

Ann. Naturhist. Mus. Wien	88/89	B	405–429	Wien, November 1986
---------------------------	-------	---	---------	---------------------

Die polymetabole Larval-Entwicklung der Waffenfliegenart *Hermetia illucens*. – Ein Beitrag zur Metamorphose der Stratiomyidae¹⁾

The polymetabol development of the soldier fly larva *Hermetia illucens*. – A contribution to the Metamorphosis of the Stratiomyidae.

Von FRITZ SCHREMMER²⁾

(Mit 7 Tafeln)

Manuskript eingelangt am 5. November 1985

Zusammenfassung

Vorletztes und letztes Larvenstadium der Waffenfliege *Hermetia illucens* zeigen so große morphologische Unterschiede, wie man sie sonst bei 2 verschiedenen Arten von Waffenfliegen erwarten würde. Die morphologisch erfaßbaren Unterschiede, beider Larvenstadien der genannten Art, werden in mehreren Abbildungen deutlich dargestellt und zusammenfassend beschrieben. Die Differenzen werden hier erstmals als funktionelle erkannt, insofern als den beiden Larvenstadien im Lebenszyklus der Art, offenbar ganz verschiedene Aufgaben zukommen. Im vorletzten Stadium besitzt die Larve noch funktionierende, lebhaft bewegliche Mundwerkzeuge und ist, so wie alle jüngeren Stadien, eine ausgesprochene, saprophage Freßlarve. Diese häutet sich noch einmal, ist dann erwachsen, nimmt daher keine Nahrung mehr auf, zeigt aber eine verstärkte Tendenz zur Fortbewegung. Sie wird daher, im Gegensatz zur mehr stationären, d. h. am Fraßort verweilenden Freßlarve, als Wanderlarve bezeichnet. Mit diesem Wandel von der Freßlarve zur Wanderlarve ist nicht nur eine Reduktion der Mundwerkzeuge, sondern auch eine Umformung des Larvenkopfes verbunden. Am Kopf fallen die seitlich stärker vorgewölbten Augen auf, weniger auffällig, aber bedeutsamer erscheint die nach unten gekrümmte, vom Labrum gebildete Kopfspitze, die der Wanderlarve die Fortbewegung erleichtert. Die Wanderlarve bleibt nach einer mehr oder weniger langen Wanderzeit, an einem ihr zusagenden Ort (Versteck), liegen und erstarrt zum Puparium. Im Inneren desselben entsteht dann die Fliegenpuppe.

Es wird dargelegt, daß es notwendig ist, in Zukunft bei allen Arten von Waffenfliegen, deren letzte beide Larvenstadien einen Gestaltwandel zeigen, vorletztes (Freßlarve) und letztes Larvenstadium (Wanderlarve, auch Puparium) zu beschreiben.

Summary

Penultimate and final larval instar of the soldier fly *Hermetia illucens*, as in some other subfamilies of the Stratiomyidae, have such a different appearance, like the larvae of two different species. – The purpose of this article is to show and to describe with some illustrations the morphological differences of the two larval stages. In this contribution, for the first time it is demonstrated, that the morphological differences of the two larval stages are to be understood clearly functional. The younger, penultimate

¹⁾ Mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

²⁾ Adresse des Autors: Prof. Dr. FRITZ SCHREMMER, Seidengasse 13/II/10, A-1070 Wien.

larva has rapidly scraping and moving mouthparts, she is a saprophagous eating larva, while the final instar has reduced and unmovable mouthparts. The last larval instar has also a different form of the head. The eyes are more prominent, and the top of the head, which is built up by the labrum, is bent down like the beak of an eagle. It is used by a forward-movement as a hook to fix the head in the rough soil, when the larva is moving forward by the body-contraction. The last instar is wandering about for some time, mostly to move away from the place where she was feeding. After some time she rests at an agreeable place, and soon she becomes unmovable, her skin hardening to build a case for pupation. This unmovable stage is always named puparium. It is suggested, that in future it would be advisable to describe both of the larval forms in all of the species, changing their form before pupation.

Einführung und Problemstellung

Vor 35 Jahren hatte ich neben den Larven von *Lasiopa villosa* (Clitellariinae) auch solche von *Chloromyia speciosa* (Sarginae) – die beide damals noch nicht beschrieben waren – in Kultur. Die *Lasiopa*-Larve habe ich beschrieben (SCHREMMER 1953), die *Chloromyia*-Larve jedoch nicht, und zwar aus folgendem Grund: Ich hatte etwa 20 *Chloromyia*-Larven in Kultur. Nach erfolgreicher Überwinterung der im Herbst gesammelten Larven (Wien, Leopoldsberg-Südhang), entdeckte ich zu meiner Überraschung, daß ich nicht nur eine Art von Larven, wie ich bis dahin angenommen hatte, sondern ein Gemisch von mindestens 2 Arten vorliegen hatte. Dies konnte ich mir damals nicht anders erklären, als daß ich zu Beginn der Zucht, die noch jungen und kleinen Larven, nicht hatte unterscheiden können. Da die weitere Zucht beider Larvenformen jedoch ausschließlich Imagines von *Chloromyia speciosa* lieferte und auch die leeren Puparien alle gleichgestaltet waren, stand ich zunächst vor einem Rätsel. Obwohl ich der richtigen Schlußfolgerung aus meiner Beobachtung damals schon ganz nahe war, ließ ich die Larvenbeschreibung bis auf weiteres unbearbeitet. Sie ist inzwischen beschrieben worden (DUŠEK and ROZKOŠNÝ 1964, ROZKOŠNÝ 1982). Heute weiß ich, daß mir damals kein Gemisch der Larven zweier *Chloromyia*-Arten, sondern nur vorletzte und letzte Larvenstadien der einen Art, *Chloromyia speciosa*, vorlagen. Es war damals noch nicht bekannt, daß bei dieser Larvenart, wie bei allen anderen Larvenarten aus der Unterfamilie der Sarginae, vorletztes und letztes Larvenstadium in mehreren Merkmalen sehr deutlich voneinander abweichen (ROZKOŠNÝ 1982, pag. 117 und Plate 67: 1–11). Kennzeichnend für das letzte, gegenüber dem vorletzten Larvenstadium (das auch Puparium genannt wird) sind u. a. die an der Kopfkapsel seitlich stärker vorgewölbten Augenhöcker.

Eine in Kolumbien (Südamerika) durchgeführte Massenzucht der neotropischen Stratiomyiden-Art *Hermetia illucens* (Hermetiinae), deren letzte 2 Larvenstadien, eine der Larve von *Chloromyia speciosa* (– den Larven der Sarginae –) entsprechenden Formwandel durchmachen, gab mir Gelegenheit das Problem eines Formwandels der Larven bei bestimmten Stratiomyiden-Arten zu studieren, und wie ich hoffe, auch einer Klärung näher gebracht zu haben. Wesentlich gefördert und erleichtert wurde meine erst jetzt zu Ende gebrachte Untersuchung durch die sehr wertvolle, monographische Bearbeitung der europäischen Stratiomyidae durch ROZKOŠNÝ 1982 Vol. 1; 1983 Vol. 2).

Hermetia illucens (Unterfam. Hermetiinae) ist eine ursprünglich neotropische Art; heute ist sie über alle wärmeren Gebiete der Erde verbreitet (Verbreitungskarten bei ROZKOŠNÝ 1983, Vol. 2, Maps 68, 69). In Europa wurde sie an der französischen, spanischen und italienischen Mittelmeerküste festgestellt.

Während eines Kolumbienaufenthaltes im Jahre 1973 habe ich die Eiablage der Fliege beobachtet (Abb. 8) und anschließend eine große Zahl von Larven bis zur Imago aufziehen und alle Entwicklungsstadien auch fixieren können. Über die Zucht wird später noch berichtet.

Die Entwicklung und Verpuppung der Stratiomyiden-Larven

Um die Metamorphose von *Hermetia illucens*, die nachfolgend näher dargestellt wird, richtig beurteilen zu können, muß zunächst das, was schon bisher über die Larvalentwicklung und Metamorphose der Stratiomyidae bekannt ist, vorangestellt werden.

Alle Stratiomyidae verpuppen sich im Inneren der Haut des letzten Larvenstadiums. Die letzte Larve häutet sich nicht mehr. Sie ist eine Zeitlang noch mobil und vagil, bleibt aber nach einer mehr oder weniger langen Zeit des Umherwanderns (– ich nenne sie daher eine Wanderlarve! –) an einer ihr zusagenden Stelle unbeweglich liegen. Ihre für die Stratiomyidenlarven charakteristische, chagrinierete, ledrige, durch Kalkeinlagerungen verstärkte Haut, erstarrt schließlich. Dadurch wird die adulte Larve zu einem relativ starren, schützenden Gehäuse für die in ihrem Inneren sich bildende, freigliedrige Fliegenpuppe. Dieses letzte Larvenstadium wird allgemein auch als Puparium bezeichnet. Ich beschränke die Bezeichnung Puparium bewußt auf das tatsächlich unbeweglich gewordene, letzte Larvenstadium. – Da bei vielen Stratiomyidenlarven, z. B. den aquatischen Stratiomyinae, das letzte Larvenstadium mit dem vorletzten und den vorhergehenden, morphologisch voll übereinstimmt, war es möglich, die Larvenform einer bestimmten Art allein an Hand eines leeren Pupariums (von der Fliege bereits verlassenen) zu beschreiben. Das ist vielfach auch geschehen, und zumeist heißt es dann zu Beginn der Beschreibung: „larva and puparium“ – z. B. MALLOCH 1917, pag. 323) womit stillschweigend eine Gleichheit von Larve und Puparium ausgedrückt werden sollte. Die Gleichsetzung von letztem Larvenstadium und Puparium hat oft zu Unklarheiten oder Mißverständnissen geführt. Für die Sarginae und Hermetiinae ist eine Formulierung – „larva and puparia“ – unzulässig, weil sie nicht mehr eindeutig ist, insofern als bei diesen das letzte Larvenstadium mit dem vorletzten Larvenstadium nicht übereinstimmt. Das letzte Larvenstadium – die adulte Larve – erstarrt zwar bei allen Arten von Stratiomyiden zu einem Puparium, aber bei den Larven der oben genannten Unterfamilien (– terrestrische Gruppen –) ist die letzte, gegenüber der vorletzten Larve, deutlich verändert, insbesondere ist die Kopfform eine andere geworden. Wir kommen darauf noch zurück.

Wer die Larve einer Stratiomyidenart noch nicht kennt, d. h. sie keiner bestimmten Gattung oder Art zuordnen kann, muß für die Bestimmung oder Beschreibung der Art wissen, ob ihm eine reife, adulte Larve vorliegt oder nicht.

Meine seinerzeitigen Untersuchungen des letzten Stadiums der Larve von *Chloromyia speciosa* und des leeren – von der Fliege bereits verlassenen – Pupariums, führten zur Entdeckung des am Thoraxrücken der adulten Larve vorgebildeten und vorgezeichneten I-förmigen Schlüpfspaltes.

Das Kennzeichen für adulte Stratiomyidae-Larven

Solange das vermutlich letzte Larvenstadium einer Stratiomyide noch beweglich ist oder noch herumkriecht, besteht in den meisten Fällen für den Beobachter die Unsicherheit, ob ihm eine schon adulte Larve, ein vorletztes oder ein noch jüngeres Larvenstadium vorliegt.

Eine Stratiomyidenlarve ist dann adult, so konnte ich es an verschiedenen Stratiomyiden-Larven wiederholt feststellen, sobald man an ihr, die am Rücken der Thoraxregion markierten, vorgebildeten Rißlinien, des künftigen I-förmigen Schlüpfspaltes – durch den die Imago das Puparium verlassen wird – erkennen kann. Durch eine lineare Reihung der Hautwarzen, gewissermaßen, entlang an beiden Seiten der künftigen Rißlinie, entstehen Doppelreihen von Hautwarzen, die sich deutlich von den nicht geordneten Hautwarzen der umgebenden Körperhaut abheben. Die Rißlinien selbst sind glatt, d. h. der Zusammenstoß der beiden Warzenreihen verläuft nicht zickzack oder wellig, sondern gerade. Die so vorgezeichneten Rißlinien sind ein zuverlässiges Kennzeichen dafür, daß eine Larve adult ist oder reif ist ein Puparium zu werden.

Es handelt sich um 3 Linien, 2 querliegende und eine dorsomediane, die die beiden Querlinien verbindet und senkrecht zu diesen verläuft, die also zusammen ein großes „I“ bilden (– vgl. Abb. 2 a). Beim Schlüpfen der Fliege reißt die Rückenhaut des Pupariums entlang dieser vorgebildeten Linien auf. Durch den entstehenden I-förmigen Spalt drängen zuerst der Kopf und die Rückenwölbung des Brustabschnittes der fertigen Fliege nach außen. Es muß noch besonders hervorgehoben werden, daß die Rißlinien sofort nach der letzten Larvenhäutung, also von Geburt des adulten Stadiums an, erkennbar sind. Sie werden nicht erst während oder am Ende der beweglichen Phase (Wanderlarve), wenn die Larve zum Puparium wird, ausgebildet.

Die vordere quere Rißlinie verläuft knapp hinter dem Vorderrand (Umschlagsrand) des 2. Brustsegments, unmittelbar vor den Fußpunkten der in einer Querreihe stehenden, segmentalen 6 (3+3) Dorsalborsten. Sie verläuft nicht gerade, sondern ist genau in der Mitte in eine kurze caudad weisende Spitze ausgezogen – sodaß die Linie als ganzes gesehen, eine liegende geschwungene Klammer bildet. An dieser kurzen Spitze beginnt die dorsomediane Rißlinie, die das zweite und 3. Thoraxsegment durchzieht und bis zur hinteren queren Rißlinie reicht, die im vorderen Viertel des 1. Hinterleibssegments liegt (Abb. 2 a). Da die vordere quere Rißlinie das 2. Thoraxsegment ringsum umgreift, wird beim Schlüpfen der Imago, Kopf und 1. Brustsegment des Pupariums als ganzes vom übrigen Pupariumkörper abgetrennt. Manchmal bleiben beide Teile, nur durch die zarte Puppenhaut verbunden, noch beisammen. Die hintere quere Rißlinie bleibt jedoch

auf die Rückenpartie des 1. Hinterleibssegmentes beschränkt. Der leere Pupariumkörper umfaßt daher die Thoraxsegmente 2 und 3 und 8 Abdominalsegmente.

Das Auffinden der Rißlinien – praktische Hinweise

Um an einer adulten Larve die vorgebildeten Rißlinien sehen zu können, muß man die Larve gegebenenfalls von anhaftenden Schlamm-, Erd- oder Detritusteilen gründlich säubern (unter Wasser, mit Hilfe eines Pinsels) und anschließend bei schwacher Vergrößerung unter dem binokularen Mikroskop untersuchen. Manchmal ist Abtrocknen mittels Filterpapier von Vorteil. Liegt eine adulte Larve vor, dann findet man die Rißlinien am leichtesten, wenn man zuerst am Vorderrand des 2. Brustringes, dorsal in der Mitte, die caudad weisende Spitze der vorderen Querlinie aufsucht (Abb. 2 a). Nach meinen Erfahrungen ist der vorgebildete Schlüpfspalt auch bei den kleinen, adulten, nur 6 mm großen Larven von *Microchrysa polita* (Sarginae) unter dem Binokular gut zu sehen.

Die wissenschaftliche Beschreibung der Stratiomyidae-Larven

Solange die Larven und ihr Formwandel aus den Unterfamilien der Sarginae, Hermetiinae und Chrysochlorinae noch nicht beschrieben waren, war es möglich, die Larvenbeschreibung einer Art auf das letzte Larvenstadium, das spätere Puparium, zu beschränken. Bei Arten aus den genannten Unterfamilien wäre eine solche Beschränkung der Larvenbeschreibung wissenschaftlich unzureichend, weil sich letztes und vorletztes Larvenstadium so stark unterscheiden, wie sonst nur Arten oder Gattungen. Dieser, meines Erachtens, auf einen Funktionswechsel beruhende Formwandel der Larvenstadien einer Art, macht eine exakte Beschreibung und vielfach auch eine Abbildung der beiden letzten Larvenstadien notwendig. Die Änderungen wurden bei den Larven von *Hermetia illucens* schon wiederholt gesehen z. B. von BORGMEIER (1930), aber in ihrer Bedeutung nicht richtig erkannt. ROZKOŠNÝ (1983) beschreibt bei *Hermetia illucens* nur das letzte Larvenstadium (Puparium) ausführlich (l. c. Seite 172; Plate 10, 1–7), obwohl BORGMEIER (1930) und ebenso MAY (1960) auch das vorletzte Larvenstadium schon beschrieben und abgebildet hatten.

Nachfolgende Zitierungen aus der Bearbeitung der europäischen Stratiomyidae durch ROZKOŠNÝ (1982, 1983) sollen nicht als Kritik an der wissenschaftlichen Arbeit ROZKOŠNÝs gewertet werden, sondern sollen nur Beispiele dafür sein, wie sorgfältig man die Begriffe – vorletztes Larvenstadium („penultimate larval instar“) – und – letztes Larvenstadium oder Puparium („final larval instar or puparium“) auseinanderhalten muß, insbesondere bei den Arten, die bei der letzten Häutung einen Formwandel durchmachen, wie z. B. den Larven der Sarginae. Von *Sargus cuprarius* wird nur das letzte Larvenstadium (= Puparium) in Dorsal- und Ventralansicht abgebildet: Vol. 1, pag. 318, Plate 58, 1–2. Erläuternd heißt es zu diesen Abbildungen: „larva in dorsal and ventral view“. Korrekt müßte es heißen: „final larval instar or puparium in dorsal . . .“. Auf Tafel 69, fig. 16 wird von der gleichen Art nur der Kopf des Pupariums nochmals abgebildet. Zu

den figs. 2–17, heißt es erläuternd: *Sargus spp.*, „final larval instars and puparia“. Hier werden „final larval instar“ und „puparium“ offenbar als 2 verschiedene Stadien angesehen, weil sie durch „und“ und nicht durch „oder“ verbunden werden. Bei der Beschreibung der Larve von *Sargus cuprarius* (pag. 143) sagt ROZKOŠNÝ, daß die vorletzte Larve einen schlankeren Kopf, ohne Okularloben hat, aber ansonsten die gleiche Körperzeichnung („body pattern“) wie die reife Larve besitzt.

Der Mandibular-Maxillarkomplex sei bei der vorletzten Larve groß und kompliziert gebaut, nicht aber reduziert, wie bei der letzten Larve. – Die Abbildung des Kopfes einer vorletzten Larve fehlt. Nur bei *Sargus bipunctatus* wird Kopf und Thorax I auch von der vorletzten Larve (penultimate larval instar) in Dorsalansicht dargestellt (Tafel 69, fig. 1). Der Kopf der letzten Larve (final larval instar) wird insgesamt 4mal abgebildet, zweimal in Dorsal- und zweimal in Ventralansicht: Tafel 69, fig. 5–6 und Tafel 60, fig. 1 und 2.

Ob der Kopf des letzten Larvenstadiums (= Puparium) von *Chloromyia formosa* tatsächlich so aussieht wie er auf Plate 67, fig. 1 – „puparium“ – abgebildet ist, bezweifle ich sehr, obwohl ROZKOŠNÝ im Text (l. c. pag. 120) der Angabe BRINDLES (1965), nach dem die letzte Larve Okularloben besitzt, widerspricht und deutlich sagt: „I have studied final – instar larvae and puparia and can state that in this character the larvae of this species really are an expection“. – Da „final instar larvae and puparia“ immer, bei allen Stratiomyiden, gleichgestaltet sind, müßte es korrekt heißen, daß er vorletzte und letzte Larvenstadien (Puparien) untersucht und dabei festgestellt hat, daß bei der Art *Chloromyia formosa* vorletztes Larvenstadium und Puparium gleich aussehen, weil beide keine Okularloben besitzen. Träfe dies tatsächlich zu, dann könnten wir keinerlei Ordnung in die Mannigfaltigkeit der tierischen Formen bringen. Ich selbst habe nur die Art *Chloromyia speciosa* in Kultur gehabt, kann aber an eine solche Ausnahme bei der Art *Chloromyia formosa* nicht glauben.

ROZKOŠNÝ ist sehr wahrscheinlich dem Beispiel MCFADDENS (1967) gefolgt, der die Larvenbeschreibung bei allen Stratiomyidenarten auf das letzte Larvenstadium beschränkt wissen wollte. Bei der Besprechung der Gattung *Sargus* erklärt MCFADDEN (l. c. pag. 12): – daß die Larven der *Sargus*-Arten (Sarginae) zumeist unmöglich bis zur Art bestimmt werden könnten, außer es handle sich um vollreife Exemplare (adulte Larven oder Puparien). Jüngeren Stadien fehle nämlich das charakteristische Muster der Arten und anscheinend – so meint er – variiert auch die Kopfkapsel von Stadium zu Stadium. – MCFADDEN kapituliert damit aber nur scheinbar vor der Veränderlichkeit der Larven zwischen vorletztem und letztem Stadium. Er selbst beschreibt nämlich, einige Seiten später, neben dem Puparium von *Hermetia illucens* auch das vorletzte Larvenstadium dieser Art. Wird bei *Hermetia illucens* nur das letzte Larvenstadium beschrieben, dann können das vorletzte und alle jüngeren, die Freßlarvenstadien, nicht mit Sicherheit bis zur Art bestimmt werden. Eine solche Larvenbeschreibung wäre allein schon deshalb

unzureichend. Man muß nur daran denken, daß gerade die jüngeren, noch fressenden Larven, die sich am oder im Nahrungssubstrat aufhalten, viel häufiger gefunden und gesammelt werden als die adulten Larven, und daß gerade diese bis zur Art bestimmt werden sollen.

Im Gegensatz zu MCFADDEN bin ich jedoch überzeugt davon, daß nicht nur die letzten, sondern auch vorletzten und jüngeren Larvenstadien aller Arten aus der Unterfamilie der Sarginae etc. bis zur Art werden bestimmt werden können, sobald für jede Art vorletztes und letztes Larvenstadium beschrieben sein werden.

Der Formenwandel der Freßlarve zur Wanderlarve (und zum Puparium)

Kernpunkt der folgenden Darstellung ist nicht eine detailreiche und umfassende Beschreibung der beiden letzten Stadien (Freßlarve und Wanderlarve) der *Hermetia*-Larve, das sollen nach Möglichkeit die Abbildungen tun, – sondern das Aufzeigen des morphologischen Wandels, den die Larve – insbesondere deren Kopf – im letzten Abschnitt ihrer Entwicklung durchmacht. Wesentlich ist es, daß wir die auftretenden morphologischen Änderungen, z. T. wenigstens, auch funktionell verstehen lernen. Während die vorletzte Larve, – wie alle vorhergehenden Stadien – noch dem Nahrungserwerb nachgeht, also eine Freßlarve mit funktions-tüchtigen Mundteilen (Abb. 3 a, b) ist, ist das letzte Larvenstadium voll erwachsen, nimmt keine Nahrung mehr auf, besitzt reduzierte und unbewegliche Mundteile (Abb. 4 a, b), zeigt aber eine deutlich gesteigerte Tendenz zur Fortbewegung. Ich habe daher das letzte Larvenstadium, in seiner ersten Phase, als Wanderlarve bezeichnet. Sie hat zwar kein gerichtet angesteuertes, räumliches Ziel, aber ihr Bewegungsdrang führt sie vor allem vom veränderlichen, meist feuchten Fraßort (z. B. ein Aas, faulende Pflanzenstoffe u. a.) weg und zu einem trockeneren und stabileren Verpuppungsort hin. Am Ende der mehr oder minder langen Wanderphase, bleibt die Larve unbeweglich liegen und erstarrt schließlich mit ihrer stark verkalkten Haut zu einem Schutzgehäuse (Puparium) für die in ihrem Inneren sich bildende Fliegenpuppe. Die Puppe selbst nimmt nicht den ganzen Innenraum der erstarrten Larve (des Pupariums) ein. Augen und Stirn der Fliegenpuppe liegen im Puparium genau hinter der vorderen, quer verlaufenden Rißlinie des späteren, I-förmigen Schlüpfspaltes. Bei der Verpuppung werden alle lebenden Gewebe, Muskel, Nerven, Bindegewebe eingeschmolzen und aus der Kopfkapsel der Larve zurückgenommen; Puparien die bereits eine voll ausgebildete Puppe enthalten, besitzen eine durchscheinende Kopfkapsel, – das ist z. B. an konserviertem Material gut zu erkennen. Auch die Gewebe im hintersten Körperabschnitt der Larve (Analsegment und hinterer Teil des 7. Abdominalsegmentes) werden eingeschmolzen und zur Puppenbildung verwendet. Die schlüpfreifen Puparien erscheinen daher im hintersten Abschnitt etwas eingesunken oder depress.

Vorletztes und letztes Larvenstadium – Freßlarve und Wanderlarve – von *Hermetia illucens*

Die allgemeine Morphologie der Stratiomyidae-Larven wird hier vorausgesetzt. Auf Grund der mehr oder weniger parallelseitigen, flachen stab- oder bandförmigen Körperform, mit stumpf abgerundeten Hinterende (das nicht nach caudad verschmälert ist) kann *Hermetia illucens* als terrestrisch lebende Art gelten. Der Körper der *Hermetia*-Larve, der Kopf ausgenommen, ist dorsal und ventral anliegend kurz behaart (Pubeszenz). Die großen steifen Borsten, die in geringer aber konstanter Zahl pro Segment auftreten, werden zahlenmäßig erfaßt (Chaetotaxie) Abb. 1 a, b u. 2 a, b.

VORLETZTES LARVENSTADIUM = letztes Freßlarvenstadium, das sich durch vollständige und bewegliche Mundwerkzeuge auszeichnet. LETZTES LARVENSTADIUM = adulte Larve, ausgezeichnet durch reduzierte Mundteile. Es werden 2 Phasen unterschieden: 1. PHASE: Die adulte Larve ist eine Zeitlang vagil, bei manchen Arten kriecht die Larve wochenlang herum, – sie wird WANDERLARVE genannt. Mit dem Erlöschen des Wandertriebes bleibt sie zuletzt an einem ihr zusagenden Ort liegen und erstarrt in der 2. PHASE zum PUPARIUM, in dem sich die Puppe ausbildet. Hervorzuheben ist, daß die Wanderlarve schon von Anfang an unbewegliche Mundteiltrudimente hat und bereits den Schlüpfspalt für die Imago erkennen läßt.

In Zukunft wird man bei der Beschreibung der Larvalentwicklung von Stratiomyiden aus den Unterfamilien der Sarginae, Hermetiinae u. a., ganz allgemein, vorletztes und letztes Larvenstadium – in erster Linie die Kopfkapsel – in gleicher Ausführlichkeit beschreiben. – Nachfolgend ist dies für die Art *Hermetia illucens* bereits versucht worden. Statt langatmiger, wortreicher Beschreibungen, vieler morphologischer Details und topographischer Angaben, werden vorletztes und letztes Larvenstadium in Dorsal- und Ventralansicht in toto (Abb. 1 a, b, Abb. 2 a, b) und der Kopfabschnitt beider Stadien – stärker vergrößert – in Dorsal-, Ventral- und Lateral-Ansicht (Abb. 3 a, b, Abb. 4 a, b, Abb. 5 a, b) dargestellt.

Zeichenerklärung*)

Sie ist für alle Abbildungen zusammengefaßt und wird diesen hier vorangestellt. Die Abkürzungen sind alphabetisch geordnet. Beachte: Große Buchstaben bezeichnen stets Borsten (Chaetotaxie), kleine Buchstaben morphologische Details oder Regionen.

Es wurden absichtlich die von ROZKOŠNÝ (1982, Vol. 1, 248–249) eingeführten Abkürzungen verwendet.

I, II, III = Thoraxsegmente, 1–8 = Abdominalsegmente, (8 = Analsegment), a = Antenne, Ad = Anterodorsalborste, Ap = Apikalborste, aps = Apikalborste an der Maxille, as = Prothorakalstigma, asl = Analschlitz, Av = Anteroventralborste, Cf = Clypeofrontalborste, cf = Frontoclypeus, cl = Clypeus, D = Dorsalborste, Dl = Dorsolateralborste, gl = Wangenlappen, h = Kopf, L = Lateralborste, Lb = Labralborste, lb = Labrum, md = Mandibelteil, mds = Mandibelborsten, mx = Maxillarteil, mxf = Maxillarfächer, mxp = Maxillarpalpus, mxs = Maxillarborste, ps = Hinterstigma, Sa = Subapikalborste, Sl = Sublabralborste, V = Ventralborste, Vl = Ventrolateralborste, vp = Ventral-Platte.

*) Für die Ausführung der Zeichnungen (1974) danke ich Frau INGRID RANKER – Zeichnerin am Zoologischen Institut/Morphologie der Universität Heidelberg.

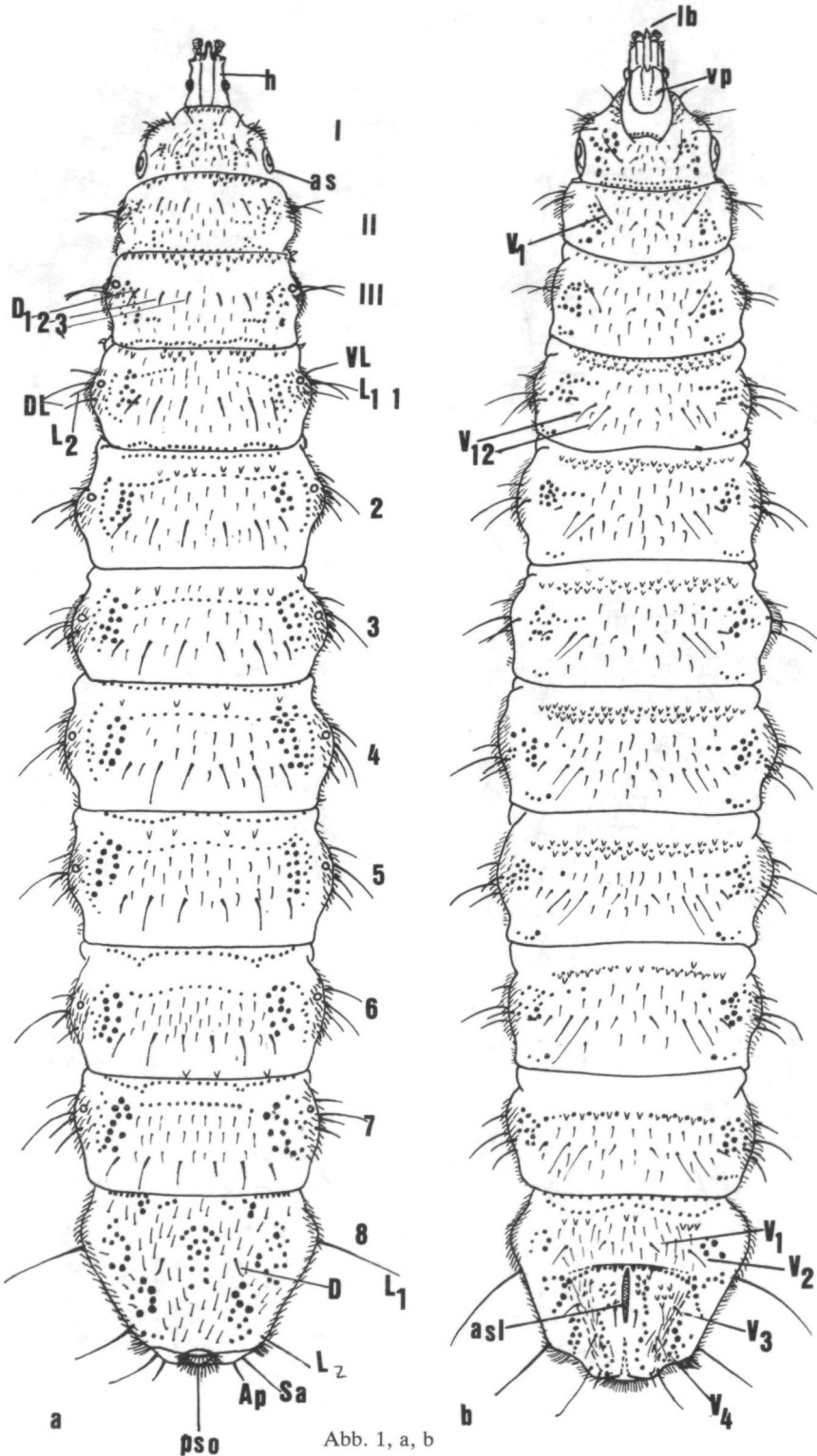


Abb. 1, a, b

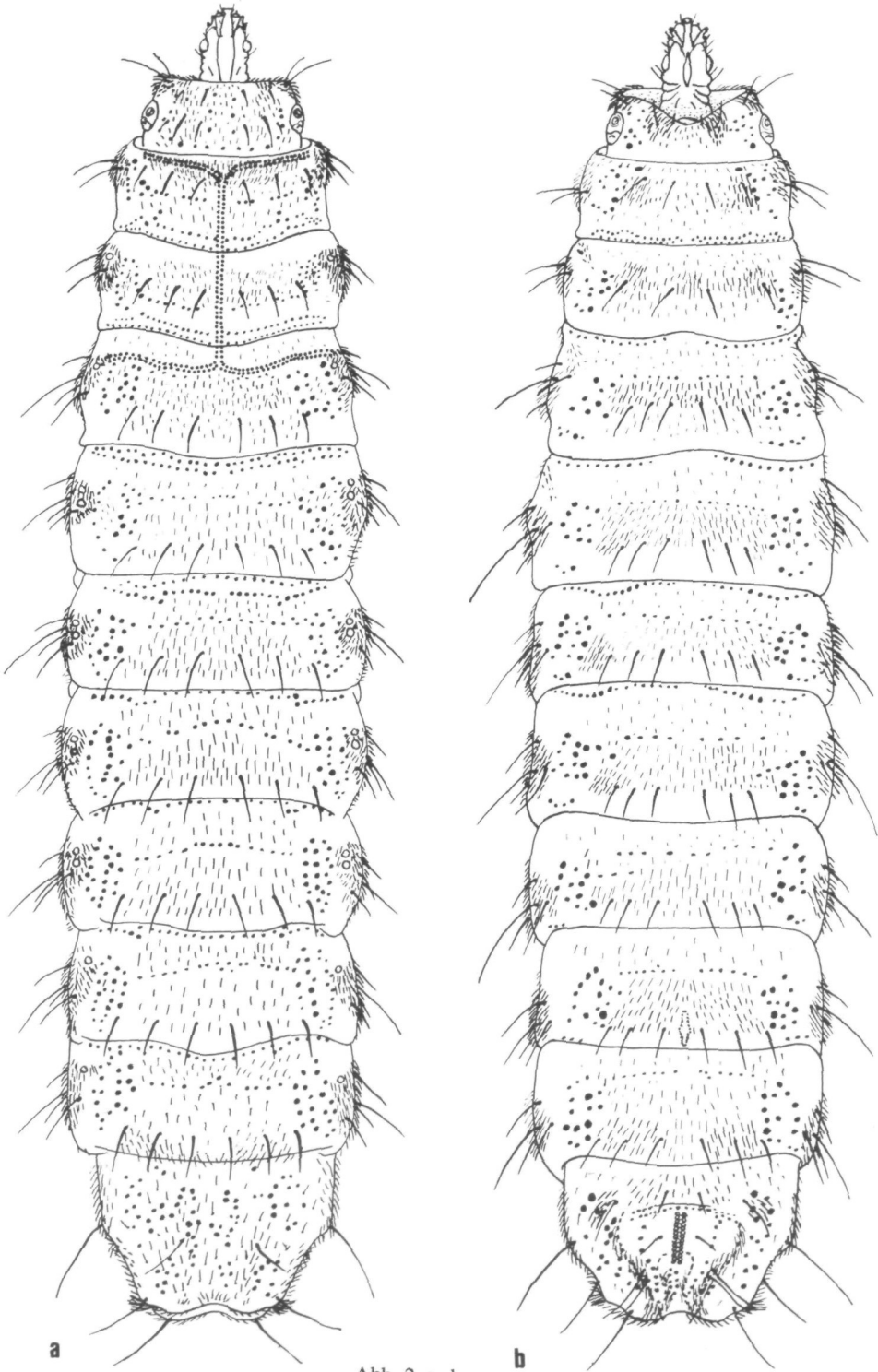


Abb. 2, a, b

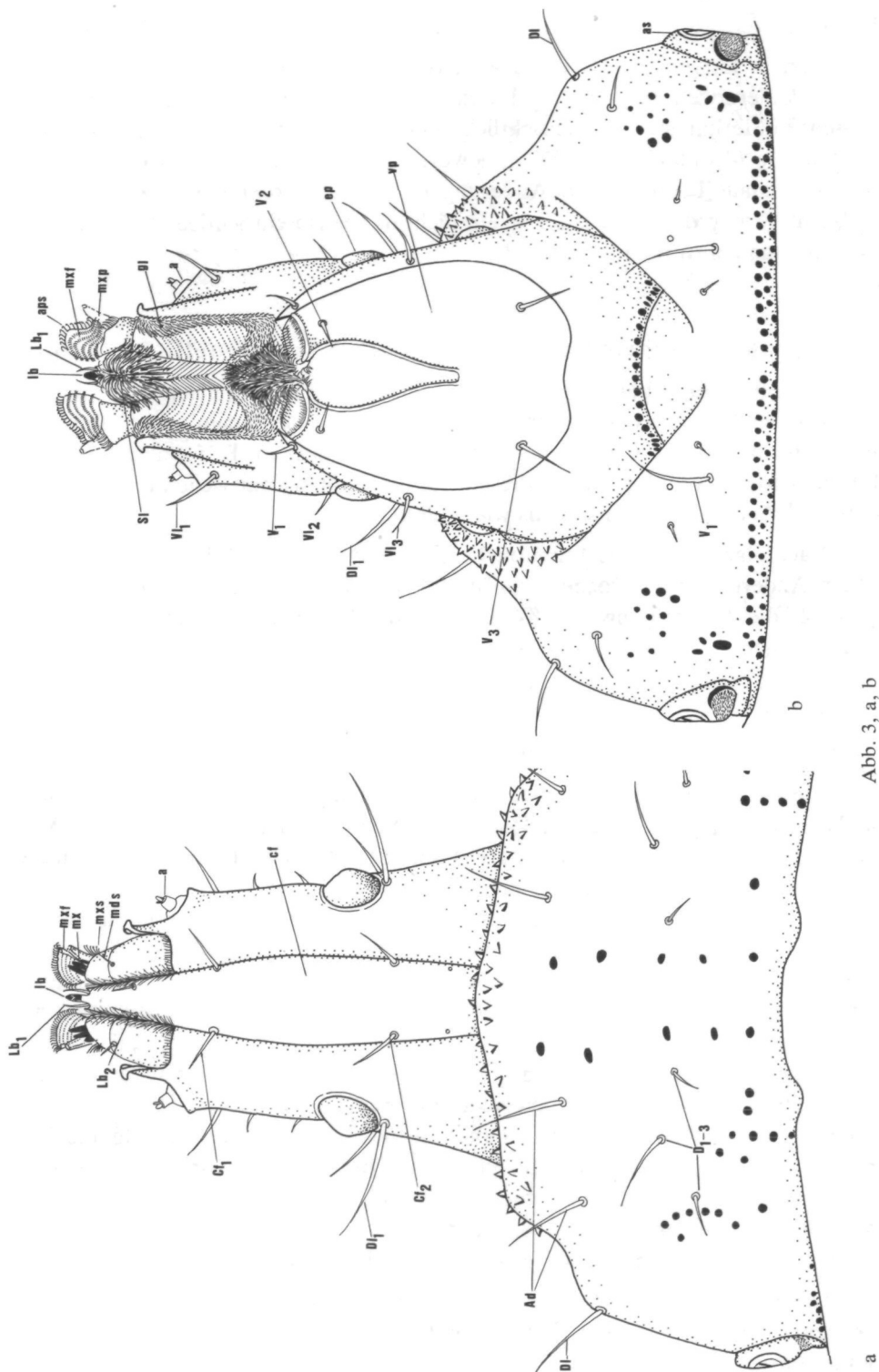


Abb. 3, a, b

Nach dieser vergleichenden und morphologischen Darstellung von vorletztem und letztem Larvenstadium von *Hermetis illucens*, können wir die morphologischen Änderungen aus rein praktischen Gründen zu zwei Gruppen ordnen. Erstens in Merkmale, die offensichtlich mit der Funktion der Larve zu tun haben, da wird die Morphologie als Form gewordene Funktion verstehen können. Die darüber hinaus beobachteten Änderungen, wie dichtere Pubeszenz, verstärkte Kalkeinlagerung der Haut etc. können nicht in ebenso einsichtiger Weise erklärt oder verstanden werden.

Die morphologischen Änderungen und ihre funktionelle Bedeutung

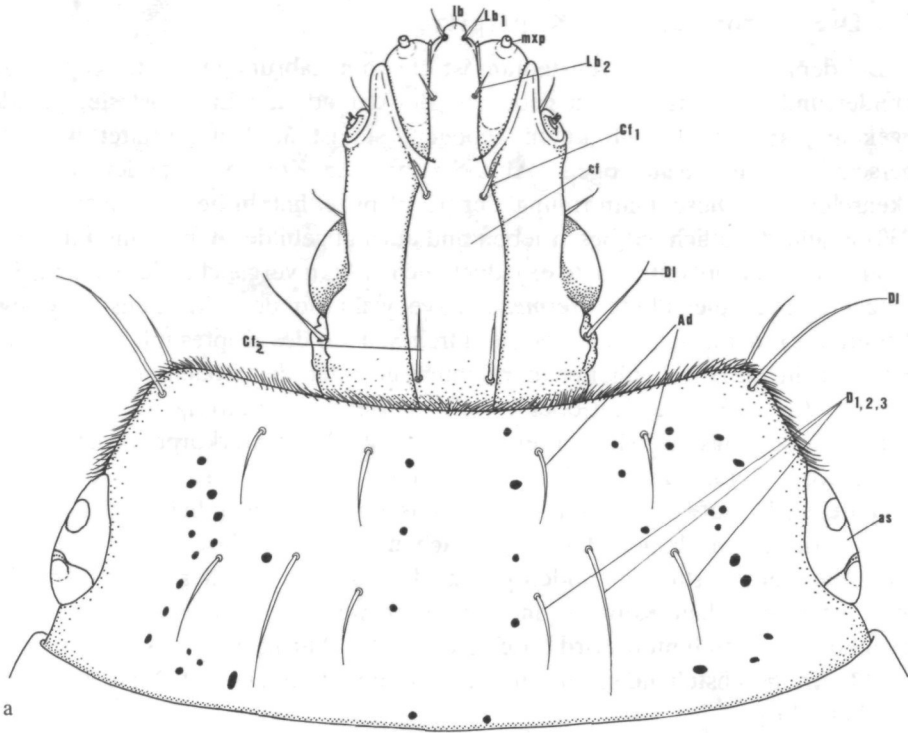
Daß eine adulte Larve durch die am Thoraxrücken markierten und vorgebildeten Sprenglinien des künftigen Schlüpfspaltes (für die Imago) gekennzeichnet ist, gilt nicht nur für die adulte *Hermetia*-Larve, sondern m. E. für alle Arten von Stratiomyidenlarven. Es wird in diesem Zusammenhang nur wegen der Vollständigkeit der Änderungen nochmals wiederholt.

Nachfolgend wird die funktionelle Bedeutung der auffälligsten morphologischen Änderungen besprochen: zunächst 1. die Reduktion der Mundwerkzeuge, dann 2. die Umformung der Kopfspitze und 3. die laterale Vorwölbung der Larvenaugen.

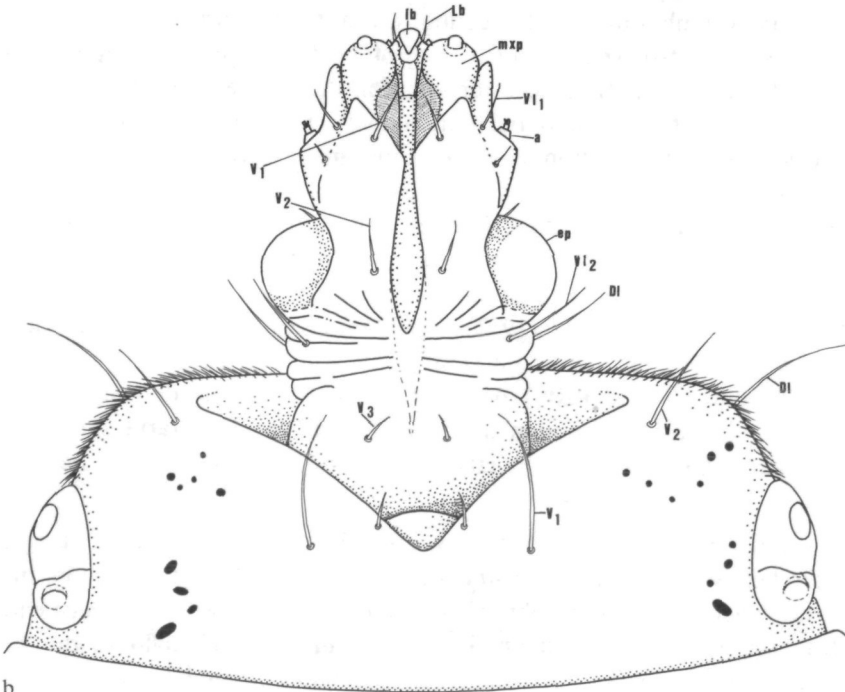
ad 1. Die Reduktion der Mundteile

Die Mundwerkzeuge arbeiten bei den Stratiomyidae-Larven in 2 zueinander und zur Mediosagittalebene parallelen, vertikalen Ebenen (SCHREMMER 1951). Von dem Mandibular-Maxillarkomplex greift der mit terminalen Fächerborsten ausgerüstete maxillare Spitzenteil über die Kopfspitze der Larve hinaus nach vorne und unten. Dieser in die Umwelt hinausgreifende Teil, der die Nahrung heranholt, ist beim letzten Larvenstadium, das keine Nahrung mehr aufnimmt, zurückgebildet. Der caudad anschließend sog. „gebänderte Abschnitt“ (Molarteil nach ROZKOŠNÝ) ist stark verschmälert und erscheint nur mehr als keilförmiger, zur Mitte hin zurückgezogener Teil (Abb. 4 a, b). Die reduzierten und überdies unbeweglich gewordenen Mundteile, stellen gewissermaßen nur mehr Lückenbüßer dar, die den keilförmigen Raum zwischen dem mittleren Clypeolabrum und den Seitenwänden der Kopfkapsel ausfüllen. Funktionstüchtig bleiben nur die Palpi maxillaris, die das Labrum beiderseits flankieren und mit ihren Sinnesorgane tragenden Kuppen über den Vorderrand des Labrums hinausreichen (Abb. 4 a, b). Beim Vorwärtskriechen übernehmen daher die Maxillarpalpen die Führung vor den Antennen, die ein wenig weiter caudad an der Kopfkapsel stehen.

Die Reduktion der Mundteile, vor allem der bei der Nahrungsbeschaffung aktiven Teile derselben, ist sofort verständlich, weil das letzte Larvenstadium, die adulte Larve, keinerlei Nahrung mehr aufnimmt.



a



b

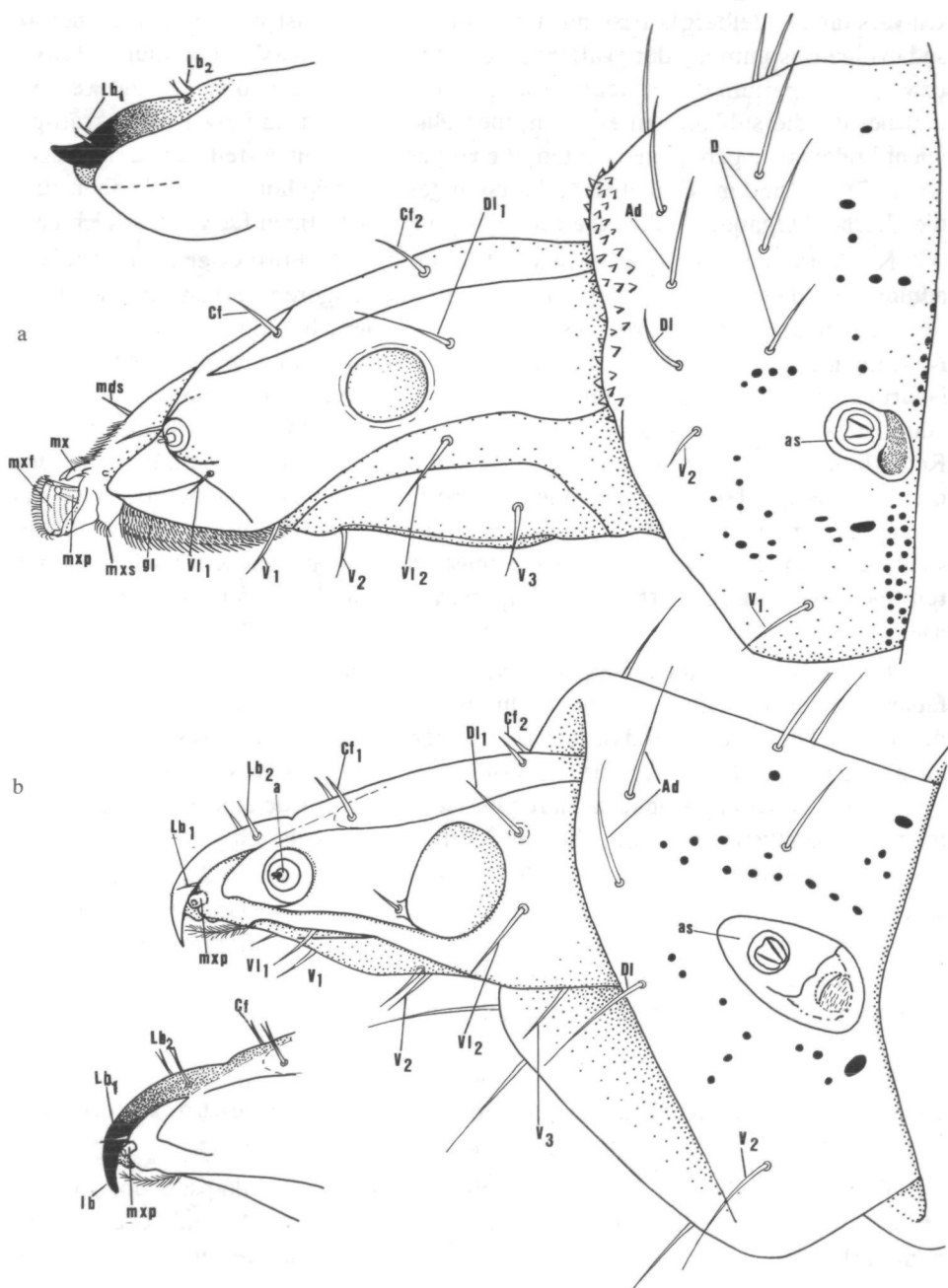
Abb. 4, a, b

ad 2. Die Umformung der Kopfspitze

Bei dem vorletzten Larvenstadium ist die vom Labrum gebildete Kopfspitze gerundet und leicht nach oben gebogen. Bei der adulten Larve ist sie, gerade umgekehrt, spitz und nach unten gebogen; sie ist ähnlich gestaltet wie der Oberschnabel eines Raubvogels (Abb. 5 a, b). Die Kopfspitze bildet eine Art Hakenschnabel. Diese Umformung der Kopfspitze hat bisher nur BORGMEIER (1930) in aller Deutlichkeit beschrieben und auch abgebildet. Über eine Funktion der veränderten Kopfspitze sagte er jedoch nichts. Man vergleiche die Abb. 5a, 5b. Beobachtet man die adulte *Hermetia*-Larve während des Kriechens (die sog. Wanderlarve), dann sieht man, wie sie durch Senken des Kopfes mit der hakigen Kopfspitze in die Unebenheiten der Unterlage oder des Bodens eingreift und damit ihr Vorderende festlegt oder verankert. Bei der darauffolgenden Kontraktion der Körperlängsmuskeln werden die Segmente des Hinterkörpers nach vorne, an den Kopf herangezogen. Dies geht oft so weit, daß sich die vordersten Segmente leicht aufwölben und damit etwas vom Boden abheben. Die Larve scheint vorne einen kleinen Buckel zu machen. Wird nun durch Hochheben des Kopfes die Verankerung im Boden gelöst, dann streckt sich der Körper und die Larve rückt, mit dem Kopf voran, ein Stück weiter vor. Ein Ausgleiten des Larvenkörpers nach hinten, wird durch die von der Bauchseite der Segmente in je einer Querreihe abstehenden und direkt nach hinten gerichteten Borsten verhindert (Abb. 2 b).

Die Umformung der Kopfspitze zu einem Hakenschnabel erleichtert der adulten Larve offenbar die Fortbewegung, was mit dem Auftreten eines gesteigerten Dranges zur Ortsbewegung in Einklang steht. Ein nicht unbedeutendes Argument, das für diese funktionelle Interpretation der Umgestaltung der Kopfspitze spricht, ist die Tatsache, daß bei den adulten Larven der Sarginae und der Chrysochlorinae die Funktion eines Hakenschnabels von 2 kräftigen von der Labrumspitze abstehenden, griffelartig verdickten oder wie Krallen gestalteten Borsten übernommen wird. Die 2 Borsten der adulten Sarginae-Larven oder die 2 Krallen der reifen *Chrysochlorina*-Larve haben meines Erachtens funktionell die gleiche Aufgabe wie der Hakenschnabel der fertigen *Hermetia*-Larve. Diese Borsten wurden von ROZKOŠNÝ (1982) als sublabrale Borsten (Sl = sublabral setae) bezeichnet und sind vom letzten Larvenstadium von *Sargus bipunctatus* abgebildet (l. c. Bd. 1, Seite 320, Tafel 20: 1–6, fig. 4). ROZKOŠNÝ betont, daß beim vorletzten Stadium die sublabralen Borsten noch nicht griffelartig verstärkt sind, sondern noch inmitten einer Gruppe von Haaren und normalen Borsten stehen (fig. 3, ebenda).

Ein weiteres hierher gehöriges Beispiel liefert uns die adulte Larve der neotropischen Waffenfliegenart *Chrysochlorina varia*. Die relativ große und mit auffallend langen und ungewöhnlich derben Borsten – wie mit Igelstacheln – bewehrte Larve, lag unter einem Stein und war, wie sich bald zeigte, bereits erwachsen und am Ort des Pupariumlagers. Die auf der Insel Trinidad gefundene Larve, ist jedoch erst nach mehreren Wochen des Herumkriechens im Zuchtbehäl-



ter, der nur Sand und keinerlei Nahrung enthielt, oberflächlich – nicht eingegraben! – liegen geblieben und zum Puparium erstarrt (Zoologisches Institut der Universität Heidelberg). Erst nach 5 oder 6 Wochen ist die Imago geschlüpft, sodaß eine Bestimmung der Waffenfiegenart möglich war. Von der adulten Larve, bzw. dem Puparium dieser neotropischen Art, soll hier nur so viel gesagt werden, daß bei ihr die sublabralen Borsten ebenfalls auftreten und zwar als 2 kräftige, leicht krallenartig gebogene Borsten, die von der Kopfspitze steil nach unten ragen (Abb. 7). Sie sind m. E. den Griffelborsten der Sarginae homolog und haben auch die gleiche Aufgabe, nämlich die Fortbewegung der fertigen Larve zu erleichtern.

Nun tritt die berechtigte Frage auf: Warum wird die Fortbewegung erst bei der adulten und nicht schon bei den vorhergehenden, jüngeren Larvenstadien verbessert? Da die adulte Larve, wie aus der Reduktion der Mundteile hervorgeht, keine Nahrung mehr aufnimmt, hat die verbesserte Fortbewegung, sicher nichts mit der Nahrungssuche oder dem Nahrungserwerb der Larve zu tun. Sobald die Larve adult ist, was neben dem Schlüpfspalt ihre hakig umgestaltete Kopfspitze und die Reduktion der Mundteile anzeigt, tritt bei ihr, in Übereinstimmung mit den morphologischen Umbildungen eine gesteigerte Fortbewegungstendenz – Vagilität – auf. Der erhöhte Wandertrieb soll m. E. die adulte Larve offenbar vom Fraßort wegführen, um einen wahrscheinlich weniger rasch vergänglichen, auch trockeneren und ungestörteren Ort für das Pupariumlager und die Verpuppung zu erreichen.

Hermetia- aber auch *Sargus*-Larven besiedeln verwesende Leichen, Aas, faulende Pflanzenstoffe (u. a. auch Obst), Kuhfladen, Ansammlungen von Hühnerkot etc. Diese Stoffe sind oft rasch veränderlich, z. B. durch Austrocknung und auch vergänglich. Da Aas, faulende Stoffe oder tierische Fäzes von verschiedenen saprophagen oder coprophagen Tieren besiedelt sind, würde eine adulte Larve, die im Nahrungssubstrat verbleibt, bei der Verpuppung sicherlich gestört werden.

Die Reduktion der Mundteile, besonders die Umformung der Kopfspitze zu einem Hakenschnabel oder das Auftreten von einem Paar sublabraler Griffel- oder Krallenborsten sowie die verstärkte Wandertendenz der adulten Larven, können als Anpassungen bestimmter Stratiomyiden-Larven an ein sich rasch veränderndes oder vergängliches Nahrungssubstrat aufgefaßt werden.

ad 3. Die stärker nach der Seite vorgewölbten Augenhöcker und die Blickrichtung der Augen

Bei der adulten Larve sind die Seitenwände der Kopfkapsel, dort wo die Ozellen stehen, auffällig stärker nach außen gewölbt (sog. Augenhöcker) als bei dem vorletzten Larvenstadium. Es ist das eines der markantesten Merkmale für eine adulte Larve (Abb. 4 a, Abb. 4 b).

Mit der Vergrößerung der Augenhöcker ist auch eine stärkere Drehung der Augenachsen (Blickrichtung) nach vorne zur Sagittalebene hin, verbunden. Die Augen blicken mehr nach vorne. Die Blickrichtung der Larvenaugen ist nicht

allein an der Pigmentverteilung, sondern auch an der Lage des Krümmungsscheitels der Augenlinse zu erkennen.

Da die Augen der adulten Larven (= Puparien) aller 3 Unterordnungen (Sarginae, Hermetiinae und Chrysochlorinae) mehr nach vorne blicken, wird vermutet, daß dies in Zusammenhang steht mit der Aufgabe der adulten Larve, sich noch vor dem Erstarren, im Puppenlager nach dem einfallenden Licht hin zu orientieren. Die Larve soll sich im Verpuppungsversteck, etwa im lockeren Erdboden oder z. B. im Spaltraum unter einer Steinplatte, so orientieren oder herumdrehen, daß ihr Vorderende (mit dem künftigen dorsalen Schlüpfspalt für die Imago) zum einfallenden Licht hin, also nach oben bzw. nach außen zeigt. Eine solche Orientierung des starren Pupariums erscheint sinnvoll, weil die aus ihm schlüpfende Fliege rascher zum Licht oder ins Freie kommt. Diese zunächst spekulative Annahme, stimmt überraschend gut überein mit einer Beobachtung die uns MAY (1961) mitteilte, daß nämlich die *Hermetia*-Larven in ihren Zuchten – sie bezeichnet die erwachsenen Larven als „prepupae“ – bevor sie zu Puparien erstarren, sich im Substrat besonders orientieren: „Before this occurred, the prepupae arranged themselves vertically in the medium with heads protruding above the surface“!

Weitere Veränderungen zwischen vorletztem und letztem Larvenstadium, die nicht funktionell interpretiert werden:

ad 4. Die Kalkinkrustation der Larvenhaut

Die Körperhaut der adulten Larve ist deutlich stärker mit Kalk inkrustiert als die jüngeren Freßlarvenstadien. Bei näherer Untersuchung der Kopfkapsel, besonders unter dem binokularen Mikroskop, sieht man, daß die reduzierten Mundteile, allein schon wegen der verstärkten Kalkinkrustation, die alle Furchen und Fugen ausfüllt und verflacht, unbeweglich sein müssen. Ergänzend muß hier noch eingefügt werden, daß die Inkrustation der Haut schon vor dem Abstreifen der letzten Larvenhaut, also noch innerhalb der geschlossenen alten Larvenhaut erfolgt. Der Kalk ist nämlich zunächst in der Exuvialflüssigkeit zwischen alter und neuer Kutikula gelöst und schlägt sich erst an der Körperoberfläche der neuen, nun adulten Larve nieder. Unverkalkt bleiben nur die Kuppen der Maxillarpalpen und Antennen, offenbar deshalb, weil sie zur Zeit der Wanderlarve noch eine Zeitlang als Sinnesorgane den Kontakt mit der Umwelt aufrecht erhalten müssen.

ad 5. Die Änderung der Pubeszenz und Borstenausstattung

Da die erwachsene Larve nicht größer, zuweilen sogar etwas kleiner ist als die vorletzte Larve, kann ihre vergleichsweise dunklere Färbung das Zeichen für ihr Erwachsensein sein. Der dunklere Habitus der adulten Larve beruht auf der dichteren, kurzen und anliegenden Körperbehaarung (Pubeszenz). Bei der vorletzten Larve ist die Pubeszenz weniger dicht und auch heller, mehr gelblich braun. Bei dieser sind auch die groben Körperborsten heller. Die steil abstehenden Dorsalborsten sind ringsum von feinen Seitenhärchen besetzt und erscheinen daher verdickt und mehr wedelartig. Die kräftigen dorsalen und ventralen Borsten

stehen in Querreihen, werden gezählt und segmentweise erfaßt (Chaetotaxie). Sie sind bei der adulten Larve auf der Ventralseite vermehrt: An den Thoraxsegmenten stehen zuletzt je 4 statt 2 und an den abdominalen Segmenten 6 statt 4 Borsten.

Ein charakteristisches Merkmal für die vorletzte Larve von *Hermetia illucens* ist eine an der Ventralseite der Körpersegmente, nahe deren Vorderrand befindliche Querreihe kleiner, dreieckig erscheinender, schwarzer Dörnchen. Auch die im Endsegment als medianer Längsschlitz ausgebildete Afteröffnung wird von solchen Dörnchen umstellt (Abb. 6 a). Der adulten Larve fehlen alle Dörnchen dieser Art (Abb. 6 b).

ad 6. Die Änderungen an den segmentalen Stigmen

Von den laterodorsal stehenden abdominalen Stigmen ist nur zu sagen, daß bei der adulten Larve, unmittelbar hinter den Stigmen der Segmente 2 bis 5 kleine, stäbchen- oder warzenartige Gebilde („pupal respiratory horns“) auftreten, deren Funktion als Atmungsorgane noch zweifelhaft ist.

Die Wanderlarve

Wir können die in den Punkten 1 bis 3 näher dargestellte morphologische und die Verhaltensänderung des letzten Larvenstadiums als Anpassungen an die bei der Entwicklung der *Hermetia*-Larve auftretenden neuen Aufgaben auffassen. Es scheint überhaupt so zu sein, daß Stratiomyidae-Larven die ein rasch veränderliches oder vergängliches Nahrungssubstrat (Aas, faulende Pflanzenstoffe, tierische Fäzes etc.) bewohnen, entwickeln, sobald sie erwachsen sind, eine eigene Larvenform. Diese letzte Larvenform nimmt keine Nahrung mehr auf, wächst nicht mehr und häutet sich auch nicht mehr, zeigt aber eine verstärkte Tendenz zur Ortsbewegung. Sie hat offenbar die Aufgabe das bisherige Nahrungssubstrat zu verlassen, jedenfalls kriecht sie eine mehr oder weniger lange Zeit herum, um nach Möglichkeit einen stabileren oder ungestörten Ort aufzufinden, an dem sie verbleibt und zum Puparium erstarrt. Ich habe diese Phase der adulten, ziellos herumwandernden *Hermetia*-Larve als Wanderphase und die Larve selbst als Wanderlarve bezeichnet.

Eine solche Wanderphase konnte ich in jüngster Zeit auch bei der Larve von *Sargus bipunctatus* beobachten. Die *bipunctatus*-Larve wurde zusammen mit mehreren Larven von *Microchrysa polita* (beide aus der Unterfamilie der Sarginae) aus einem Haufen faulenden Gras ausgelesen (Purgstall, Niederösterreich, 15. VII. 1985). Die an der Kopfkapsel seitlich stark vorgequollenen Augen, die unbeweglich gewordenen Mundteile und auch das Auffinden des vorgebildeten I-förmigen Schlüfspaltes, machten es gewiß, daß die Larve bereits erwachsen war. Es handelte sich zweifellos um eine adulte Larve in der Wanderphase. Tatsächlich kroch diese *Sargus*-Larve in dem kleinen, mit Nahrung beschickten Zuchtbehälter, langsam herum. Auch nachdem sie in einen sauberen, mit feuchtem Filtrierpapier ausgelegten Klarsichtbehälter umgesetzt worden war, veränderte sie noch täglich ihre Lage im Behälter, kroch auch unter das Filtrierpapier usw. Erst als sie zuletzt

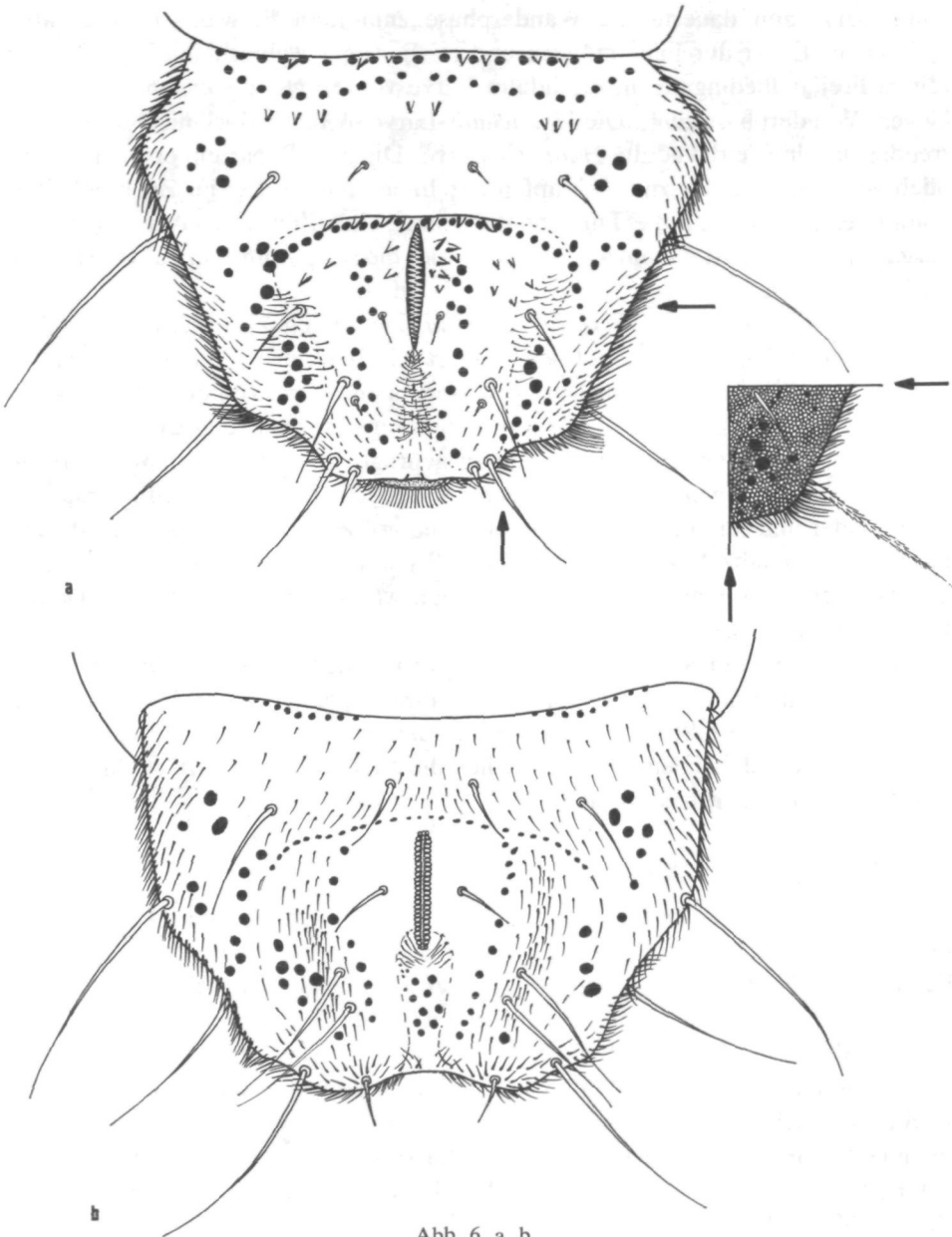


Abb. 6, a, b

am 26. VIII. 1985 ganz bestimmt orientiert (Kopfspitze zeigte zum Fenster) in den Behälter zurückgelegt worden war, blieb sie an der gleichen Stelle unverrückt liegen. Bedenkt man, daß die Larve zur Zeit der Aufsammlung, am 15. Juli, schon adult war, dann dauerte die Wanderphase zumindest 5, wahrscheinlich aber 6 Wochen. Es ist durchaus möglich und m. E. sogar wahrscheinlich, daß unter reinen Freilandbedingungen, die adulte Larve von *Sargus bipunctatus* eine noch längere Wanderphase zeigt. Die *bipunctatus*-Larve scheint jedoch nicht so wanderfreudig zu sein wie die adulte *Hermetia*-Larve. Die zum Puparium erstarrte Larve blieb vom 26. VIII. bis zum Schlüpfen der Imago am 15. IX. im Zuchtbehälter. Daraus ergibt sich für die Puppenentwicklung eine Zeit von etwa 3 Wochen. *Sargus bipunctatus* ist die einzige Stratiomyide, die so spät im Jahr (u. Umständen bis Mitte November) fliegt (ROZKOŠNÝ 1982, Bd. 1, S. 30).

Bei den Larven von *Microchrysa polita*, zur selben Zeit aus dem gleichen Haufen faulendem Gras ausgelesen, dauert die bewegliche Phase der adulten Larve – kenntlich an den seitlich stark vorragenden Augen (unter dem Binokular ist auch die Schlüpfnaht gut zu sehen) – nur wenige bis schätzungsweise 8 oder 10 Tage. Ihre Wandertendenz ist nicht sehr ausgeprägt, aber die adulten *Microchrysa*-Larven verließen regelmäßig den kleinen mit der schlammigen Nahrung beschickten Behälter und sammelten sich am Boden im größeren Zuchtbehälter (ebenfalls ein Klarsichtbehälter), wo sie unbeweglich liegen blieben. Genaue Aufzeichnungen habe ich nicht gemacht. Die Pupariumzeit war von etwa der gleichen Dauer, nämlich rund 10 Tage.

Da auch bei der adulten Larve der neotropischen Art *Chrysochlorina varia* eine lange Wanderphase und eine rel. sehr lange Pupariumzeit beobachtet wurde, scheint es bei allen Stratiomyidae-Arten, die bei der letzten Häutung einen Formwandel durchmachen und bei welchen die adulte Larve reduzierte Mundteile besitzt, eine Wanderphase zu geben.

Eiablage und Aufzucht der Larven von *Hermetia illucens*

Ort und Zeit der Beobachtungen: Kolumbien, Südamerika; Departamento Sucre, Ort Sincé; ausgedehntes Viehweidegebiet. Aufenthalt im Farmhaus der Familie Dr. KÜNZEL im August 1973; anschließend Gast bei Prof. LEOPOLD RICHTER (†) in Bogotá, dann Aufenthalt im Instituto Colombo Aleman in der Hafenstadt Santa Marta.

Während meines Aufenthaltes auf der Viehfarm in Sincé im August 1973, beobachtete ich die Waffenfleie *Hermetia illucens* bei der Eiablage, was mich veranlaßte die Art zu züchten und die Larvenentwicklung zu studieren. Die früheren Zuchtversuche mit dieser Waffenfiegenart von BORGMEIER (1930) und die von MAY (1961) waren mir damals noch unbekannt.

Eiablage, Eizahl

Die Waffenfleie wurde zufällig dabei beobachtet, wie sie in etwa 2 bis 3 cm Entfernung vom Eingang zum Nest der Stachellosen Biene, *Melipona anthidioides*,

ihre Eier ablegte. Das Bienennest befand sich in der fast durchgehend hohlen Hausmauer. Die „Mauern“ des Farmhauses bestanden aus 2 parallelen Wänden, jede aufgebaut aus halbierten, 4 bis 6 m hohen und 4 bis 7 cm dicken Bambusstäben. Innen und Außenwand dieser Hausmauer waren mit Kalkmörtel (ein Gemisch von Mörtel und Kuhmist) verputzt. Die in den Wänden nistende Bienenart, umgibt das unter 1 cm große Eingangsloch zu ihrem Nest mit einem bis über 2 cm dicken, rd. 2 handtellergroßen, unregelmäßig begrenzten Tarnbelag. Dieser



Abb. 7. *Chrysochlorina varia*, letztes Larvenstadium (Puparium), Kopf von schräg oben, vorne gesehen. Beachte die von der Kopfspitze steil nach unten ragenden kräftigen sublabralen Borsten. Fot. Heidelberg 1974.

schmutzig-erdige, dunkle Belag bestand aus allerlei Detritusteilchen, hauptsächlich aus trockenem Rindermist, Erde und einem dunklen, harzigen Kittstoff. Der Tarnbelag wurde von den Bienen oberflächlich noch mit trockenen, verschrumpelten Staubblättern (Filament + Anthere) belegt.

Die in einer größeren Mulde des Tarnbelags sitzende Fliege – kenntlich an den relativ langen und vorgestreckt gehaltenen Antennen (Abb. 8) hatte ihren Hinterleib so gegen die Wand zu gekrümmt, daß sie ohne Zweifel mit der Eiablage beschäftigt war; ganz in der Nähe konnten schon vorher abgelegte, miteinander verklebte Eierhäufchen gefunden werden.

Der charakteristische Ort der Eiablage ließ darauf schließen, daß die aus den Fliegeiern schlüpfenden Larven wahrscheinlich in das Bienennest einwandern, um sich dort von Abfällen oder direkt von den Nahrungsvorräten der Bienen zu ernähren.

Um zu erfahren, wie groß die Eiproduktion dieser Waffenfliegenart ist, wurde ein offenbar legereifes Weibchen, das vermutlich noch keine Eier abgelegt hatte, weil es sich noch im Inneren des Farmhauses aufgehalten hatte, unter dem binokularen Mikroskop seziiert. Von einem der beiden Ovarien wurden die Ovariolen gezählt und die Anzahl der Eier in einer Ovariole festgestellt. Ich kam auf etwa 600 Eier pro Ovarium, also auf insgesamt etwa 1200 Eier pro weibliche Fliege von *Hermetia illucens*. MAY (1961), deren Arbeit ich erst sehr viel später kennen-



Abb. 8. *Hermetia illucens*, die Fliege während der Eiablage. Sie sitzt links neben dem Eingang zu einem Bienen-Nest, inmitten des schmutzigen Tarnbelags. Fot. Sincé, Farmhaus Dr. Künzel, 30. 8. 1973.

lernte, hat eine Masse abgelegter und untereinander verklebter Eier ausgezählt. Sie gibt die Zahl 1026 an. Ein Wert der mit dem meinen einigermaßen gut übereinstimmt. Ein anderes Weibchen, das während der Eiablage neben dem Eingang zum Bienenest eingeklemmt und in eine Glastube eingesperrt worden war, legte in dieser noch zahlreiche Eier ab. Unter dem Stereomikroskop betrachtet, sind die etwa 1,3 bis 1,4 mm langen und schlank ovalen Eier dicht besetzt mit winzigen Tröpfchen einer klebrigen Flüssigkeit. Die frisch abgesetzten Eier sind nebelig trüb und an beiden Polen glasig durchsichtig.

Embryonalentwicklung und Schlüpfen der Erstlarven

Bei den im Raum Sincé herrschenden Außentemperaturen von durchschnittlich 27 bis 29 Grad Celsius, schlüpften aus den am 30. 8. p. m. abgelegten Eiern schon rund 48 Stunden später – am 1. 9. p. m. – die Erstlarven. Sie krochen

überraschend schnell herum und zeichneten sich durch den Besitz von 2 schwarzen Augenpunkten aus. Vermutlich sind es die Augenpunkte, die es den Junglarven ermöglichen u. a. das dunkle Eingangsloch zum Bienennest und damit auch ihre Nahrung aufzufinden.

Hier muß noch kurz erwähnt werden, daß schon BORGMEIER (1930) einen Teil der etwa 300 Larven von *Hermetia illucens*, die er zusammen mit Bruchstücken eines Nests von *Melipona clavipes* zugeschickt bekommen hatte, weiter züchtete. Er fütterte mit Bienenhonig, später – mit besserem Erfolg, auch mit faulem Fleisch.

Die Erstlarven meiner Zucht wurden mit dem abgestorbenen Inhalt der Waben eines Meliponinennestes gefüttert, das 2 Tage zuvor aus einem Erdtermenhügel ausgegraben worden war. Alle toten Bienenpuppen und -larven, aber auch die noch vorhandenen Honig- und Pollenreste, waren von den Larven in wenigen Tagen aufgefressen. Die Larven hatten auch die noch geschlossen gewesenen Zellen angebohrt und die Bienenpuppen bis auf die Haut aufgefressen.

Aufzucht und Nahrung der *Hermetia*-Larven

Da die rasch wachsenden Larven täglich mehr Futter verlangten, mußte ein anderes Futter gefunden werden. Sie wurden weiterhin mit reifen, auch angefaulten Früchten von Guayaba (*Psidium guayaba*) und mit Bananen gefüttert. Zwischendurch wurden auch tote Brut aus einem großen Wespennest (*Polybia dimidiata*) verfüttert. Da die Zucht mit den größer werdenden Larven zu umfangreich wurde, wurde nach und nach eine zunehmend größere Zahl von Larven abgetötet (in kochendem Wasser!) und in 75% Alk konserviert. Die Zucht mußte auch auf meine Reise nach Bogotá (13. 9.) mitgenommen werden, wo ich bis 9. 10. blieb, um anschließend nach Santa Marta zu übersiedeln. In Bogotá wurden die Larven mit den etwa faustgroßen Früchten von Papayelo (eine kleinfrüchtige Papaya-Art) gefüttert. Entsprechend dem kühleren Klima in Bogotá (in rund 2500 m NN) wurden die Zuchtbehälter mit den Larven nachts mittels eines Heizstrahlers warm gehalten. Schon während der Flugreise nach Bogotá waren die Larven in den Zuchtbehältern mit einer dicken Lage Zellstoff bedeckt gewesen. Der etwas feuchte, dicke Zellstoff wurde von den offenbar erwachsenen Larven nach allen Richtungen hin durchbohrt. Damals war ich noch der Meinung sie suchten einen Platz zur Verpuppung (eigentlich Liegeplatz zum Erstarren). Einige andere, etwas dunklere Larven, waren offenbar unentwegt am Boden der Kühlschranksdose (Zuchtbehälter) den Wänden entlang gekrochen und hatten dadurch unter dem Zellstoff einen ringförmig geschlossenen Kriechgang (Tunnel) erzeugt. Heute weiß ich, daß die dunkleren Larven ohne Zweifel adult waren und bei dem Herumkriechen im Kreis, ihren Wandertrieb abreagierten – es waren, wie ich sie jetzt nenne, Wanderlarven, die keine Nahrung mehr aufnehmen und die Bewegungsphase vor dem Erstarren im Pupariumlager durchmachen. Demnach dauerte die ganze Larvenentwicklung, gerechnet vom Schlüpfen aus dem Ei (30. 8.) bis zur erwachsenen Larve (letztes Larvenstadium, das später zum Puparium wird), bei reichlich

gemischter, pflanzlich-tierischer Kost und tropischen Temperaturen, kaum 14 Tage (30. 8. bis 13./14. 9.). In Bogotá waren am 21. 9. noch einige hellere Larven (Freßlarven) und zahlreiche dunklere Larven recht vagil. Nur einige gestreckt und unbeweglich gewordene Larven blieben zwischen den Zellstofflagen, dort wo man sie hingelegt hatte. Am 3. 10. waren alle älteren, dunklen Larven erstarrt. Am 9. 10. wurden sie auf die Flugreise von Bogotá nach Santa Marta mitgenommen. Schon während des Transportes und in der darauffolgenden Nacht waren zahlreiche Fliegen geschlüpft. Fast alle hatten sie verkrüppelte Flügel, weil sie keinen freien Raum zur Entfaltung und Streckung der Flügel hatten.

Die Gesamtentwicklung vom Ei bis zur Imago, dauerte, unter den aufgezeigten Zuchtverhältnissen, vom 1. 9. bis zum 9. 10., also etwa 40 Tage oder ca. 6 Wochen. Die Wachstumsperiode (= Freßzeit der Larven), die anschließende Wanderphase der adulten Larve und die Ruhezeit zur Verpuppung bis zum Schlüpfen der Imago, waren etwa gleich lang, nämlich jeweils rd. 2 Wochen.

Die Anzahl der Larvenstadien

Es war mir nicht möglich, die Anzahl der Larvenstadien, bzw. die Zahl der Häutungen einer Larve exakt festzustellen. Die Larven einer Zucht entwickeln sich nicht gleichmäßig, d. h. es häuten sich nicht alle zur selben Zeit. Man findet daher in jedem Zuchtbehälter verschieden große Larven, die gleich alt sind. Durch Messen konservierter Larven habe ich 7 Größenklassen unterschieden: Erstlarve oder Eilarve 0,9–1,8 mm, $L_2 = 1,8\text{--}3,5$ mm, $L_3 = 3,5\text{--}7,5$ mm, $L_4 = 8\text{--}11$ mm, $L_5 = 11\text{--}14$ mm, $L_6 = 14\text{--}17$ mm, $L_7 = 15\text{--}19$ (max. 23) mm. $L_6 = \text{Puparium}$.

Mit der letzten Häutung zur adulten Larve, die u. a. reduzierte, unbewegliche Mundteile besitzt, ist offenbar kein Wachstumsschritt verbunden. Es gibt adulte Larven, die merklich kleiner sind als eine helle Freßlarve mit funktionstüchtigen Mundteilen. Dies steht auch im Zusammenhang mit der Tatsache, daß Larven, die weibliche Fliegen liefern, nur durchschnittlich – nicht immer – größer sind, als solche, die männliche Fliegen liefern. Daneben gibt es, wenn auch viel weniger zahlreich, männliche Fliegen, die so groß, zuweilen sogar größer sind als ein Weibchen.

MAY (1961) züchtete in Neuseeland *Hermetia illucens* im Labor mit standardisiertem Stubenfliegen-Kulturmedium (Trockenmilch, Hefe, Wasser, Zellstoff) bei konstanter Temperatur (27,8 Grad C). Sie hat die Kopfkapselgrößen der Larvenexuvien gemessen und kam auf insgesamt nur 6 Larvenstadien, wobei das 6. Stadium („prepupa“) deutlich durch die reduzierten Mundteile charakterisiert ist. Ich halte es für durchaus möglich, daß man bei Messung der Kopfkapselgrößen nur 6 Larvenstadien unterscheiden kann.

McFADDEN (1967) hat schon festgestellt, daß vorletztes und letztes Larvenstadium von *Hermetia illucens* durchschnittlich gleichgroß sind, nämlich 18,6 mm lang. Die Größe der reifen Larven schwankt zwischen 19,5 und 21,5 mm, während die vorletzten Larven zwischen 19,5 und 25,5 mm groß sind.

Literatur

- BOHART, G. E. & J. L. GRESSITT (1951): Filth inhabiting flies of Guam. – B. P. Bishop Mus. Bull. **204**: 1–152.
- BORGMEIER, TH. (1930): Über das Vorkommen der Larven von *Hermetia illucens* L. (Dipt., Stratiomyidae) in den Nestern von Meliponiden. – Zool. Anz. **90**: 225–235.
- BRINDLE, A. (1965): Taxonomic notes on the larvae of British Diptera. – No. 23. The Geosarginae (Stratiomyidae), – Entomologist, **98**: 208–216.
- FURMAN, D.-P., R. D. YOUNG and P. E. CATTS (1959): *Hermetia illucens* (LINNAEUS) as a factor in the natural control of *Musca domestica* (L. s). – Journ. Econ. Ent., **52**: 917–921.
- HENNIG, W. (1952): Die Larvenformen der Dipteren. – Bd. 3, 628 Seiten; Berlin.
- (1973): Diptera (Zweiflügler). – In Handbuch der Zoologie, Bd. 4 (2), 2/31: 1–337. Berlin–New York.
- IIDE, P. (1965): Contribuicao ao conhecimento das formas imaturas de uma espécie de gênero *Chryschlorina* JAMES, 1939 (Diptera, Stratiomyidae). – Rev. Brasil. Biol. **25**: 429–438.
- JAMES, M. T. (1973): 26. Family Stratiomyidae. – In: A catalogue of the Diptera of the Americas south of the United States, 95 pp. Museu de zoologia, Universidade de Sao Paulo.
- JOHANNSEN, O. A. (1922): Stratiomyiid larvae and puparia of the North eastern States. – Journ. N. Y. Ent. Soc. **30**: 141–153 + 2 Tafeln.
- LINDNER, E. (1926): Dr. L. ZÜRCHERS Dipteren-Ausbeute aus Paraguay. – Stratiomyidae. Arch. Naturgesch., **92** (A12): 94–103.
- MALLOCH, J. R. (1917): A preliminary classification of Diptera, exclusive of Pupipara, based upon larval und pupal characters, with keys to imagines in certain families. – Part 1. Bull. Illin. State Lab. Nat. Hist., **12** (1915–1917): 161–410.
- MCFADDEN, M. W. (1967): Soldiers fly larvae in America north of Mexico. – Proc. U.S. Nat. Mus. **121**: 1–72.
- MAY, B. M. (1961): The occurrence in New Zealand and the life-history of the soldier fly *Hermetia illucens* (L.) (Diptera Stratiomyidae). – N. Z. Journ. Sci. **4**: 55–65.
- PERIS, S. V. (1962): *Hermetia illucens* (L.) por primera vez en Espana (Dipt. Stratiomyidae). – Publ. Inst. Biol. Apl. **33**: 51–56.
- ROBERTS, M. J. (1969): Structure of the mouthparts of the larvae of the flies *Rhagio* and *Sargus* in relation to feeding habits. – Journ. zool. Lond. **159**: 381–398.
- ROZKOŠNÝ, R. (1982, 1983): A Biosystematic Study of the European Stratiomyidae (Diptera) Vol. 1 – 1982 – 74 Tafeln, 60 Verbreitungskarten, VIII + 401; Vol. 2 – 1983 – 73 Tafeln, 76 Verbreitungskarten, VIII + 431. Series Entomologica **21**, **25**, Dr. W. JUNK – The Hague, The Netherlands.
- SCHREMMER, F. (1951): Die Mundteile der Brachycerenlarven und der Kopfbau der Larve von *Stratiomys chamaeleon* L.-Österr. Zool. Ztschr. **3**: 326–397.
- (1953): Die bisher unbekannte Larve von *Lasiopa villosa* Fabr. (Dipt., Stratiomyidae). – Österr. zool. Ztschr. **4**: 363–374.