Mit 34‰ begann die Konzentration. Nach 5 Stunden wurde so vorsichtig wie möglich das Wasser in eine kleine Sauerstoff-Flasche durch ein u-förmig gebogenes Rohr, das bis auf den Boden beider Flaschen reichte, abgehebert. Der O_2 -Verbrauch wurde in der letzten Flasche nach der Winkler-Methode bestimmt. Die Tiere blieben so während der ganzen Dauer des Versuchs in derselben Flasche und erhielten die neue Konzentration vorsichtig zugegossen. Da alle Flaschen so behandelt wurden, auch das Anfangsvolumen wie der Leerlauf, müssen sich experimentelle Fehler wieder ausgleichen.

Von 34‰ kamen die Tiere über 26,16 und 6‰ nach 2‰. Es zeigte sich dabei die auffallende Tatsache, daß der O_2 -Verbrauch mit fallendem Salzgehalt abnahm. Nach den Gesetzmäßigkeiten der osmoregulatorischen Theorien hätte man eine Zunahme erwarten müssen.

Selbst in 2‰, eine Konzentration, die unterhalb des natürlichen Vorkommens der Tiere liegt, verringert sich der O_2 -Verbrauch in stärkerem Maße als in den vorhergehenden Stufen.

Nimmt man an, daß der Stoffwechsel der Tiere langsam eingestellt worden ist, und daß deshalb der Bedarf an Sauerstoff geringer geworden ist, so hätte doch die osmoregulatorische Tätigkeit diesen Minusbedarf wieder aufwiegen müssen, denn die Salzgehaltsstufen sind sehr groß gewählt worden.

Tabelle 10a und Abb. 17a zeigen die Resultate in übersichtlicher Form. Dieses Ergebnis wurde nicht einmal, sondern in 3 getrennten Versuchen erhalten. Der umgekehrte Versuch, ein Herraufführen aus verdünnten in konzentrierteres Salzwasser, wurde in derselben Weise unternommen. Die dazu verwandten Larven wurden im Institut aus Bottsand-Imagines in einem Aquarium mit 7,07‰ gezüchtet. Die Versuchsanordnung war so gewählt worden, daß 7,07 das Anfangsmedium war, dann folgte die Stufenanordnung über 12,16 nach 26 und 36‰ hinauf. Tabelle 10b gibt die Ergebnisse wieder, die auf einer Kurve in Abb. 17b abgetragen worden sind.

Die Tabellen 10a und 10b ebenso die Kurven 17a und 17b haben einen gleichgerichteten Verlauf, obgleich sie aus entgegengesetzten Versuchen gewonnen worden sind. Der Mehrverbrauch an O_2 in 10b mag durch das Zusammenwirken verschiedener Nebenfaktoren bedingt sein. So war die Versuchstemperatur im Juli höher und betrug 19° C gegenüber 16,9° C in 10a, was sich auf alle Lebensfunktionen der Tiere ausgewirkt haben mag. Auch mögen die Tiere insgesamt größer gewesen sein, gewogen habe ich sie aber beide nicht.

Aus diesen Versuchen kann man nur schließen, daß die einzelnen Salinitäten, im Serienversuch Hungertieren dargeboten, auf den Sauerstoffverbrauch keinen Einfluß haben. OBERTHÜR (1937) erzielte an *Frontonia marina* FABRE-DOM aus der Artener Salzquelle ein ähnliches Resultat.

Tabelle 10a. O₂-Verbrauch in 5 Stunden und l l-Medium in ccm für Durchschnittswerte aus 5 Versuchsreihen zu je 30 Tieren; W.-T. = 16,9° C.

Medium in ‰	34	26	16	6	2
O ₂ -Verbrauch ccm/l	1,842	1,408	1,334	1,162	0,985
prozentualer Verbrauch von vorhand. O ₂	34,8‰	26,12‰	22,4‰	17,9‰	14,5‰

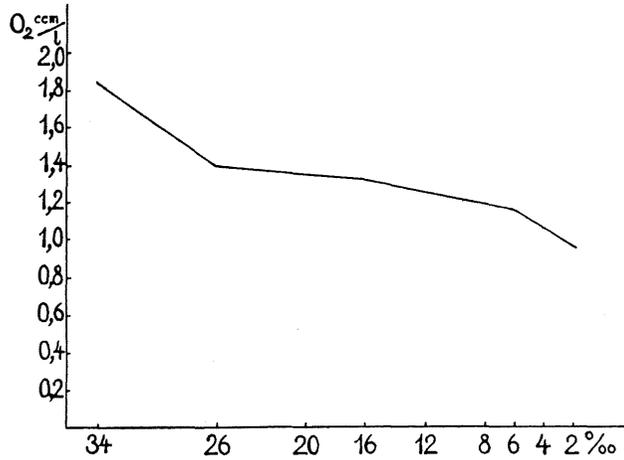


Abb. 17a. *E. riparia*. O₂-Verbrauch in verschiedenem Salzgehalt, von 34‰ ausgehend. x Achse = ‰, y Achse = ccm O₂/l.

Tabelle 10b. O₂-Verbrauch in 5 Stunden und l l-Medium in ccm für Durchschnittswerte aus 5 Versuchsreihen zu je 30 Tieren. W.-T. = 19° C.

Medium in ‰	7,07	12	16	26	36
O ₂ -Verbrauch ccm/l	3,12	3,04	2,84	2,57	1,80
prozentualer Verbrauch von vorhand. O ₂	41,1‰	39,21‰	40,8‰	37,0‰	25,41‰

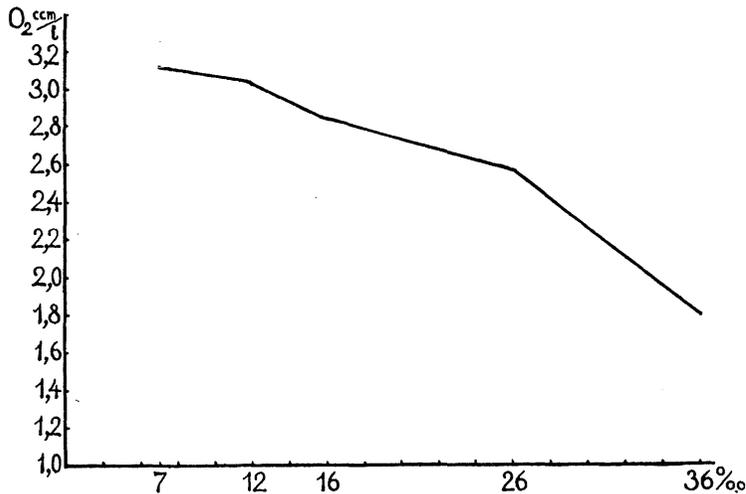


Abb. 17b. O₂-Verbrauch in verschiedenem Salzgehalt, von 7‰ ausgehend. Achsen wie in Abb. 17a.

Seine Beobachtungen beziehen sich auf die Pulsationsfrequenz der Vakuole dieses Infusors in wechselndem Salzgehalt und das Verhalten seines Plasmas. Wird der Salzgehalt des Mediums allmählich von 4,30‰ auf 0‰ verringert, bzw. auf 12,55‰ gesteigert, so zeigen die Infusorien keinerlei Veränderung der ursprünglichen Pulsationsfrequenz, auch die Struktur des Plasmas blieb im wesentlichen konstant. Die Tiere können aus normalem in ein hypo- und in ein hypertenisches Medium bis zur Konzentration von 0,4‰ bzw. 9‰ überführt werden.

Trotzdem aber kann die Tatsache nicht bestritten werden, daß osmoregulatorische Arbeit einen erhöhten O_2 -Bedarf zur Folge haben kann.

Das Ergebnis ist meiner Meinung nach erstens so zu erklären, daß die durch Hunger gestörte normale Lebensfunktion ein automatisches Abschließen der Tiere bezüglich der Permeabilität der Haut gegen das Außenmedium zur Folge hat. Schon die osmotischen Messungen hatten gezeigt, daß nur geringe Schwankungen des Innenmediums selbst bei großen Salzstufen eintraten. Es kann deshalb auch nur eine geringe Leistung zur Regelung dieser Neueinstellung nötig sein, und der Ausfall des Stoffwechsels überlagert bei weitem die Leistung zur Osmoregulation. Hauptsächlich aber wird der abnorme Zustand des Hungerns einen Verschuß der Hautporen gegen das Außenmedium bewirken, so daß nichts ein- und ausdringen kann.

Diese Erklärung leitet auch über zum nächsten Kapitel, den

7. Gewichtsversuche.

Es sollte die Zu- oder Abnahme des Gewichtes der Tiere bei wechselndem Salzgehalt festgestellt werden. Dabei wurde so vorgegangen, daß die Tiere wieder vor Versuchsbeginn einen Tag hungerten, um den Darm nach Möglichkeit entleert zu haben. Sie verblieben dabei in demselben Medium, in dem der Versuch begann.

Durch Verdünnen von Ost- und Nordseewasser mit destilliertem Wasser wurden Stufen von 2,4; 6,8; 12; 16; 20; 26 und 36‰ hergestellt. In jeder Stufe verblieben die Tiere 3 Stunden, danach wurde ihr Gewicht geprüft. Die Versuche wurden in Petri-Schalen von 10 cm Durchmesser und 5 cm Wandhöhe ausgeführt. Zur Wägung wurden die Tiere in flachen Schalen zwischen Filtrierpapierschnitzeln getrocknet und in Wägegläschen auf einer empfindlichen Analysenwaage gewogen. Das Herausnehmen aus der Flüssigkeit und den Trockenschalen geschah mit 2 feinen Zeichenpinseln.

Es wurden IV Versuchsreihen nebeneinander durchgeführt und zu jeder Reihe 30 Tiere genommen. Die 4. Reihe war immer eine Kontrollserie in jeweils konstantem Anfangsmedium. Beginn der Versuch bei 2‰, so blieben diese Tiere während der ganzen Dauer des Versuches in 2‰ und wurden ebenfalls alle 3 Stunden gemessen. Ebenso geschah es, wenn von 36‰ ausgegangen wurde.

In Tabelle 11 und 12 sind die Ergebnisse zusammengestellt.

In einem durchgehenden Versuch wurden dieselben Tiere die angegebenen Konzentrationsstufen hindurchgeführt.

In den Rubriken I bis IV und VI bis VII ist das Gewicht der Tiere angegeben, darunter die Gewichtsänderung in Gramm und Prozenten. Es wurden zu jedem Versuch frische Tiere verwandt. Das Material entstammte den Bottsandsalzwiesen mit einem Biotop von 14,91‰.

Tabelle 11.
Gewichtsversuche von 2‰ ausgehend, I—III je 30 Tiere, IV 50 Tiere.

22. IX.	I	II	III	IV Leerlauf
2‰	0,25027	0,25610	0,28790	0,29137
4‰	0,24263	0,24963	0,27787	0,29037
	-0,00764	-0,00647	-0,01003	-0,00100
	-3,19‰	-2,46‰	-3,57‰	-0,344‰
6‰	0,24247	0,24289	0,27490	0,28823
	-0,00780	-0,01321	-0,01300	-0,00314
	-3,58‰	-5,15‰	-4,65‰	-1,065‰
8‰	0,24108	0,24232	0,27030	0,28606
	-0,00919	-0,01378	-0,01760	-0,00531
	-3,67‰	-5,34‰	-6,29‰	-1,82‰
12‰	0,23996	0,24089	0,26990	0,28170
	-0,01031	-0,01521	-0,01800	-0,00967
	-4,10‰	-5,93‰	-6,44‰	-3,30‰
16‰	0,23925	0,23901	0,26005	0,27180
	-0,01102	-0,01709	-0,02785	-0,01419
	-4,12‰	-6,67‰	-9,66‰	-4,88‰
20‰	0,24098	0,23946	0,25786	0,27301
	-0,00929	-0,01664	-0,03004	-0,01836
	-3,70‰	-6,48‰	-10,41‰	-6,29‰
26‰	0,23786	0,23791	0,25513	0,27010
	-0,01241	-0,01819	-0,03277	-0,02476
	-4,94‰	-7,10‰	-11,34‰	-7,29‰
36‰	0,23453	0,23537	0,25350	0,26661
	-0,01574	-0,02053	-0,03440	-0,02686
	-6,25‰	-7,99‰	-11,97‰	-8,49‰
26‰	0,22955	0,23186	0,25060	0,26451
	-0,02072	-0,02424	-0,03730	-0,02686
	-8,26‰	-9,44‰	-12,95‰	-9,2‰
20‰	0,21785	0,23429	0,24710	0,25956
	-0,03242	-0,02181	-0,04580	-0,03181
	-12,91‰	-8,50‰	-14,19‰	-10,91‰
16‰	0,21375	0,22921	0,24480	0,25694
	-0,03652	-0,02689	-0,04310	-0,03443
	-14,59‰	-10,48‰	-14,98‰	-11,81‰
12‰	0,21093	0,22667	0,24243	0,24845
	-0,03934	-0,02943	-0,04547	-0,04292
	-15,69‰	-11,48‰	-15,77‰	-14,73‰
8‰	0,20613	0,22386	0,23490	0,24473
	-0,04414	-0,03224	-0,05300	-0,04664
	-17,59‰	-12,59‰	-18,40‰	-16,00‰

22. IX.	I	II	III	IV Leerlauf
6‰	0,20265	0,21894	0,22914	0,23991
	-0,04762	-0,03716	-0,05876	-0,05146
	-19,00‰	-14,49‰	-20,40‰	-17,68‰
4‰	0,19903	0,21839	0,22820	0,23595
	-0,05124	-0,03771	-0,05970	-0,05542
	-20,04‰	-14,70‰	-20,73‰	-19,01‰
2‰	0,19565	0,21737	0,22508	0,22530
	-0,05462	-0,03873	-0,06282	-0,06607
	-21,79‰	-15,20‰	-21,80‰	-22,32‰

Tabelle 12. Gewichtsversuche von 36‰ ausgehend, je 30 Tiere.

22. IX.	VI	VII Leerlauf	22. IX.	VI	VII Leerlauf
36‰	0,25363	0,25746	4‰	0,24219	0,21994
26‰	0,25349	0,25708		-0,01144	-0,02170
	-0,00014	-0,0038		-4,59‰	-8,44‰
	-0,394‰	-0,155‰	6‰	0,23721	0,21095
20‰	0,25189	0,25545		-0,01642	-0,02566
	-0,00174	-0,00201		-6,45‰	-9,96‰
	-0,67‰	-0,078‰	8‰	0,233280	0,20445
16‰	0,25221	0,25272		-0,02083	-0,03166
	-0,00142	-0,00474		-8,19‰	-12,30‰
	-0,55‰	-1,83‰	12‰	0,22946	0,20262
12‰	0,25102	0,24850		-0,02417	-0,03575
	-0,00261	-0,00896		-9,54‰	-13,80‰
	-1,02‰	-3,46‰	16‰	0,22398	0,19701
8‰	0,25135	0,24598		-0,02965	-0,04146
	-0,0028	-0,01148		-11,65‰	-16,01‰
	-0,898‰	-4,48‰	20‰	0,22034	0,19120
6‰	0,24877	0,24385		-0,03329	-0,04651
	-0,00486	-0,01361		-13,10‰	-18,10‰
	-1,91‰	-5,18‰	26‰	0,21738	0,18581
4‰	0,24650	0,24096		-0,03625	-0,04966
	-0,00713 ×	-0,01650		-14,23‰	-19,30‰
	-2,81‰	-6,44‰	36‰	0,21399	0,18055
2‰	0,24354	0,23858		-0,03964	-0,05276
	-0,01009	-0,01888		-15,60‰	-20,52‰
	-3,94‰	-7,40‰			

Verschiedene Tiere verpuppten sich während der Versuchsdauer. Da bei den Verpuppungsvorgängen weder etwas abgestoßen noch aufgenommen wird, besteht keinerlei Veranlassung, sie vom laufenden Versuch auszuschalten oder abzuwechseln.

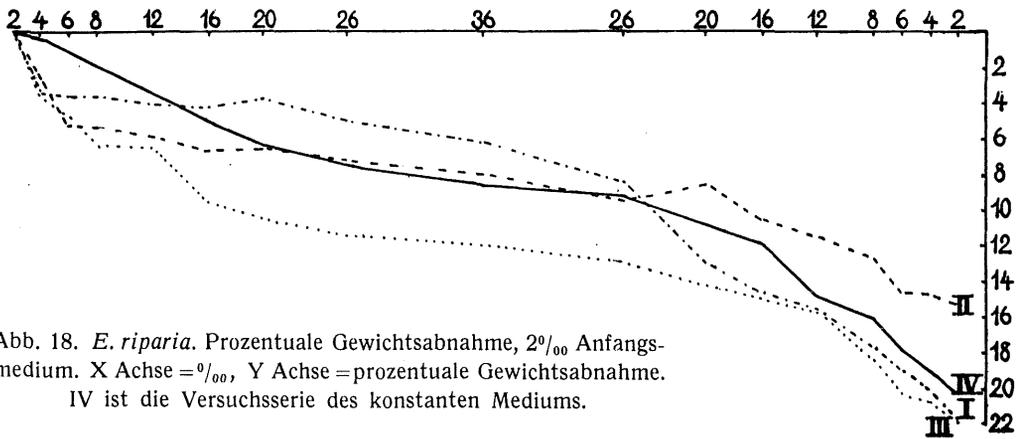


Abb. 18. *E. riparia*. Prozentuale Gewichtsabnahme, 2‰ Anfangsmedium. X Achse = ‰, Y Achse = prozentuale Gewichtsabnahme. IV ist die Versuchsserie des konstanten Mediums.

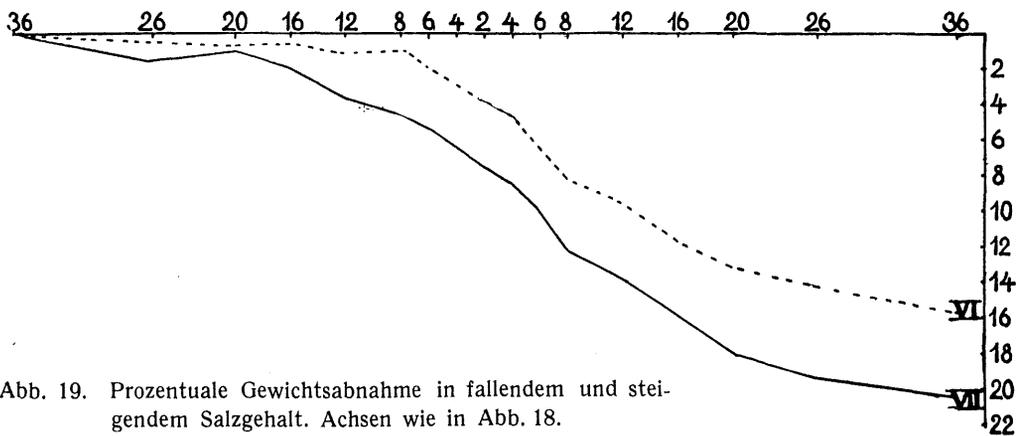


Abb. 19. Prozentuale Gewichtsabnahme in fallendem und steigendem Salzgehalt. Achsen wie in Abb. 18. VII ist das konstante Medium.

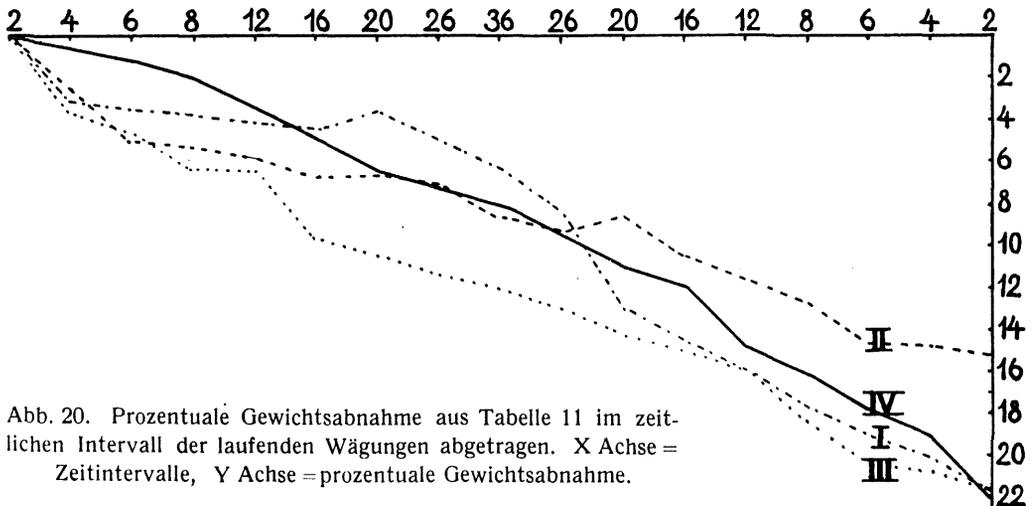


Abb. 20. Prozentuale Gewichtsabnahme aus Tabelle 11 im zeitlichen Intervall der laufenden Wägungen abgetragen. X Achse = Zeitintervalle, Y Achse = prozentuale Gewichtsabnahme.

In Kurve 18 und 19 sind die prozentualen Gewichtsänderungen der Tiere aus den Tabellen 11 und 12 graphisch dargestellt. Auf der x-Achse sind die Salzgehaltsgrade abgetragen, auf der y-Achse die Gewichtsänderungen in Prozenten. Nr. IV und VII bedeutet das konstante Medium. Von einem deutlichen Einfluß des Salzgehaltes kann auch hier nicht die Rede sein. Die Tiere reagieren in ihrer Gewichtsänderung nicht entsprechend der Außenkonzentration. Zur Erklärung dieses Vorganges muß auf die Begründung des O_2 -Verbrauches hingewiesen werden. Auch hier überlagern Stoffwechselvorgänge die Außeneinflüsse.

Zwischen Gewichts- und Sauerstoffkurve zeigt sich noch ein weiterer übereinstimmender Gesichtspunkt. In ihrem mittleren Bereich haben beide eine Kongruenz des Kurvenverlaufes. Dieselbe Erscheinung erhielten auch FRIEDRICH und CLAUS in ihren Untersuchungen.

Infolge des guten Hautschutzes wirkt die Änderung des Mediums nur in geringer Weise auf das Gewicht der Tiere ein. Der Stoffwechselverlust ist bei weitem stärker als die Einflüsse des Wassers sich gravimetrisch feststellen lassen. Nur allgemein läßt sich sagen, daß im ansteigenden Salzgehalt die Tiere schneller leichter werden als im absteigenden.

In Abb. 19 bleibt die Kurve von 36 bis 8 oder 6‰ fast wagerecht oder fällt nur sehr gering, um dann rascher abzufallen. Die Kurve des konstanten Mediums von 36‰ zeigt aber einen fast ähnlichen Verlauf, nur beginnt ihr Abfallpunkt schon nach 9 Stunden. Diese Zeit entspricht dem Schnittpunkt mit 16‰. Um zu betonen, daß für den Gewichtsverlust der Tiere während der Versuche nur die Zeit als Faktor verantwortlich ist, sind dieselben Werte aus Tabelle 11 in eine Kurve Abb. 20 abgetragen worden, wobei auf der Abszisse die Stundenzahl angegeben wurden.

Es könnte eventuell der Einwand auftreten, die Tiere seien während der Versuche durch das Trocknen an der Luft geschädigt worden, und daß dadurch der hohe Gewichtsverlust zu erklären sei. Dem muß entgegengehalten werden, daß ein Hautchock die Tiere den Einflüssen des Außenmediums erst recht preisgegeben hätte, so daß eher eine Abhängigkeit vom Salzgehalt zu verzeichnen gewesen wäre und keine Unabhängigkeit. Eine geschädigte Haut vermag nicht mehr den biologischen Erfordernissen entsprechend zu reagieren. Außerdem kann noch auf die Sauerstoffmessungen hingewiesen werden. Hier blieben die Tiere immer feucht und wurden nie abgetrocknet, da sie für die ganze Dauer des Versuches in derselben Flasche bleiben. Trotzdem zeigten die Tiere auch hier dieselbe Reaktion auf das Außenmedium wie in den Gewichtsversuchen.

Abschließend läßt sich sagen, daß *E. riparia* sich in allen seinen Eigenschaften als euryhalines Salzwassertier und Bewohner kleiner Tümpel erweist. Es ist in seinen natürlichen Biotopen sehr vielen Extrembedingungen ausgesetzt, denen, wie das Experiment zeigt, besondere physiologische Tätigkeit entsprechen.

8. Entwicklung vom Ei bis zur Puppe.

Zucht. Die Züchtung von *E. riparia*, *E. micans* und *Cänia fumosa* gelang leicht. Ich zog sie in einfachen Glasschalen, in welche Algen, am besten *Cladophora*, zur Sauerstoffproduktion hineingelegt wurden. Bei *Cänia* und *E. micans* durfte der Wasserstand

nur so hoch sein, daß die Larven noch mit den Stigmen die Oberfläche erreichen konnten, sonst erstickten sehr viele Tiere im Laufe der Zucht. Ungünstiger erwies sich *Enteromorpha* als Zuchtpflanze. Stieg im Wasser der Schalen die Temperatur einmal sehr an, so setzte ein Absterben der Algen und eine Gärung ein. Die Larven starben darnach sofort unter eigenartigen Erscheinungen ab. Alle Segmente zogen sich krampfartig zusammen und zu kleinen fast kugelrunden Klumpen zusammengeballt, lebten sie nur noch kurze Zeit. Gefüttert wurde anfänglich mit Pferdefleisch, später mit *Mytilus*fleisch.

Eier. Die Eier aller drei Arten werden von den Imagines frei ins Wasser abgelegt. Es werden zur Eiablage nicht besondere Plätze aufgesucht, sondern dort, wo die Imagines gerade auf dem Wasser herumlaufen, legen sie die Eier einzeln und nicht in Paketen oder Schnüren ab. Nach meinen Erfahrungen werden über 200 Stück von jedem Weibchen im Laufe von 2—3 Wochen abgelegt. Zum Aufsaugen des Futters befinden sich die Fliegen meist am Rande des Gewässers, so daß die Eiablage im flachen Wasser stattfindet. Haben die Tiere abgelegt, so sterben sie auch bald ab. Das Altern der Tiere erkennt man daran, daß sie nicht mehr auf dem Wasser zu laufen vermögen. Die Unbenetzbarkeit der Beine und des Körpers hat aufgehört. Die Tiere sinken ein und ertrinken. In den Zuchtschalen konnte diese Beobachtung immer wieder gemacht werden. Nach 2—3 Tagen schlüpft die junge Larve. Zur Entwicklung des Eies ist eine beträchtlich hohe Temperatur nötig.

In den Zuchtschalen, die über die Heizung gesetzt wurden, mußte mindestens einmal am Tage 23° C erreicht werden, damit sich der Embryo entwickelte. Dieser Befund stimmt auch mit den im Freien beobachteten Verhältnissen überein.

Wie schon erwähnt, überwintern die Tiere als Imagines. Dementsprechend sind im Frühjahr auch diese zuerst anzutreffen. Die erste Larvengeneration tritt aber sehr spät im Jahre auf. So waren erst am 22. 5. 1937 auf dem Bottsand die *E. riparia*-Larven erwachsen, z. T. auch schon verpuppt, vorhanden. Die Temperatur betrug an diesem Tage um 13¹⁵ h 26,5° C auf den schwimmenden Cyanophyteenwatten im Sonnenschein.

In Zuchtversuchen konnte immer beobachtet werden, daß an Eiern, die nicht die zur Entwicklung nötige Temperatur erhielten, bald ein Zerfall des Plasmas eintrat. Im Institut gezüchtete Imagines legten Ende August in einem größeren Aquarium noch Eier ab. Die Wassertemperatur betrug 17—19° C zu dieser Zeit. Doch entwickelten sich die Embryonen schon nicht mehr. Auch im nächsten Frühjahr trat keine Made in diesem Aquarium auf, obgleich ungünstige Faktoren ausgeschaltet waren und das Aquarium unter ständiger Kontrolle gehalten wurde.

Alle Larven, die im September noch draußen anzutreffen sind, verpuppen sich noch im selben Jahr und schlüpfen als Imago. PING ist der Meinung, daß auch eine Überwinterung als Puppe stattfindet. Man kann im Spätherbst und Winter viele Puppenhüllen aufsammeln, die Images enthalten, doch handelt es sich um abgestorbene Tiere. Fängt man zu dieser Jahreszeit (4. 10.) Imagines an den Fundstellen ein, so schreiten diese selbst im Institut bei hoher Temperatur nicht mehr zur Eiablage, sondern sterben ab. Verschiedene Autoren sind der Meinung, daß *Ephydra* und *Cánia*

auch noch als Larve und Ei überwintert. Doch die Unrichtigkeit dieser Behauptungen geht schon aus obigen Feststellungen hervor.

Die Eier von *E. riparia* und *micans* gleichen einander sehr und sind nur durch ihre Größe zu unterscheiden. Sie besitzen beide keinen Anhang oder schwanzförmigen Fortsatz. Für *E. riparia* wurde eine mittlere Länge von 0,575 gemessen und für *micans* von 0,674 mm mit einem Querdurchschnitt von 0,224 mm. An einer leeren Eihülle von *micans* konnte ich einmal feststellen, daß die netzartige Oberflächenstruktur durch die Anordnung feiner Poren oder Kanälchen bedingt ist, die die Wand der Schale durchziehen. Am Schlupfspalt des Eis waren diese Kanälchen im Längsschnitt gut zu sehen, wie Abb. 21 zeigt. Sie sind in 6-eckigen Feldern angeordnet, doch auch im Innern der Felder finden sich noch weitere Poren.

Das Ei von *Cänia fumosa* hat eine andere äußere Struktur. Es laufen hier Längsrippen auf der Oberfläche entlang. Außerdem besitzt es noch einen schwanzförmigen Anhang, wie Abb. 22 zeigt. Die Länge des Eies beträgt 0,768 mm, die des Anhangs 0,815 mm, Gesamtlänge 1,58 mm.

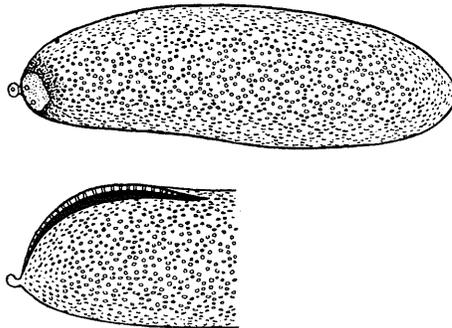


Abb. 21. Oben: ein Ei von *E. riparia*,
unten: Eischale von *E. micans* mit Schlupfspalt.

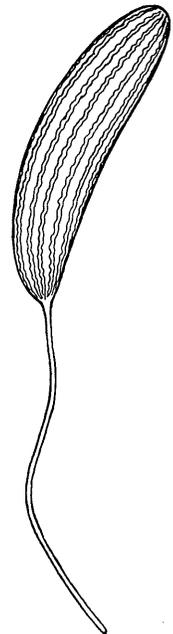


Abb. 22. Ei von *Cänia fumosa*.

Larven. Embryonen von *E. riparia*, die kurz vor dem Schlüpfen stehen, haben ihr Tracheensystem schon vollkommen mit Luft gefüllt, obgleich sie noch garnicht mit der Außenwelt in Berührung gekommen sind. Die Luft kann also nur sezerniert worden sein. Weiter unten soll noch beschrieben werden, wie nach jeder Häutung von neuem das Tracheensystem mit Gas durch Sezernieren gefüllt wird. In Glycerin unterm Deckglas eingeschlossen, lebte dieser Embryo von abends 18⁰⁰ h bis morgens 9⁰⁰ h.

Die junge Larve besitzt nach dem Schlüpfen eine Länge von 0,814 mm. Äußerlich hat sie schon die Gestalt einer erwachsenen Larve. Nur wenige Organe verändern sich noch in geringer Weise im Laufe der Entwicklung, eigentlich nur die, die im Zusammenhang mit der Häutung abgeworfen und auf jedem Stadium neu gebildet werden.

Die Ausbildung des Tracheensystems auf dem ersten Larvenstadium hatten wir schon erwähnt (vergl. außerdem Abb. 23). Die Haarbekleidung des Körpers ist überall

gleichförmig und besteht aus kleinen Härchen. An Kopf und Stigmen sind die Härchen wie bei der erwachsenen Larve teilweise in kleine Warzen umgebildet. Die Haut ist von grau-weißer Farbe, eine besondere Zeichnung ist nicht vorhanden. Erkennungsmerkmale für dieses Stadium bestehen erstens darin, daß das Prothorakalstigma noch nicht nach außen durchgebrochen ist, und zweitens im Mundskelett.

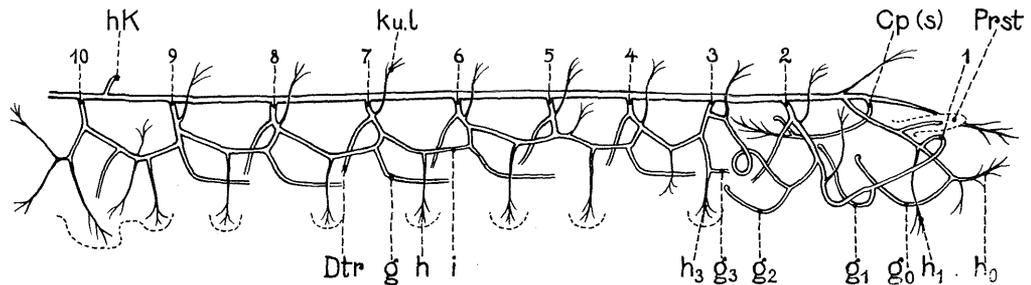


Abb. 23. *E. riparia*. 1. Stadium. Äußere Tracheenäste 1—10. Erklärung siehe Abb. 5.

Die Mundteile der Larve im ersten Kleid sind wesentlich anders gebaut als im zweiten und dritten Kleid. An Exuvien kann man die einzelnen Teile am besten erkennen. Danach sind auch die Zeichnungen angefertigt. Vom Gestell oder den Cephalopharyngealplatten sind die dorsalen oder ventralen hinteren Fortsätze schon in derselben Ausführung vorhanden wie auf den späteren Stadien. Doch zum Unterschiede verbindet die dorsale Brücke die oberen Fortsätze direkt, während sie auf späteren Stadien an den senkrechten Streben inseriert. Betrachtlich aber sind die Unterschiede am H- oder X-förmigen Verbindungsstück. Gegenüber späteren Stadien sind die dazu gehörigen Teile einfacher gestaltet. Die Buchstabenbezeichnung für diese Chitinbildungen erfolgt nach TRÄGARDH oder nach eigenem Gutachten, falls die von TRÄGARDH oder anderen Autoren den hier vorliegenden Verhältnissen nicht entspricht. An Chitinbildungen des Zwischenstückes finden sich dorsal hervorragend die Lateralgräten dSt, die mit den ventralen Schlundstäben vSt eine gemeinsame, verwachsene

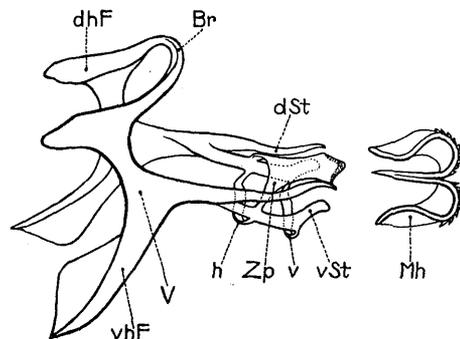


Abb. 24. *E. riparia* Mundskelett des 1. Kleides. Br dorsale Brücke. dhF und vhF dorsaler und ventraler hinterer Fortsatz. dSt und vSt dorsale und ventrale Schlundstäbe. V Vertikalplatten. Zp Zahnplatte.

Spange bilden. An den ventralen Stäben setzen die hinteren und vorderen Unterschlundstäbchen h und v an, die den Boden des Pharynx abstützen. Die Decke des Pharynx wird von einer zahnartig vorspringenden Platte getragen. Wie ein Dach wölbt sich diese Platte über dem Pharynxschlund empor. Sie entspricht dem von anderen Autoren angegebenen unpaaren Zahn z. Es ist zu vermuten, daß auch andere bisher untersuchte cyclorhapha Dipterenlarven ein ähnliches Gebilde besitzen. Die betreffenden Untersucher haben aber davon nur die versteifte Vorderkante im Präparat wahrgenommen und eingezeichnet. Diesen

Irrtum kann man wenigstens TRÄGARDH nachweisen. Es handelt sich um eine sehr dünne Chitinplatte, die der späteren Epipharyngealplatte entspricht. Sie ist an den ventralen Schlundstäben befestigt. Da die Bezeichnung z als Zahn nicht zutreffend ist, möchte ich richtiger den Ausdruck Zahnplatte Zp gebrauchen. Dem ganzen Chitingerüst vorgelagert und nur durch ein dünnes Band mit ihm verbunden, befinden sich in der Mundöffnung zwei schaufelförmige Greifhaken. Um ihre Form und Gestalt deutlicher zeigen zu können, sind sie in der Abb. 24 um 90° gedreht eingezeichnet worden. Es ist dies die Ansicht, die sie von ventral gesehen bieten. Die vorderen Kanten sind mit kleinen Zähnen besetzt.

2. Stadium. Hat das Tier eine Größe von 1,76 mm erreicht, so häutet es sich zum ersten Male. Dieser Vorgang konnte einmal im Mikroskop genau verfolgt werden. Während des Auskriechens der Larve aus der alten Haut ist das neue Tracheensystem noch nicht mit Luft gefüllt. Die Häutung selbst dauert nur wenige Sekunden. Nach ebenfalls wenigen Sekunden beginnt sich das neue Tracheensystem an verschiedenen Stellen zu gleicher Zeit mit Luft zu füllen. Ganz regellos verteilt im Tracheensystem treten kleine Luftsäulchen auf, sowohl in den Hauptstämmen als auch in den Nebenzweigen. Die Gassekretion findet nicht nur in Kapillaren oder bestimmten Zweigen statt, sondern in jedem beliebigem Stück des Tracheensystems.

Die Larve im zweiten Kleid weist keine Besonderheiten auf. Sie besitzt bereits dasselbe Mundskelett wie die erwachsene Larve. Doch können beide Stadien leicht an der Haarbekleidung unterschieden werden. Am zweiten Kleid befinden sich nur

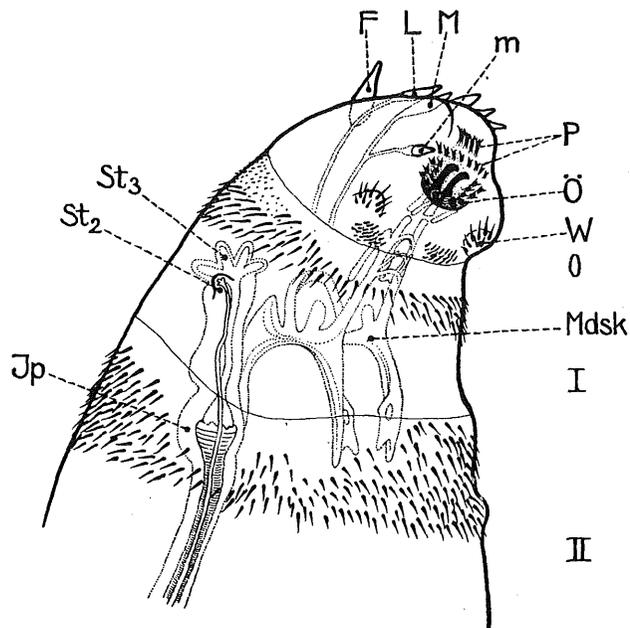


Abb. 25. *E. riparia*. 2. Stadium kurz vor der Häutung. (O Prothorakal-, I., II. Thorakalsegment.) F Fühler. Ip Imaginalscheibe der Puppenhörner. L Nervenbulbus. M Maxillartaster, m 2. Teil desselben. Mdk Mundskelett. Ö Mundöffnung. P Papillen. St₂ und St₃ Vorderstigma zum 2. und 3. Stadium. W Hautwülste.

gleichförmig ausgebildete Haare. Die dorsale Hautmusterung ist noch nicht vorhanden. Ein weiteres Erkennungsmerkmal stellt die Ausbildung des Prothorakalstigmas dar. Es ragt als kleines Knöpfchen aus dem Körper hervor, wie Abb. 25 zeigt. Diese Abbildung stellt das Vorderende einer Larve kurz vor der zweiten Häutung dar. Man sieht schon das neue Tracheensystem unter dem alten angelegt. Die Fühler und Maxillartaster der rechten Kopfseite mit dazugehörigen Nervensträngen sind eingetragen. Die Papillen um das Mundfeld herum sind ebenfalls genau angegeben.

3. Stadium. Bei einer Länge von ca. 4,83 mm häutet sich wiederum die Larve zum letzten Stadium. Der Häutungsvorgang konnte wiederum mikroskopisch betrachtet werden. Das neu angelegte Tracheensystem war jetzt schon innerhalb der alten Haut an einigen Stellen mit Luft gefüllt. Teils waren größere, zusammenhängende Strecken mit Luft gefüllt, teils einige kleinere Stellen, die mit luftleeren Zwischenräumen abwechselten. Zunächst trat in den Hauptstämmen Luft auf. Nachdem diese gefüllt waren, versorgten sich die Nebenäste in der gleichen Weise, d. h. es bildeten sich auch hier an einzelnen getrennten Stellen Luftsäulchen. Der hintere Teil des Tracheensystems und die hinteren äußeren Äste 7 bis 10 hatten einen geringeren Vorsprung gegenüber dem vorderen Abschnitt.

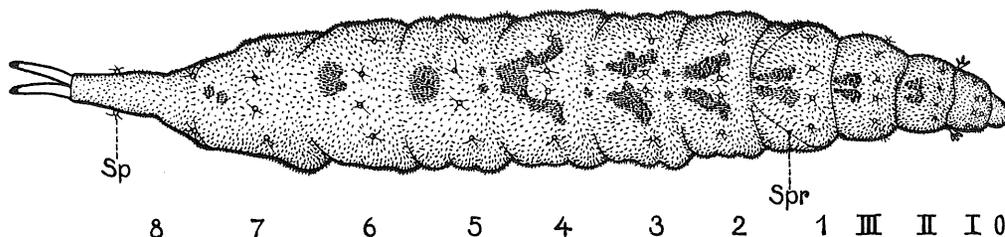


Abb. 26. *Ephydra riparia* im 3. Kleid. O Prothorakal-, I—III Thorakalsegmente. 1—8 1.—8. Abdominalsegm. Sp Sinnespapillen. Spr Sprengungsnaht des Puppentönnchens.

Die Stelle, an welcher sich die neue Haut von der alten löst, konnte festgestellt werden. Durch ringförmige Kontraktionen des 1. und 2. Toraxsegmentes löste sich an diesen Stellen die neue Haut unter der alten ab. Nachdem dies geschehen war, preßte das Tier durch peristaltische Kontraktionen des ganzen Körpers die Hämolymphe nach diesen Segmenten, so daß diese dadurch aufquollen und die alte Haut sprengten. Darauf kroch die Larve aus dem so entstandenen Schlitz heraus. Das alte Mundskelett wurde ihr ohne jede Schwierigkeit aus dem Munde gezogen und blieb an der alten Haut hängen. Bereits nach Sekunden ist das neue Tracheensystem voll mit Luft gefüllt. Die Füllung erfolgt so schnell, daß man sie kaum verfolgen kann.

Als ein Erkennungskriterium des 3. Stadiums bietet sich die fleckenartige Musterung der dorsalen Haut dar. Sie wird durch plattenförmig umgebildete Haare hervorgerufen. Selbst makroskopisch ist dieses Merkmal gut zu erkennen.

An einer frisch gehäuteten Larve steht das Haarkleid noch sehr dicht. Doch mit fortschreitendem Wachstum dehnt sich die Chitindecke weiter aus und die Körperhaare stehen in größeren Abständen auseinander. Die durch Hornschuppen hervorgerufenen Flecken auf dem Rücken des Tieres variieren in Form und Umrissen sehr, so daß es unmöglich ist, ein bestimmtes Muster als Norm hinzustellen. Die Musterung

erstreckt sich gewöhnlich vom II. Thorakal- bis zum 7. Abdominalsegment. Häufig aber fehlten auf dem II. Thorakal- und 7. Abdominalsegment die Flecken überhaupt, bei *E. riparia* sowohl wie *E. micans*.

Unterschiedliche Merkmale von *E. riparia* und *E. micans*. Ein sofort erkennbarer Unterschied für beide Arten besteht in der Art der Beborstung. Bei *E. micans* stehen die einzelnen Borsten viel dichter und sind kleiner als die von *riparia*. Das bewirkt auch, daß *micans*-Larven viel undurchsichtiger sind als *riparia*-Larven. Die dorsale Fleckenkennzeichnung, die sich bei beiden Arten auf dem 2. bis 11. Körpersegment befindet, ist an *micans* nur auf dem 1. bis 5. Abdominalsegment mit Lupenvergrößerung in undeutlichen Umrissen zu sehen. Auf den anderen Segmenten ist sie zwar auch vorhanden, doch nur bei starker makroskopischer Vergrößerung wahrnehmbar. *E. riparia* hat die einzelnen Hornplatten viel dichter als die übrigen Borsten, siehe Abb. 26. Sie bilden deshalb schon bei bloßer makroskopischer Aufsicht einen schwarzen Fleck. Bei *E. micans* dagegen stehen sie nicht dichter als die übrigen Borsten und sind makroskopisch garnicht zu sehen. Zwei nebeneinander photographierte Larven in Abb. 27 und 28 dienen zur Erläuterung des Textes. Auch für jeden Uneingeweihten geht daraus der Unterschied beider Formen hervor.

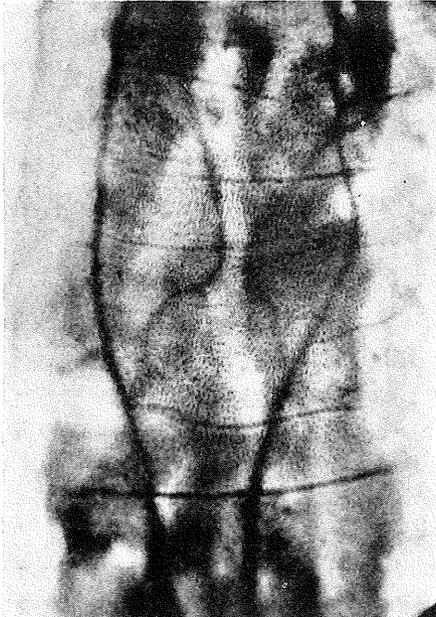


Abb. 27. *Ephydra micans* Haliday. 2. und 3. Abdominalsegment, Foto DR. TONNER.

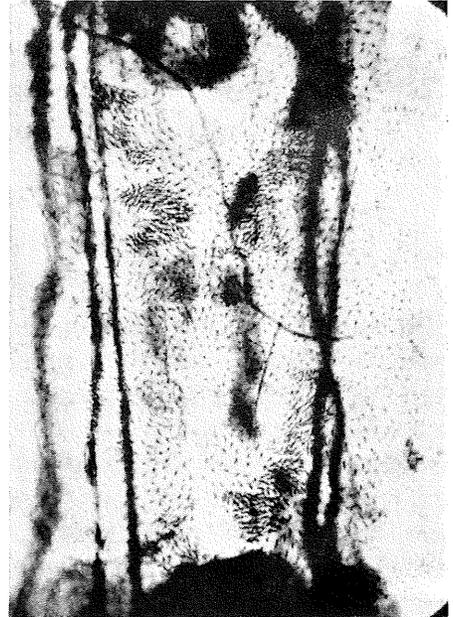


Abb. 28. *Ephydra riparia* F. 3. und 4. Abdominalsegment, Foto DR. TONNER.

Die *riparia*-Larve maß 1,2 cm, die *micans* 1,1 cm; von *riparia* ist das 3. und 4., von *micans* das 2. und 3. Abdominalsegment zu sehen.

Als Anhaltspunkte für eventuelle Untersuchungen seien noch folgende Daten angeführt: Das schwarz pigmentierte Stigmenköpfchen ist an *E. micans* im Gegensatz zu *E. riparia* in geringer Weise durchsichtig. Außerdem entspringt der 10. äußere Ast

viel weiter caudal am Hauptstamm. An Zahlenwerten ließen sich noch anführen: Der Tracheenstamm mißt in seiner dicksten Breite bei *riparia* 1,16 mm, bei *micans* 2,32 mm. Die Länge des Stigmenköpfchens beträgt 2,2—3,02 mm bzw. 5,5 mm.

Das Mundskelett zeigt keine Artunterschiede, wie man vielleicht erwarten könnte. JONES (1906) unterschied einige Larvenarten nach der Zahl der Fußkrallen auf den Beinhöckern, doch kann bei *riparia* und *micans* selbst an einem Segment eine verschiedene Anzahl von Krallen auf den Beinhöckern stehen, so daß es unmöglich ist, nach ihrer Anzahl Artdiagnosen aufzustellen.

Von *Cänia fumosa* zeigt Abb. 29 eine erwachsene Larve. Der gesamte Larvenkörper ist von Stachelreihen umgeben. Am Vorderteil des Körpers bilden sie noch wohlabgetrennte Ringe, zwischen denen Hautstreifen bar jeder Beborstung liegen. Von der Mitte des Körpers ab ist dann die Beborstung überall gleichmäßiger. Auf dem Atemrohr stehen die kleinen Härchen unregelmäßig durcheinander. Besondere Strukturierungen wie bei den *Ephydra*-Larven finden sich hier nicht.



Abb. 29. *Cänia fumosa*. 3. Kleid.

Genauere Beachtung habe ich den Sinnespapillen (Sp) geschenkt. Die Vermutung, daß je nach Zahl und Gestalt der Hautpapillen Artunterschiede auftreten würden, bestätigte sich nicht. Auffällig sind besonders große Sinnenorgane, die bisher allen Untersuchern als charakteristisch auffielen. Auf einem kurzen cylindrischen Basalglied, dessen Maße in der Länge 0,254 und in der Breite 0,172 mm betragen, stehen 3 (bei *Ephydra*) oder 4 (bei *Cänia*) zipfelförmige, dünnwandige Schläuche in der beträchtlichen Länge von 0,684 mm. Alle drei Arten besitzen 7 Paar dieser Gebilde auf jedem Abdominalsegment. Nur das letzte Abdominalsegment, das zum Atemrohr ausgezogen wurde, macht eine Ausnahme. Ich fand daran nur 6 Paare. Die Anordnung dieser Papillen zeigen die Figuren 30—33. Auf jedem Fußstummelhöcker stehen 3 Stück. Davon befinden sich zwei zwischen den Fußkrallen und sind schwierig aufzufinden. Die dritte ist seitlich nach außen gerichtet, wie Fig. 34 darstellt. Ferner sind in stets gleicher Weise ein ventrolaterales, ein laterales, ein dorsolaterales und ein dorsales Paar angeordnet. Diese Reihenfolge ist auf dem letzten Segment verwischt worden, wie Fig. 30 zeigt. Wie schon gesagt, sind hier auch nur 6 Paare vorhanden. Für das Verschwinden der 7. Papille könnte vielleicht folgende Erklärung aushelfen: alle Papillen stehen auf kleinen Hauthöckern. An *E. gracilis* konnte man aber sehen, wie ein Paar dieser Höcker zu langen Tuben ausgezogen wurde und eine Sonderfunktion erhielt. Ein gleicher Vorgang hat an jeder *Ephydra*-Art stattgefunden. Die langen Endgabeln des Atemrohres stellen ebenfalls solche ausgezogene Hauttuben dar, und

im Zusammenhang mit dieser Entwicklung ist die 7. Hautpapille möglicherweise verschwunden. Zur Klärung dieser Frage müßte man aber weitere Untersuchungen anstellen.

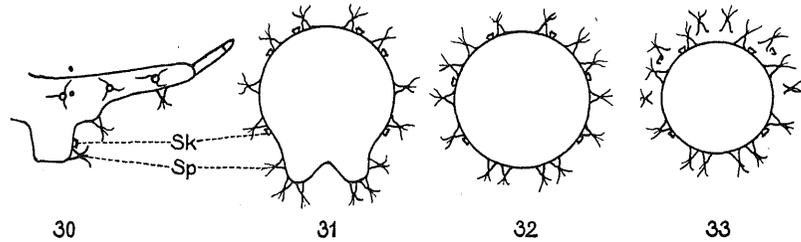


Abb. 30—33. Verteilung der Sinnespapillen an den Körpersegmenten. 30) 8. Abdominalsegment. 31) normales Abdominalsegment. 32) II. u. III. Thorakalsegment. 33) I. Thorakalsegment.

Außer diesen großen Papillen befinden sich zwei weitere Gruppen winzig kleiner Papillen an jedem Körpersegment. Es sind rosettenförmige Gebilde. Wegen ihrer Kleinheit sind sie von früheren Autoren übersehen worden. Abb. 35 zeigt neben einer solchen Rosette zwei Körperborsten. Die dorsale Rosettenpapille hat einen Durchmesser von $10,8\mu$ und eine Höhe von $3,6\mu$. Für die seitlichen Knospen lauten die entsprechenden Maße $16,2$ und $7,2\mu$. Ihre Platzierung ist regelmäßig und typisch für alle drei Arten. Sie stehen neben einigen großen Papillen in folgender Anordnung: Neben der großen dorsalen und dorsolateralen steht je eine kleine Knospe, und die dritte neben der ventrolateralen. Es sind also pro Segment 3 Paare vorhanden, sowohl an den Thorakal- wie Abdominalsegmenten. Das 8. Abdominalsegment macht wiederum eine Ausnahme. Hier habe ich nur 2 Paare finden können. Das 3. ist mit der 7. großen Papille verschwunden.

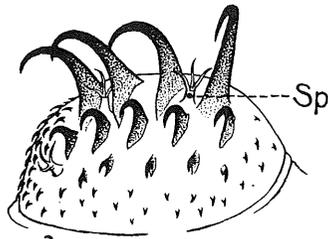


Abb. 34. *E. riparia*. Fußhöcker, Lage der 3 Sinnespapillen Sp zeigend.

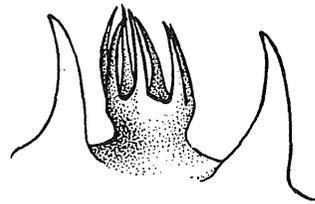


Abb. 35. *E. riparia*. Dorsolaterale Sinnesknospe vom 7. Segment, daneben 2 Hautborsten.

In etwas abgewandelter Weise gegenüber den Abdominalsegmenten tragen die Thorakalsegmente die Papillen. Diesen Segmenten fehlen die Fußhöcker und es entsprechen den drei Fußhöckerpapillen nur zwei nahe zusammengrückte ventrale Papillen. Es folgen dorsalwärts zwei zusammenstehende, eine große und eine kleine, die wiederum mit einer einzelnen großen Papille abwechseln, so daß dorsal wieder ein Papillenpaar steht. Diese Anordnung findet sich am II. und III. Thoraxsegment. Am I. Thorakalsegment tritt eine geringe Veränderung bezüglich der Platzverteilung auf der Haut ein, indem 2 oder 3 Paar aus der Reihe der übrigen herausgenommen

werden und eine zweite Reihe hinter der ersten bilden. Die Anordnung zeigt Fig. 33. Die seitliche Papille in der zweiten Reihe war sehr klein, möglicherweise handelt es sich nur um eine Mißbildung. In der zweiten Reihe steht nur eine Rosette, dafür sind in der ersten 2 vorhanden.

E. riparia habe ich eingehend untersucht und an *E. micans* fand ich dieselben Verhältnisse vor. Bezüglich der großen Papillen gelten die Befunde auch für *Cänia fumosa*. Es muß nur noch hinzugefügt werden, daß diese Art Papillen mit vier Zipfeln besitzt und nicht bloß 3.

Mundskelett. Das Mundskelett des dritten Stadiums gleicht dem zweiten. Auch Unterschiede zwischen *E. riparia* und *E. micans* fanden sich nicht. Wie auf Abb. 36 zu ersehen ist, hat es sich gegenüber dem des ersten Stadiums beträchtlich komplizierter gestaltet. Die Cephalopharyngealplatten sind zwar in gering veränderter Form wie auf dem ersten Stadium vorhanden. Doch im Gebiet des H-förmigen Zwischenstückes und der Mundhaken haben sich größere Umwandlungen vollzogen. Die Homologisierung und Buchstabenbenennung dieser Teile habe ich nach TRÄGARDH und M. STRASSBURGER vorgenommen.

Die Besprechung der Apparatur läßt sich am besten im Vergleich zu der des ersten Stadiums führen. Die Epipharyngealplatten entspricht so der Zahnplatte. In der gleichen Weise funktionieren noch die hinteren und vorderen Unterschlundstäbe. Über die Lagebeziehung der Epipharyngealplatte und ihrer Verbindungsstücke gibt eine Sonderzeichnung, Abb. 37, am klarsten Auskunft. Sie inseriert am ventralen Schlundstab wie auf Stadium 1. Durch einen starken Jochbogen ist sie in der Mitte versteift worden. Im Präparat erweckt dieser den Eindruck einer selbständigen Spange. Die Ansatzflügel der Platte bilden zwei lange Gräten, die leicht geneigt von hinten dorsal nach vorn ventral laufen. Sie inserieren am ventralen Schlundstab und

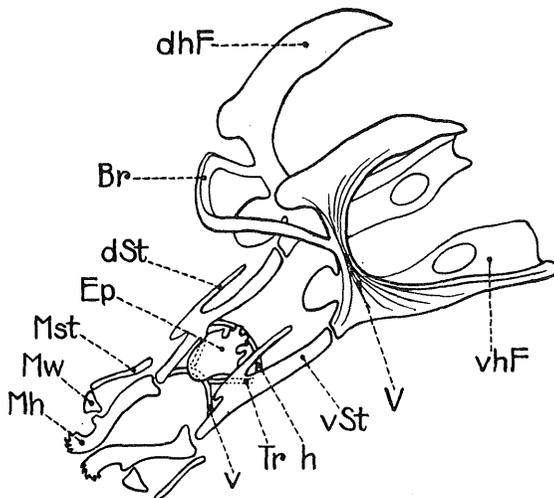


Abb. 36. *E. riparia*. Mundskelett des 3. Kleides. Ep Epipharyngealplatte. Mh Mundhaken. Mst Mundstäbe. Mw Mundwinkelstücke. Tr Träger. Weitere Erklärungen siehe Abb. 24.

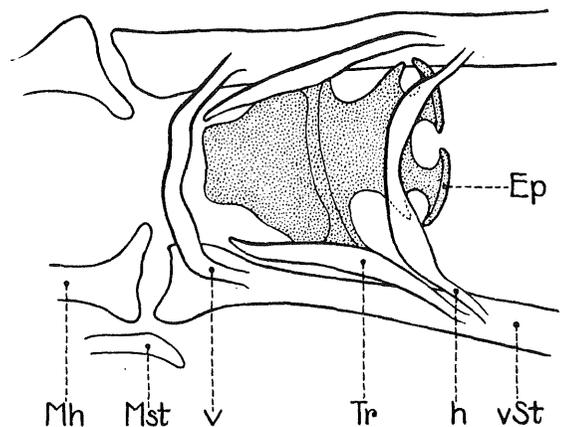


Abb. 37. *E. riparia*. 3. Stadium, H-förmiges Zwischenstück des Mundskelettes von unten gesehen. Erklärungen siehe Abb. 36.

sind die eigentlichen Träger der Platte. In der Literatur scheint man nicht genauer auf diese Gebilde geachtet zu haben. Ich möchte sie als Träger Tr bezeichnen. Der dorsale Schlundstab sitzt direkt dem ventralen auf und bildet einen starken Schutzbalken. Die Mundhaken dienen bekanntlich zum Hereinhaken der Nahrung in den Mund. Ihre Arbeit wird durch zwei weitere Chitingebilde unterstützt. Als Widerlager dienen ihnen die Mundwinkelstücke mw, die zu beiden Seiten der Mundöffnung liegen. Diese finden wiederum eine Stütze in zwei langen Chitinstäben, die ein Zusammenfallen der Mundöffnung verhindern, und für die Mundwülste feste Skelettstäbe bilden. Um die Zusammengehörigkeit mit den Mundwinkelstücken mw auszudrücken, ist die Bezeichnung „Mundstäbe“ gewählt worden. Die Mundhaken sind mit kleinen Zähnen besetzt.

Darmkanal. Vom Darmkanal möchte ich nur die topographische Lage schildern und dabei auf einige Besonderheiten hinweisen, die bisher an anderen Dipterenlarven noch nicht beobachtet wurden. So konnte ich in keiner Arbeit und in keinem Lehrbuch die Tatsache vermerkt finden, daß der 4. Coecasc Schlauch nicht nach vorn, wie die übrigen 3, gerichtet ist, sondern bis zur ersten Darmschlinge gerade nach hinten verläuft. Am Ende ist er mit einem feinen Bändchen am Darm befestigt und wird so in seiner Lage festgehalten. Diese Verhältnisse finden sich an allen drei Larven. Daß diesem Coecasc Schlauch eine besondere Funktion zukommt, konnte nicht beobachtet werden. Er ist in keiner Weise anders gebaut als die übrigen. Auch an Schnitten konnte keine andersartige histologische Zellstruktur erkannt werden.

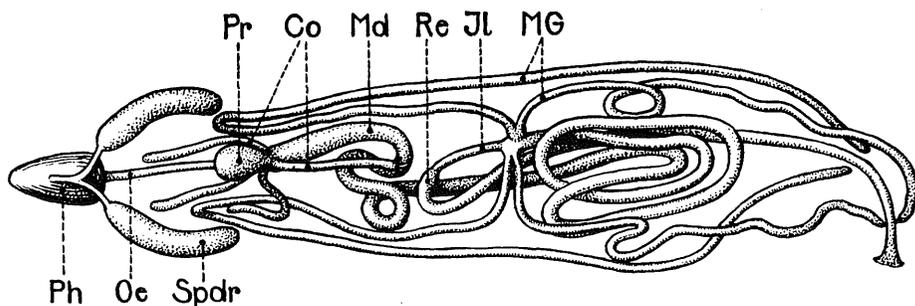


Abb. 38. *E. riparia*. Darmkanal mit Anhängen. Co Coecasc Schlauch. Il Ileum. Md Mitteldarm. MG Malpighi-Gefäße. Oe Oesophagus. Ph Pharynx. Pr Proventriculus. Re Rectum. Spdr Speicheldrüse.

Die Aufeinanderfolge und Ausbildung der einzelnen Darmteile zeigt Fig. 38. Die Zeichnung von TRÄGARDH ist in verschiedenen Punkten falsch wie der Vergleich zeigt. An den Pharynx schließt sich der dünne Oesophagus an. Zusammen mit dem ersten Mitteldarmabschnitt bildet er den Proventriculus. Der eingestülpte Abschnitt des Oesophagus reicht bis zur Ansatzstelle der vier Cöcasc Schlauch in den Mitteldarm hinein. Der Mitteldarm zeigt zwei Windungen. Die vordere einfache Windung hat nur einen aufsteigenden und absteigenden Ast. Zur zweiten Darmschlinge legt sich der Darm in zwei Windungen und hat drei auf- und drei absteigende Äste. Der dritte aufsteigende Ast geht an der Einmündungsstelle der vier malpighischen Gefäße in den Enddarm über. Der Enddarm teilt sich in ein kurzes, dünneres Ileum und in

ein dickeres, viel längeres Rectum. Nur das Rectum wird von Tracheen versorgt, das Ileum dagegen nicht. Im Endteil besitzt das Rectum eine starke Ringmuskulatur, wie sie auch bei anderen Dipterenlarven beobachtet wurde.

Malpighische Gefäße. Als Anfang des Enddarmes finden sich 2 Paar malpighische Gefäße, ein vorderes und ein hinteres Paar, die je eine gemeinsame Mündung am Pylorus haben. Sie stellen gleichmäßige dünne Schläuche dar, deren Inhalt aus kleinen tropfenförmigen Flüssigkeitskugeln besteht. Feste Konkremente befinden sich in ihnen nicht, auch besitzen sie keinen erweiterten Teil, wie z.B. *Eristalis*. Weder äußerlich noch histologisch ist an ihnen etwas wahrzunehmen, was auf eine gesteigerte Exkretionstätigkeit schließen ließe. In den Endabschnitten liegen die Flüssigkeitskugeln ohne Zwischenräume nebeneinander, weshalb die Gefäße dort dunkler erscheinen als in den Basalabschnitten. Das vordere Paar ist länger als das hintere. Es zieht von seiner Ursprungsstelle am Darm erst nach vorn, biegt in Höhe des Gehirnes um und erstreckt sich im geraden Verlauf durch den ganzen Körper bis zur Ausmündung des Darmes. Das hintere Paar zieht in kleinen Schlängelwindungen gleich nach hinten bis zum letzten Segment und liegt dem Enddarm an, bildet aber keine offene Kommunikation mit ihm, wie histologische Schnitte zeigten. Auch das erste Paar ist durch Bändchen am Enddarm befestigt.

Fettkörper. In den Larven von *Ephydra* und *Cänia* schimmert in den ersten Segmenten ein grün gefärbter Körper durch die weiße Haut; es ist der vordere Teil des Fettkörpers. Zwei keilförmige Zell-Lappen durchziehen das 3. Thorakalsegment

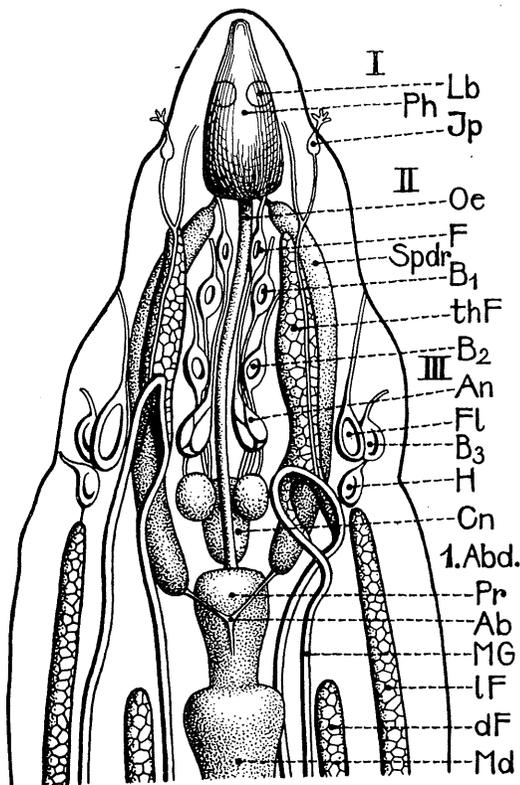


Abb. 39. Thorax und 1. Abdominalsegment der Larve von *Ephydra riparia* F. I—III 1.—3. Thoraxsegment. Ab Aufhängebändchen der Speicheldrüsen am Proventrikel. Au Imaginalscheiben der Augen, B₁—B₃ der Beine. Cn Centralnervenkomplex. dF dorsaler Fettkörper. F Imaginalscheibe der Fühler, Fl der Flügel, H Halteren, Ip Puppenhörner, Lb des Labiums. lF lateraler Fettkörper. Md Mitteldarm. MG Malpighi-Gefäße. Oe Oesophagus. Ph Pharynx. Pr Proventrikel. Spdr Speicheldrüse. thF thorakaler Fettkörper.

und sind mit den vorderen malpighischen Gefäßen eine kurze Strecke verwachsen. Sie beginnen im 2. Thorakalsegment etwa in Höhe des ersten äußeren Astes. In Abb. 39 sind die Anfangsstücke der vier Lappen des abdominalen Fettkörpers zu sehen, der eine unverhältnismäßig stärkere Entwicklung erreicht als der thorakale. Bei einer verpuppungsreifen Larve füllt er alle Lücken des Körpers aus und umwächst alle Organe.

Schließlich kann die Besprechung der Entwicklung nicht abgeschlossen werden, ohne das Puppenstadium zu erwähnen. Die wesentlichen Angaben sind bereits im 4 und 7. Kapitel geschehen, und es bleibt nur noch übrig, wenig nachzutragen. Die Puppenzeit für *E. riparia* beträgt bei 20—22° C genau 8 Tage. Ein Entwicklungszyklus von *E. micans* betrug 20 Tage. Am 5. 7. 1937 wurden zwei *micans*-Weibchen eingefangen. Am 18. 7. verpuppten sich die ersten Larven. Am 25. 7. abends schlüpften vier Imagines. Die Temperatur schwankte zwischen 19 und 21° C. Für *Cänia fumosa* gelten die gleichen Angaben wie für *E. riparia* und *micans*. Die Temperatur hat auf die Entwicklungsdauer einen großen Einfluß. Der für die cyclorhaphen Dipterenpuppen typische T-förmige Schlupfspalt ist bereits an der Haut der Larve vom dritten Stadium vorgebildet und mikroskopisch gut zu erkennen. Er erstreckt sich vom ersten Thorakal- bis zum ersten Abdominalsegment, wie Abb. 40 zeigt.

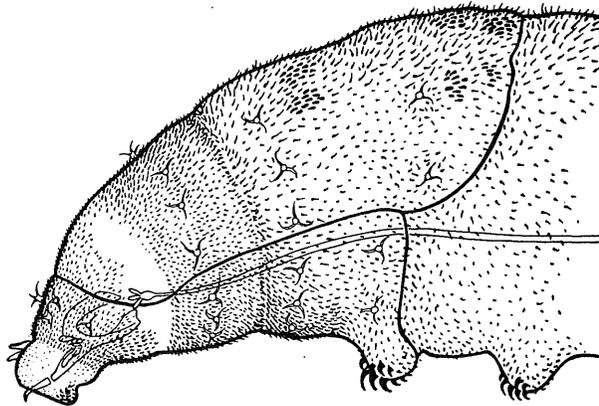


Abb. 40. *E. riparia*. An der Larve vorgebildete Sprengungsnaht des Puppentönnchens.

9. Zusammenfassung.

Für das Auftreten der untersuchten Ephydrinen sind folgende Faktoren maßgebend:

1. der Salzgehalt,
2. die Möglichkeit zur Tracheenatmung an der Oberfläche für solche Arten, die dem Wasser nicht genügend Sauerstoff entziehen können.
3. die geeigneten Überwinterungsverhältnisse.

Innerhalb der Gattung *Ephydra* läßt sich eine Entwicklungsreihe aufstellen, wie mit steigendem Salzgehalt verstärkte Hautatmung eintritt.

Die Messungen des Atemrohres belegten die Oberflächenvergrößerung der Haut.

Die Entwicklungstendenz konnte auch an einer einzelnen Art, *Ephydra riparia* FALLEN, nachgewiesen werden. Je salzreicher das Medium, desto länger das Atemrohr.

Das ökologische Verhalten der Larven fand in der Ausbildung des Tracheensystems eine morphologische Ergänzung.

Gegenüber den untersuchten Tubifera-Arten hatten die Ephydrinen, *E. riparia* und *Cänia fumosa* eine viel geringere Versorgung der inneren Organe.

An beiden Formen wurde festgestellt, daß die Fettkörpertracheen vollkommen fehlen. Der gesamte Fettkörper und die malpighischen Gefäße bleiben frei von Tracheen.

Nicht versehen wurden fernerhin die Imaginalscheiben.

Die IX. Darmtrachee fehlt vollständig.

Darmkiemen sind nicht vorhanden.

Cänia hat nur 6 Paar innere Äste.

Vordere und hintere Kommissur sind bei beiden Gattungen vorhanden.

Verschiedenheiten in der Ausbildung der Hautmuskeltracheen traten an den Ephydrinen insofern auf, als an *Ephydra* zum größten Teil nur Haut versorgt wurde, während an *Cänia* die meisten Zweige zu den Muskeln zogen. Diese Differenz wurde durch die für beide Arten eigentümliche Lebens- und Bewegungsweise erklärt.

Das Tracheensystem der Puppe ist zusammengesetzt aus alten larvalen und neu angelegten pupalen Teilen. Die übernommenen larvalen Tracheen dienen zum Sezernieren der Luft und werden beim Übergang in das Puppenstadium nicht mitgehäutet.

Der von TRÄGARDH am 6. Darmast beobachtete Tracheenkörper stellt eine Queranastomose dar. Er hat eine besondere biologische Aufgabe. Nach dem Verpuppen platzt hier das Tracheensystem auseinander und die von den Tracheen sezernierte Luft tritt in die Leibeshöhle.

Aus dem Körperinnern gelangt die Luft durch den letzten Trennungsring am Tracheenhauptstamm in das äußere Puparium. Das Freilegen des Ringes geschieht im Verlaufe der Häutung zur Puppe.

Züchtung und Entwicklung der Larven wurde besprochen und dabei Unterscheidungsmerkmale der Larvenstadien von *E. riparia* angegeben. Für die erwachsenen Formen aller drei Arten geben Abbildungen, Photographien und Beschreibung Erkennungskriterien an. Die äußere Hautstruktur aller drei Arten wurde angegeben. Nach jeder Häutung füllten sich die neuen Tracheen durch Gasabscheidung mit Luft.

Die topographische Lage des Darmkanals wurde beschrieben und dabei die Besonderheit festgestellt, daß ein Coecaschlauch nach hinten umgeschlagen ist, während die übrigen drei nach vorn gerichtet sind.

Physiologisch erwies sich *E. riparia* als euryhalines Salzwassertier. Es besaß einen nahezu konstanten Innendruck in einem Außenmedium von 4—36‰. Beim direkten Überspringen großer Salzstufen tritt nur ein geringes Schwanken der Innenkonzentration ein, die sich bald wieder auf den alten Wert einstellt. Stufenweises Überführen

in verdünnteres oder konzentrierteres Außenmedium ergab keine Zu- oder Abnahme des Körpergewichts.

Zum Bestimmen des O₂-Bedarfs wurden die Larven von *E. riparia* von 34⁰/₀₀ allmählich nach 2⁰/₀₀ umgesetzt. Der Verbrauch an O₂ nahm konstant ab. Aus diesen Versuchen wurde geschlossen, daß die Haut gegen Wasser und Salz weitgehend impermeabel ist, und daß in Serienversuchen Stoffwechselforgänge die osmoregulatorische Leistung vollkommen überdecken.

Gegen mechanische Verletzungen ist *E. riparia* wenig empfindlich. Das Abschneiden eines Stigmenrohrs führt zur Regeneration eines neuen.

10. Schrifttum.

1. ALDRICH, M. J. The biology of some western species of the dipterous genus Ephyridae. — J. New York, Entg. Society. Vol. XX, Nr. 2, 1912.
2. BARGER, G. Eine mikroskopische Bestimmung des Molekulargewichts. — Ber. dtsch. chem. Ges. 37 (1904).
3. BEADLE. The effect of salinity changes on the water content and respiration of marine invertebrates. — J. exp. Biol. 8, 1931.
4. BECKER, TH. Dipterologische Studien, IV. — Berliner Entomolog. Ztschr. 41. Bd., H. 2/3, 1896.
5. CLAUS, A. Vergleichende physiologische Untersuchungen zur Ökologie der Wasserwanzen. — Zool. Jb. Phys., Bd. 58, H. 3, Jena 1937. Siehe dort weitere Literatur.
6. COLDITZ, F. C. Beiträge zur Biologie der Mansfelder Seen. — Ztschr. wiss. Zool. 108, 1914.
7. CRESSON, E. T. jr. Studies in the Dipterous family Ephyridae. Paper III. — Trans. Americ. Ent. Soc. Philadelphia. 56, 1930.
8. DUNAVAN, D. A study of respiration and respiratory organs of the rat-tailed maggot *Eristalis arbustorum* L. — Ann. ent. Soc. Amer. Vol. 22, 1929.
9. FRIEDRICH, H. Einige Beobachtungen über das Verhalten der *Alderia modesta* Lov. im Brackwasser. Biol. Ztrbl. Bd. 57, 1937.
10. GÄBLER, H. Die postembryonale Entwicklung des Tracheensystems von *Eristalis tenax* L. — Z. Morph. Ökol., 19, 1930.
11. GELLHORN. Lehrbuch der allgemeinen Physiologie, 1931.
12. GRESENS, JOH. Versuche über die Widerstandsfähigkeit einiger Süßwassertiere gegenüber Salzlösungen. — Z. Morph. Ökol., 12, 1928.
13. HARNISCH, O. Einige Beobachtungen über Atmungsgröße, Leibeshöhlenflüssigkeit und Enddarm von *Chironomus thummi*. — Verh. Dtsch. Zool. Ges., 1929.
14. —. Osmoregulation und osmoregulatorischer Mechanismus der Larve von *Chironomus thummi*. — Ztschr. f. vergl. Phys., 21, 1935.
15. HENDEL. Zweiflügler oder Diptera. II. Allgem. Teil. — DAHL, die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile. 11. Teil, Jena 1928.
16. HERMANN, FR. Über den Wasserhaushalt des Flußkrebsses. — Ztschr. vergl. Phys., 14, 1931.
17. HIRSCH, E. Salzwässer und Salzfaunen. Arch. f. Hydrobiologie, Bd. X, 1915.
18. HÖVENER, MARIA. Der Darmtraktus von *Psychoda alternata* und seine Anhangsdrüsen. — Z. Morph. Ökol., 18, 1930.
19. JONES, BURLE, J. Catalogue of the Ephyridae with Bibliography and Description of New Species. — University of Calif. Publications Entomologie, Vol 1, No. 1, Okt. 1906.
20. KARL, O. Thalassabionte und Thalassophile *Diptera Brachycera*. — Tierwelt der Nord- und Ostsee, Teil XI c₂.

21. KEMPER, H. Morphogenetische Untersuchungen des Tracheensystems von *Psychoda phalaenoides*. — Westf. Prov. Ver. f. W. u. Kunst, 1925.
22. KÖNIG, KUHLMANN, THIENEMANN. Die chemische Zusammensetzung und das biologische Verhalten der Gewässer. — Landwirtschaftl. Jahrb., XI., 1911.
23. KOWALEWSKY, A. Beiträge zur nachembryonalen Entwicklung der Musciden. — Ztschr. wiss. Zool. Bd. 45, 1887.
24. KRÜGER, FR. Biologie und Morphologie einiger Syrphiden-Larven. — Z. f. Morph. Ökol. Bd. 6, 1926.
25. KÜCKENTHAL. Handbuch der Zoologie, 8. u. 9. Lfg., Berlin u. Leipzig 1937.
26. LINDNER. Die Fliegen der palaearktischen Region. Lfg. 10 u. 11, Stuttgart 1924. Siehe dort weitere Literatur.
27. MARTINI. Über Beeinflussung der Kiemenlänge von Aedes-Larven durch das Wasser. — Verh. Intern. Ver. theor. u. angew. Limnologie. Vol. 1, 1923.
28. MEIJERE, T. C. DE. Über die Prothorakalstigmen der Dipterenpuppen. — Zool. Jb. Anat. 15, 1902.
29. OBERTHÜR, K. Untersuchungen an *Frontonia marina* FABRE DOM aus einer Binnenlandsalzquelle. — Arch. f. Protistenkunde, Bd. 88, 1937.
30. PACKARD, A. S. On Insects inhabiting salt water. — Silliman's American Journ. Science and Arts. New Haven, 1871.
31. —. On Insects inhabiting salt water. — Proceedings of the Essex Institute, Vol. 6, 1868, issued Salem 1870.
32. —. On Insects inhabiting salt water. — American Naturalist, II, 1871.
33. PAUSE, J. Beiträge zur Biologie und Physiologie der Larve von *Chironomus gregarius*. — Zool. Jb. (Allg. Zool.), 36, 1918.
34. PING, CHIH. The biology of *Ephydra subopaca* LOEW. — Cornell Univ. Agric. Expt. Sta. Mem. 49, 1921.
35. REES, J. VAN. Beiträge zur Kenntnis der inneren Metamorphose von *Musca vomitoria*. — Zool. Jb. (Anat. u. Ont.), Bd. III, 1889.
36. REMANE, A. Die Brackwasserfauna. — Verh. d. dtsh. Zool. Ges. 1934.
37. RÜHLE. Das larvale Tracheensystem von *Drosophila melanogaster* MEIGEN und seine Variabilität. — Ztschr. wiss. Zool., Bd. 141, 1932.
38. SCHULZ, E. Das Farbstreifensandwatt und seine Fauna, eine biologisch-biozönotische Untersuchung an der Nordsee. — Kieler Meeresf., Bd. I, 1936.
39. SCHMIDT, R. Die Salzwasserfauna Westfalens. — 41. Jahresb. d. westf. Prov. Ver. Wissensch. u. Kunst, 1913.
40. SNODGRASS, R. E. Principles of insect morphology. — Graw-Hill Book Company, New York and London, 1935.
41. STOKES. The structure of insect tracheae. — Science 1893, Vo. XXI—XXIII.
42. STRASSBURGER, E. H. *Drosophila melanogaster* MEIGEN usw. — Berlin, Julius Springer, 1935.
43. STRASSBURGER, M. Bau, Funktion und Variabilität des Darmtraktes von *Drosophila melanogaster* MEIGEN. — Ztschr. wiss. Zool., Bd. 140, 1932.
44. SUWAROW. Zur Beurteilung der Lebenserscheinungen in gesättigten Salzseen. — Zool. Anz. 32, 1908.
45. THIENEMANN, A. Das Salzwasser von Oldesloe. Biologische Untersuchungen unter Mitwirkung zahlreicher Fachgenossen. — Mitt. geogr. Ges. u. Naturk. Mus. Lübeck. 2. Reihe, Lübeck 1926.
46. —. *Mysis relicta* in sauerstoffarmen Tiefenwasser und das Problem der Atmung in Salz- und Süßwasser. — Zool. Jb. allg. Zool., Bd. 45, 1928.

47. THORPE, W. H. The biology of the petroleum fly *Psilopa petrolei* Coq. — Trans. Ent. Soc., London 5, 1930.
 48. TRÄGÅRDH, J. Entwicklungsgeschichte der Larve von *Ephydra riparia* FALLEN. — Arkiv Zoologie, Bd. I, Stockholm 1903. Siehe dort weitere Literatur.
 49. WAHL, BRUNO. Über das Tracheensystem und die Imaginalscheiben der Larve von *Eristalis tenax*. — CLAUS, Arbeiten aus dem Zool. Institut Wien, Bd. XII, 1900.
 50. WANDOLLECK. Zur Anatomie der cyclorhaphen Dipteren-Larven. — Abh. u. Ber. Zool. Museum Dresden 1899.
 51. WEBER, H. Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen. — Fortschr. Zoologie, I, 1937.
 52. WEISSMANN, A. Die nachembryonale Entwicklung der Musciden. — Ztschr. wiss. Zool. 14, 1864.
 53. ZAVATTARI, E. Ricerche morfologiche ed etologiche sul dittero alofilo. *Ephydra bivittata* LOEW. — Mem. R. Com. talassogr. Ital. Tom 38, 1921.
-