

**Zeitschrift:** Acta Tropica  
**Herausgeber:** Schweizerisches Tropeninstitut (Basel)  
**Band:** 10 (1953)  
**Heft:** 4

**Artikel:** Beiträge zur Ökologie, Biologie und Zucht einiger europäischer Tabaniden  
**Autor:** Wyniger, R.  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-310470>

#### Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

#### Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

#### Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 05.01.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

Mitteilungen aus der Abtg. Schädlingsbekämpfung/Biologie  
der J. R. Geigy AG. Chemische Fabriken, Basel.  
(Leitung: Dr. R. Wiesmann.)

# Beiträge zur Ökologie, Biologie und Zucht einiger europäischer Tabaniden.

Von R. WYNIGER.

(Eingegangen am 20. März 1953.)

## Inhalts-Übersicht

I. Einleitung und Problemstellung . . . . .	311
II. Freilandbeobachtungen an Imagines . . . . .	312
1. Jahreszeitliches Auftreten der Bremsen . . . . .	312
2. Aktivität und Verhalten der Bremsen während der Flugzeit . . . . .	314
3. Aufenthaltsorte während der Nacht und des Tages . . . . .	315
4. Nahrungsaufnahme der Imagines . . . . .	315
5. Präovipositionsperiode . . . . .	316
6. Orte der Eiablage . . . . .	317
7. Das Schlüpfen der Tabanidenlarven aus den Eiern . . . . .	318
8. Ei-Räuber . . . . .	320
9. Lebensdauer der Bremsen . . . . .	320
III. Laborversuche mit Imagines . . . . .	320
1. Zuchtmethodik . . . . .	320
2. Die Präovipositionsperiode und Eiablage in der Laborzucht . . . . .	321
3. Formen der Eigelege . . . . .	327
4. Eientwicklung . . . . .	328
5. Lebensdauer der Imagines in der Laborzucht . . . . .	331
6. Temperatureinwirkung auf die Imagines . . . . .	332
IV. Freilanduntersuchungen an Tabanidenlarven . . . . .	332
1. Freilandbeobachtungen . . . . .	332
2. Bodentemperaturen . . . . .	333
V. Die Zucht der Tabanidenlarven im Labor . . . . .	334
VI. Untersuchungen über die Biologie der Tabanidenlarven . . . . .	335
1. Allgemeine biologische Beobachtungen . . . . .	335
2. Verpuppung der Tabanidenlarven und Schlüpfer der Imagines . . . . .	339
3. Nahrungsaufnahme der Larven . . . . .	340
4. Funktion des Larvenspeichels . . . . .	341
VII. Literatur . . . . .	345
VIII. Summary — Résumé . . . . .	346

### I. Einleitung und Problemstellung.

Bei der Durchsicht der umfangreichen Tabaniden-Literatur stößt man zur Hauptsache auf Arbeiten, die sich auf die morphologische Beschreibung neuer und alter Arten beschränken. Veröffentlichungen, die sich mit der Biologie der Tabaniden befassen, sind dagegen relativ selten. Als erster hat LÉCAILLON (11), 1911, über die Eiablage von *Tabanus quatornotatus* im Freiland und das Verhalten der Larven berichtet. Später hat sich dann SURCOUF (16, 17), 1921/24, sehr eingehend mit den Bremsen befaßt und in seinen Arbeiten die Imagines und Larven näher untersucht. Eine große, ausführliche Arbeit von STAMMER (15), 1924, behandelt die Morphologie und Anatomie der mitteleuropäischen Tabanidenlarven. In den Jahren 1941—45 befaßte sich BOUVIER (3—5) erstmals mit den schweizerischen Tabaniden und unterwarf sie einer eingehenden biologischen Untersuchung. Insbesondere erfuhr das Verhalten der Imagines im Freiland eine intensive Bearbeitung. In den USA. werden in neuerer Zeit besonders die Bremsen-Habitate eingehend erforscht. Diesbezügliche Mitteilungen liegen von BAILEY (1), GREGOR (8), SCHOMBERG (8), CREARY, SCHWARDT und KNIPLING (10) vor. In diesem Zusammenhang sei aber erwähnt, daß in diesen Publikationen nirgends Angaben über Zuchtergebnisse aufgeführt sind. Das von den verschiedenen Autoren beschriebene Larvenmaterial wurde aus im Freiland gefundenen Ei-gelegen gezogen oder direkt aus dem Boden beschafft.

Es war daher angezeigt, Zuchtversuche mit Tabaniden zu unternehmen, zumal auch über viele ökologische Fragen, wie z. B. über die Präovipositionsperiode, die Eiablage sowie das Larvenleben z. T. unabgeklärte und im allgemeinen nur vereinzelte und lückenhafte Angaben vorhanden sind. Besonderes Augenmerk wurde neben der Klärung der genannten Fragen der Larven-Biologie von *Straba bromius* geschenkt, wobei die Nahrungsaufnahme eingehend studiert wurde.

Die Gebiete, in denen ich meine Untersuchungen durchführen konnte, liegen einerseits in Pfeffingen (Kt. Baselland) und anderseits in Seewen (Kt. Solothurn). In Pfeffingen, das 425 m ü. M. liegt, stand mir das Terrain des Versuchsgutes Geigy sowie die angrenzenden Wiesen und Aecker zur Verfügung. Auf dem Versuchsgut wird intensive Landwirtschaft mit allen Zweigen der Viehzucht und Viehhaltung, des Obstbaus, des Ackerbaus mit betontem Getreidebau getrieben. Die durchschnittliche Niederschlagsmenge der letzten 10 Jahre beträgt 881,4 mm. Das Weidland weist einen humosen, lehmigen Tonboden auf und bildet durch die Umrahmung von Mischwald ein gutes Habitat für verschiedene Tabaniden-Species (Abb. 1).



Abb. 1. Habitat verschiedener Tabaniden-Species<sup>1</sup>.

Seewen, das am Ende des östlich des Birstales verlaufenden Pelzmühltales liegt, besitzt dunkle, humose Moorerde. Der feuchte Boden dient als Weideland und für Getreide- und Hackfruchtbau. Das Gebiet von Seewen weist ebenfalls große Waldbestände auf, wobei jedoch das Nadelholz vorherrschend ist. Auch diese Gegend kann als gutes Tabaniden-Habitat angesprochen werden, die neben einer überaus starken Populationsdichte auch einen bemerkenswerten Artenreichtum aufweist.

Ich möchte an dieser Stelle meinem verehrten Chef, Herrn Dr. R. Wiesmann, für die Anregung zu dieser Arbeit sowie für seine wertvolle Unterstützung und stete Diskussionsbereitschaft meinen besten Dank aussprechen. Ebenso bin ich meiner Arbeitgeberfirma, J. R. Geigy AG., Chemische Fabriken in Basel, zu Dank verpflichtet, da sie mir die Durchführung meiner Versuche ermöglichte. Die Hauptarbeit führte ich in meiner Freizeit durch. Ferner schulde ich Dank den Herren Jos. Huwiler, Verwalter des Versuchsgutes Geigy in Pfeffingen, sowie Herrn Hans Niederhauser, Verwalter der nordwestschweizerischen Pferdezuchtgenossenschaft in Seewen, für die Überlassung von Pferden zu einzelnen Versuchen und für sonstige praktische Unterstützungen.

### *II. Freilandbeobachtungen.*

#### *1. Jahreszeitliches Auftreten der Bremsen.*

In der vorliegenden Arbeit beschränke ich mich auf die vier wichtigsten Tabaniden-Species: *Haematopota pluvialis* L., *Straba*

<sup>1</sup> Sämtliche Bilder stammen aus dem Photolabor der J. R. Geigy A.G. und wurden von Herrn O. Gyßler aufgenommen. Es sei ihm an dieser Stelle der beste Dank ausgesprochen.

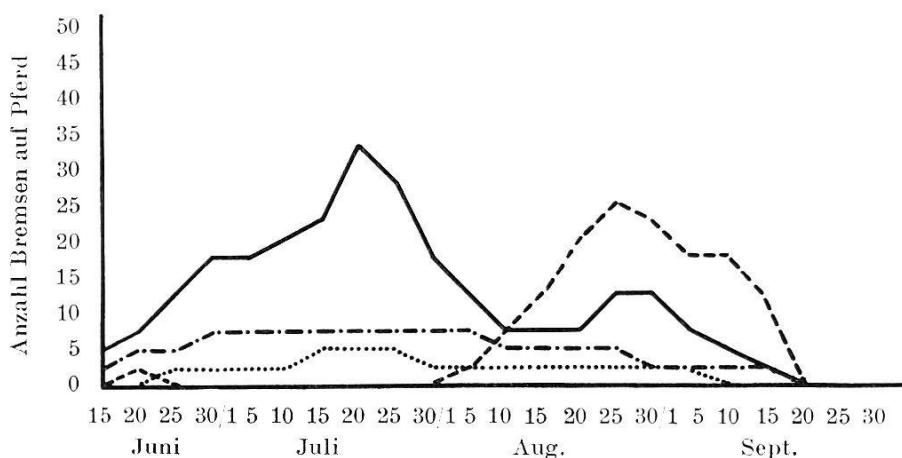


Abb. 2. Zeitliches Auftreten von vier Tabaniden-Arten.

— St. bromius L. .... Tab. bovinus L.  
 - - - - St. glaucopis Meig. - - - - Haem. pluvialis L.

*bromius* L., *Straba glaucopis* Meig. und *Tabanus bovinus* L. Diese vier Arten spielen bei uns in der Schweiz als Krankheitsüberträger keine Rolle, wie das etwa bei tropischen Arten der Fall sein kann, dagegen belästigen sie Mensch und Vieh und können bei starkem Auftreten das Arbeiten mit Zugtieren fast verunmöglichen.

In den beiden Beobachtungsgebieten Pfeffingen und Seewen fällt das erste Auftreten der drei erstgenannten Arten in die zweite Hälfte des Monats Mai. In dieser Jahreszeit liegt die Bodentemperatur über 17° C. Zudem sind während der Mittagsstunden Lufttemperaturen über 20° C zu verzeichnen. Den Verlauf des zeitlichen Auftretens dieser vier Arten in den erwähnten Gebieten während der Sommermonate zeigt Abb. 2.

Da allein die blutsaugenden Weibchen für eine Untersuchung über das jahreszeitliche Auftreten der Bremsen den Ausschlag geben, wurde täglich 1—2mal zur gleichen Tageszeit eine Schätzung der Anzahl Bremsen durchgeführt, die 1 Pferd innerhalb von 5 Minuten anflogen. Die Werte in den Kurven stellen den Durchschnitt aus 2 Beobachtungsjahren dar.

Die Abb. 2 zeigt, daß die Flugkurve von *St. bromius* gleich zu Beginn des allgemeinen Bremsenfluges progressiv ansteigt, um Ende Juli eine sinkende Tendenz aufzuweisen. Mitte August erfolgt ein nochmaliges Ansteigen der Populationsdichte, die mit dem Einbruch der kühlen Jahreszeit gänzlich verschwindet. *St. glaucopis*, eine Art, die in der Umgebung von Basel ebenfalls sehr häufig ist, erscheint zuerst Mitte Juni äußerst spärlich, verschwindet dann während ca. 6 Wochen ganz, um Anfang August bis Mitte September wieder stark, *St. bromius* übersteigend, aufzutreten. Bei den bereits im Juni erscheinenden *St. glaucopis*-Individuen könnte es sich um solche aus alten Larven des Vorjahrs handeln, was auf die Möglichkeit des Überwinterns als Larve,

eventuell auch als Puppe hinweist. *T. bovinus* fliegt von Juni bis September, zeigt aber eine leichte Verdichtung der Population im Verlauf des Juli und ist im Vergleich zu den beiden vorigen Arten immer spärlich anzutreffen. *H. pluvialis* zeigt sich bereits Ende Mai, um erst wieder mit dem Einbruch kühler Witterung zu verschwinden. Ihre Hauptflugzeit fällt aber in die Monate Juli und August. Diese kleine, ihre Wirte hartnäckig anfliegende Bremse zeigt nicht jene hohen Kurvenwerte wie *St. bromius* und *glaukopis*, sondern ist den ganzen Sommer hindurch kontinuierlich vertreten, ähnlich wie *T. bovinus*.

## 2. Aktivität und Verhalten der Bremsen während der Flugzeit.

Je nach Witterung ist die Bremsenaktivität verschieden. An warmen Sommertagen setzt sie bereits am frühen Morgen, 2—3 Stunden nach Sonnenaufgang, ein, um erst gegen Abend abzuklingen. Der Flug beginnt bei den einzelnen Arten bei folgenden durchschnittlichen Temperaturen: *H. pluvialis* 18° C, *St. bromius* 19° C, *St. glaukopis* 19° C und *T. bovinus* 21° C. Starker Wind vermag die Tiere in ihrer Aktivität zu hemmen. Das gleiche ist auch bei bedecktem Himmel, trotz optimaler Temperatur, der Fall. Diese Insekten sind also ausgesprochen sonnenliebend.

Die Feststellung der *Anflugorte* am Wirtstier, wie sie BOUVIER (5) beschreibt, kann ich vollauf bestätigen. Während *St. bromius* und *St. glaukopis* hauptsächlich die Bauch- und Brustpartie bevorzugen, fliegt *T. bovinus*, die übrigens in den frühen Nachmittagsstunden am aktivsten ist, die Rückenpartie und Beine der Wirtstiere an. *H. pluvialis* hingegen liebt vor allem die Lenden- und Halsgegend zum Einstich. Das Pferd wird allen anderen Tieren als Wirt vorgezogen. Wohl sind auch Rinder und Kühe einem Bremsenbefall ausgesetzt, doch konzentriert sich der Anflug beim Erscheinen eines Pferdes sofort auf dasselbe.

Wie aus zahlreichen Beobachtungen hervorging, spielt die Farbe des Wirtes eine bedeutende Rolle. Dunkelfellige Tiere sind als ausgesprochen attraktiv zu bezeichnen, wohingegen Wirte, je hellfarbiger sie sind, desto eher gemieden werden.

Wie schon BOUVIER (5) erwähnte, besitzt ein fahrendes dunkles Auto eine äußerst starke Anziehungskraft für Bremsen. Entscheidend für die Auslösung des Anflugreizes der Bremse scheint einerseits die Farbe, anderseits die Bewegung zu sein. Der Geruch dürfte hierbei keine wesentliche Rolle spielen, denn ausgesprochen neutrale Objekte, wie z. B. geschwärzte Papierfahnen, schwarze Stoffstücke und dunkel gefärbte Metallfolien, die hin und her bewegt werden, bewirken einen starken Anflug. Die Bremsen versuchen auch, in die genannten Unterlagen einzustechen, und ver-

lassen dieselben oft erst nach längeren und intensiven Einstichversuchen. Dieses Verhalten erinnert stark an dasjenige der meisten Tsetse-Arten (vgl. GEIGY [6 b] und RUPP [13]).

### 3. Aufenthaltsorte während der Nacht und des Tages.

Die Aufenthaltsorte der Männchen und Weibchen während der Nacht oder an trüben Tagen wurden folgendermaßen ermittelt: Nach dem Einbruch der Nacht wurden an verschiedenen Stellen meines Beobachtungsgebietes in Pfeffingen, so in einem Kleeacker, Luzernefeld, Kartoffelfeld, Haferfeld, in Weidland mit verschiedenen Kräutern und am Waldrand Fangtücher aus Stoffgaze in der Größe von 3 m<sup>2</sup> über den Pflanzenbestand gespannt und die eventuell darin befindlichen Bremsen anderntags gezählt. Als weiteres Hilfsmittel zur Bestimmung des Nachtquartiers diente mir ein normaler Kätscher, der auf der betreffenden Kultur hin- und hergezogen wurde. Es zeigte sich nun hierbei, daß im Klee (Höhe 20 cm), der Luzerne und auf verschiedenen niederen Pflanzen des Weidlandes der überwiegende Teil der übernachtenden Tiere gefunden wurde. Von 121 in fünf Nächten gefangenen Bremsen entfielen 86 auf Klee, Luzerne und Wiese, während der Rest zu über 50% in Kartoffelfeldern und Getreidefeldern anzutreffen war. Der Waldrand lieferte ebenfalls vereinzelte Individuen. Auffallend ist hierbei die Tatsache, daß der Aufenthaltsort der Bremsen während der Nacht in unmittelbarer Nähe der Bodenoberfläche liegt, d. h. zwischen 0 und 50 cm. *Nachtsüber oder bei trübem Wetter halten sich demnach die Tabaniden auf verschiedenen niederen Pflanzenbeständen auf.* Die Artzugehörigkeit dieser 121 Bremsen in der Beobachtungszeit von 5 Nächten war folgende: 96 *St. bromius*, 13 *H. pluvialis* und 12 *T. bovinus*.

Während der Waldrand des Nachts relativ wenige Individuen aufweist, stehen die Verhältnisse tagsüber anders. Bei starker Sonnenbestrahlung wird der Waldrand mit seinem Unterholz, wie auch Büsche und Sträucher im Weidland, von den Bremsen als Aufenthaltsort benutzt. Es ist eine auffallende Tatsache, daß jeweils in Waldnähe die größte Bremsenpopulation angetroffen wird. *Der Waldrand darf als vorzügliches Tages-Habitat der Bremsen-Imagines angesehen werden.*

### 4. Nahrungsaufnahme der Imagines.

Wie bereits verschiedene Autoren nachwiesen, nehmen die Bremsen-Männchen Nahrung in Form von Blut nicht zu sich. Kropf und Darm sind häufig von einer klaren, farblosen Flüssigkeit gefüllt, was auf die Ernährung mit Blütensaft schließen läßt; auch lassen sich die Männchen leicht tagelang bei Zucker-

wasser halten. So ist es auch mir trotz wiederholten Versuchen nie gelungen, männliche Individuen zum Blutsaugen zu bringen. Die Weibchen hingegen sind sehr bluthungrig und verfolgen ihren Wirt oft kilometerweit. Die Nahrungsaufnahme der Weibchen, d. h. die Aufnahme von Blut bis zur Sättigung, dauert verschieden lange. Je nach dem Ort des Einstiches bzw. dem Treffen blutarmen oder blutreichen Gewebes kann der ungestörte Saugakt zwischen 4 und 25 Minuten dauern. Durch die Störung der Blutaufnahme seitens des Wirtes (Schlagen) wird oft wiederholter Anflug bedingt und die Aufnahmezeit beträchtlich verlängert. So kommt es vor, daß ein Bremsen-Weibchen (*St. bromius*), um seine volle Blutmahlzeit einzunehmen, 17mal den Wirt anfliegt, wie ich das in Pfeffingen an Hand markierter Imagines feststellen konnte. Es wurde hierbei auch beobachtet, daß das *St. bromius*-Weibchen seinen Wirt über eine Distanz von 2,2 km verfolgte, ohne eine volle Blutmahlzeit erhalten zu haben. So kann es im Freiland vorkommen, daß unter diesen Verhältnissen für eine Aufnahme des vollen Nahrungsbedarfes, also der totalen Füllung des Mitteldarmes, nicht nur Stunden, sondern 2—3 Tage benötigt werden. Dem Einstich geht in der Regel nur ein sehr kurzes Abtasten der Unterlage mit den Vordertarsen voraus. Während der Saugtätigkeit zeigt das Abdomen starke, von hinten nach vorne verlaufende Kontraktionsbewegungen. Unmittelbar vor Beendigung der Blutaufnahme wird anal ein wasserklarer Tropfen ausgeschieden.

Am Wirt sitzende, blutsaugende Bremsen-Weibchen verlassen ihren Blutspender fluchtartig, wenn sich dieser in den Stall begibt. Aller Wahrscheinlichkeit nach wird der Stechakt bei Unterschreitung einer gewissen Lichtintensität plötzlich unterbrochen. Eventuell spielt auch die plötzlich veränderte Luftfeuchtigkeit und der Geruch des Stalles hierbei eine Rolle.

##### 5. Präovipositionsperiode.

Bei den das Pferd anfliegenden Bremsen-Weibchen aller 4 Species kontrollierte ich öfters den Entwicklungszustand der Ovarien. Da sich bei jeder Species ungefähr gleiche Verhältnisse zeigten, kann man sich hier auf die Resultate bei *St. bromius* beschränken. Von 1000 sezierten Weibchen wiesen 87,3% vollkommen unreife, unentwickelte Eierstöcke auf. 12,7% der Imagines besaßen deutliche, z. T. nur einseitig entwickelte Ovarien. Bei diesen Tieren konnte eine vorangegangene Blutmahlzeit festgestellt werden. Es zeigte sich also, daß es sich bei den einen Wirt anfliegenden Bremsen-Weibchen zum größten Teil um sehr junge, begattete Tiere handelt, die noch keine Blutmahlzeit eingenommen haben, denn bei zahlreichen Individuen, deren Samentaschen untersucht

wurden, konnten Spermien nachgewiesen werden. Es scheint, daß nur begattete Weibchen ein Bedürfnis zur Nahrungsaufnahme besitzen. Die Begattung findet vor der ersten Blutaufnahme bald nach dem Schlüpfen statt.

Der Abbau der aufgenommenen Nahrung und die Dauer der Präovipositionsperiode sind weitgehend von der Temperatur und der damit zusammenhängenden Aktivität abhängig. Die Ovar-Entwicklung steht in Korrelation mit dem Abbau der Nahrung. Je mehr die Temperatur sinkt, desto langsamer vollzieht sich der Verdauungsprozeß und verlängert sich die Präovipositionsperiode. Gefütterte Tiere, die ich im Freiland aussetzte, benötigten bei zeitweise schlechter Witterung (trübes Wetter, Temp. ca. 25° C) 14 und 15 Tage bis zur Eiablage. Unter optimalen sommerlichen Witterungsverhältnissen, wo die Temperatur während des Tages gegen und über 30° C steigt, verstreichen bis zur Eiablage 8—10 Tage. Bei kurz vor der Eiablage stehenden Weibchen (12—24 Std.) beträgt das Gewicht der Ovarien rund 40% des Körpergewichtes (Abb. 5 u. 6). Der Mitteldarm ist in diesem Zeitpunkt praktisch leer, wohingegen der Enddarm von schwarzbraunen Abbauprodukten erfüllt ist.

### 6. Orte der Eiablage.

Das Auffinden von Bremseneiern im Freien ist, wie auch BOUVIER (5) in seiner Arbeit betont, sehr zeitraubend und schwierig. Selbst der Kenner hat Mühe, in einem Bremsengebiet die Eier zu finden. Im Sommer 1950 hatte ich wiederholt Gelegenheit, Eikörbe von *St. bromius* sowie Eireihen von *St. glaucopis* zu finden (vgl. S. 327 und Abb. 7 ff.). Unter Berücksichtigung der Laborzucht-Erfahrungen wurden während einiger Tage ca. 3 ha Weide- und Grasland (Klee-Luzerne usw.) systematisch nach Eigelegen durchsucht. *St. bromius*-Eier fand ich zum größten Teil im Bereich von 20 cm über dem Erdboden. Sie befanden sich in dichtem Kleebestand, aber auch in Naturwiese auf der Blattunterseite von verschiedenen niedrigen Pflanzen, wie Bärenklaue, Breitwegerich und Ampfer. Zwei kleine Gelege von *St. glaucopis* fand ich ebenfalls an Klee. Eier von *T. bovinus* konnte ich auf dem besagten Gebiet trotz intensivster Sucharbeit während zwei Tagen nicht auffinden. Diese Tiere benötigen aller Wahrscheinlichkeit nach noch feuchtere Orte, um die Eier zu deponieren. Auch bei *St. glaucopis* wurden die Eier nie höher als maximal 25 cm über dem Erdboden deponiert. Der Wahl des Eiablage-Ortes muß, wie aus den gemachten Beobachtungen hervorgeht, seitens des Weibchens große Aufmerksamkeit geschenkt werden. Die Eier werden nur an Orte gelegt, die eine bestimmte Feuchtigkeit aufweisen. Diese beträgt

in den betreffenden Milieus 80—90%. Es wäre ein nutzloses Unterfangen, wollte man Bremseneier an stark besonnten, also trockenen Orten, suchen. Offenes Gelände mit dichtem Pflanzenbestand (niedere Pflanzen) und einer mäßigen Taubildung sind die bevorzugten Legeplätze der Tabaniden-Weibchen.

Über die Tageszeit, in welcher die Eiablage stattfindet, kann ich nur eine Beobachtung mitteilen, die an eingesperrten Weibchen im Freiland gemacht wurde. Drei Käfige wurden mit je 10 an einem Pferd gefütterten *St. bromius*-Weibchen beschickt und mit einer Zuckerwasserreserve im dichten Pflanzenbestand von Klee und Luzerne ausgesetzt, wobei die Behälter 5 cm über dem Erdboden deponiert wurden. In diesem Milieu betrug die Temperatur um 13.00 Uhr 29° C und die relative Luftfeuchtigkeit 82%. Außer am 3. Tage, wo leichter Regen fiel und die Temperatur kurze Zeit sank, blieben die Witterungsverhältnisse stabil. In den Käfigen erfolgte nach 11 bzw. 13 Tagen eine Eiablage an der Stoffgaze, und zwar in beiden Fällen zwischen 10.30 und 14.45 Uhr.

#### 7. Das Schlüpfen der Tabanidenlarven aus den Eiern.

Zum Studium des Schlüpfens der Eier unter Freilandbedingungen wurde folgendermaßen vorgegangen. Je 4 Eikörbe von *St. bromius* wurden am 24. Juli in einem Tüllkäfig 5 cm über dem Boden innerhalb eines dichten Karottenbestandes ausgesetzt. Eine darunter aufgestellte Schale verhinderte ein Entweichen der geschlüpften Larven. Alter der Eier beim Aussetzen: 4 Stunden.

TABELLE I.  
Schlüpfrate der Eier im Freiland.

Datum	Max. Tagestemp.	% relat. Luftfeucht.	Geschlüpfte Larven in %
24. 7. 51	17° C	88	0
28. 7. 51	28° C	80	0
1. 8. 51	26° C	82	33
4. 8. 51	22° C	85	56
6. 8. 51	30° C	80	69
8. 8. 51	20° C	84	74

Die obigen Werte zeigen eine relativ hohe Schlußfrate, die unter absolut natürlichen Bedingungen erzielt wurde.

Die Tagesschlüpfzeit der Larven aus den Eiern fällt im großen und ganzen in die späten Vormittagsstunden. Unter Freilandbedingungen konnte ich wiederholt zwischen 10.00 und 13.00 Uhr das Schlüpfen der Larven beobachten. Es sei an dieser Stelle zudem eine Beobachtung mitgeteilt, die eventuelle Schlüsse in bezug auf den Schlüpfmoment zuläßt. Zweimal konnte ich nämlich

feststellen, daß Eier, die ihre Entwicklung praktisch abgeschlossen hatten, also die Umrisse der Larven durch die Eihaut hindurch deutlich erkennen ließen, in dem Moment der Länge nach aufgesprengt wurden, wo die Eier vom feuchten Milieu in trockene Luft umgesetzt wurden. Es kam vor, daß innert 10 Minuten aus sämtlichen entwickelten Eiern die Junglarven schlüpften. Es ist denkbar, daß das veränderte Umgebungsklima mit seiner weniger hohen relativen Luftfeuchtigkeit den Schlüpfakt auszulösen vermag, indem die Eihülle unter diesen Verhältnissen starrer und brüchiger wird und durch den von der Larve ausgeübten Binnendruck leicht gesprengt wird.

#### *8. Ei-Räuber.*

Bei den Arbeiten mit Bremseneiern im Freiland hatte ich wiederholt Gelegenheit, auch Eiparasiten kennenzulernen. Es sind dies vor allem verschiedene Carabiden-Arten und Ameisen. Es kam oft vor, daß künstlich ausgelegte Eier, die an natürliche Orte fixiert wurden, von den erwähnten Insekten gefressen wurden. Die Dezimierung von Bremsen-Eigelegen durch verschiedene Käferarten und Ameisen dürfte in der freien Natur keine unwesentliche Rolle spielen.

#### *9. Lebensdauer der Bremsen.*

Die von mir an Hand von Wiederfängen markierter Weibchen festgestellte Lebensdauer von *St. bromius* kann bis zu 16 Tage, diejenige von *St. glaucopis* bis zu 12 Tage betragen. Über die Verhältnisse bei *H. pluvialis* und *T. bovinus* bin ich nicht orientiert, da mir diesbezügliche Beobachtungen fehlen. In bezug auf die Lebensdauer nach erfolgter Eiablage kann festgehalten werden, daß die Weibchen innert 24 Stunden verenden. Die Lebensdauer der Männchen war mit dieser Methode nicht feststellbar; diese sind überhaupt im Freiland sehr schwer zu finden.

### *III. Laborversuche mit Imagines.*

#### *1. Zuchtmethodik.*

Da in der Literatur nirgends über Zuchversuche berichtet wird und man lediglich die Zucht als sehr schwierig, ja sogar unmöglich taxiert, unternahm ich den Versuch, diese Insekten im Laboratorium zu züchten. Eine solche Zucht kann, da sie kontrollierbar ist, wichtige Schlüsse auf die biologischen Zusammenhänge im Freiland liefern. Der Fang der weiblichen Tiere kann ohne Mühe auf im Freien sich aufhaltenden Pferden erfolgen. Für meine Zuchversuche verwendete ich vorerst *St. bromius*, später auch andere Arten.

Die Wahl der Zuchtgefäße für die Imagines bot anfänglich große Schwierigkeiten, indem sich Glasbehälter der verschiedensten Konstruktionen nicht eigneten und eine Lebensdauer der Tiere über 24 Std. nicht zuließen. Die besten Zuchtbehälter stellten quaderförmige Stoffgazebeutel dar, wie sie GEIGY (6 u. 6 a) für seine Glossinen-Zuchten beschrieben hat. Es sind dies rechteckige, 15 cm lange, 10 cm breite und 5 cm tiefe, mit Stoffgaze überspannte Drahtgestelle. Die Maschenweite der Gaze beträgt 2,5 mm und ermöglicht den Tieren die Passage des Rüssels. Pro Käfig werden in der Regel 15 Tiere eingesetzt. Zur Fütterung wird dieser Behälter mit der einen Breitseite einem Pferd oder Rind mittels Leibgurts auf die abgeflachte Rücken- oder Bauchpartie aufgesetzt. Die Fütterung erfolgt im Freien. Innert kurzer Zeit senken die Bremsen ihre Stechwerkzeuge durch die Maschen des Tülls in die Haut des Pferdes, um nach wenigen Minuten ihre Blutmahlzeit beendet zu haben. Die Nahrungsaufnahme, die in diesem Fall ohne die geringste Störung vor sich geht, ist so intensiv, daß die Insekten praktisch flugunfähig werden. Das Abdomen ist prall gefüllt und die Intersegmentalhäute sind maximal gedehnt. Die Tiere sind sodann trotz der großen Menge aufgenommener flüssiger Nahrung sehr wasserbedürftig. Demzufolge legt man auf die Zuchtbehälter mit Zuckerwasser getränkte Wattebäusche. Ebenso muß darauf geachtet werden, daß sich die Tiere ständig in hoher relativer Luftfeuchtigkeit und optimaler Temperatur befinden. Dieses Milieu bietet man ihnen mit einer Methode, die ich *Beckenmethode* nennen möchte. In eine Schüssel mit 30 cm Durchmesser und ca. 20 cm Höhe wird eine 3—4 cm hohe Erdschicht gebracht und diese mit Wasser gesättigt. Der Zuchtkäfig wird nun mit seiner Längs-Breit-Seite in der Weise im Becken deponiert, daß er 3—5 mm über die wassergesättigte Erde zu liegen kommt. Die Eiablage erfolgt nur bei einer gewissen Lichtstärke, so daß das Anbringen einer Lichtquelle erforderlich ist. Durch einen Philips-Trockenstrahler Typ 13 352 E/99 können die richtigen Bedingungen sehr leicht geschaffen werden. Die Ultrarot-Lampe, die zugleich auch als Lichtquelle dient, wird 70—80 cm über dem Zuchtkäfig montiert (s. Abb. 4). Unter diesen Verhältnissen erhalten wir im Zuchtmilieu eine Temperatur von 29—31° C, eine relative Luftfeuchtigkeit von 85—95% und eine Lichtstärke von 500—700 Lux, welche Faktoren das Optimum zur Eiablage bilden.

## 2. Die Präovipositionsperiode und Eiablage in der Laborzucht.

Wie betont, ermöglichte die Laborzucht, verschiedene Fragen unter bekannten Bedingungen zu klären. Bereits bei der Behand-

lung der Freiland-Präovipositionsperiode konnten die Labor-Versuchsresultate herangezogen werden.

Im folgenden möchte ich in Kürze die Verhältnisse darstellen, wie sie sich aus den Laboruntersuchungen ergeben haben. Es zeigte sich dabei die starke Temperaturabhängigkeit der Periode zwischen Fütterung und Eiablage. Die erste Versuchsreihe, die zur Ermittlung der in der Präovipositionsperiode benötigten Wärmesumme führte, wurde nach folgender Anordnung gemacht: Je 2mal 10 St. *bromius*-Weibchen wurden an einem Pferd eingefangen und bis zur Sättigung gefüttert. Anschließend geschah die weitere Behandlung der Bremsen nach der Beckenmethode, wobei jeweils durch Veränderung der Distanz zwischen der Licht- und Wärmequelle einerseits und den Zuchtbehältern anderseits die Temperatur verschieden eingestellt wurde. Die Beleuchtungsstärke wurde mit Hilfe zusätzlicher Glühbirnen auf ca. 500 Lux eingestellt.

TABELLE II.

Anzahl Tage	T. 20° C	22° C	24° C	26° C	28° C	30° C
3	10%† OE	0/0	0/0	15/0	10/0	5/209
4	10%† OE	10/0	15/0	25/0	30/197	45/972
5	20%† OE	30/0	25/0	30/0	55/611	75/1010
6	20%† OE	30/0	25/0	40/211	80/931	90/1081
7	20%† OE	40/0	30/0	55/631	100/1069	100/1081
8	35%† OE	40/0	35/0	90/829		
9	40%† OE	40/0	40/0	100/889		
10	50%† OE	50/0	50/226			
11	55%† OE	50/0	90/358			
12	65%† OE	65/0	100/475			
13	80%† OE	70/0				
14	90%† OE	75/0				
15	100%† OE	95/1				

Zahlen vor / = tote Tiere in %. Zahlen nach / = Anzahl der deponierten Eier.

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß unter 22° C keine Eiablage mehr stattfindet und daß das Optimum für die kürzeste Präovipositionsperiode bei 30° C liegt. Diese Temperaturgrenze diente mir als Ausgangspunkt für die Ermittlung der für die Präovipositionsperiode nötigen Wärmesumme. Je nach Wahl der Temperatur kann mit einer längeren oder kürzeren Ovarentwicklung gerechnet werden. Die Errechnung der in der Präovipositionsperiode benötigten Wärmesumme erfolgte in der Weise, daß die Differenz zwischen 22° C und der effektiv herrschenden Temperatur mit 24 Stunden multipliziert wurde. Die daraus resultierende Tageswärmesumme wurde nochmals mit der Anzahl der zur Eiablage nötigen Tage multipliziert. Aus der Tabelle III sind die betreffenden Werte ersichtlich.

TABELLE III.  
Wärmesumme der Präovipositionsperiode.

Temperatur	Präovipositionsperiode in Tagen	Wärmesumme in ° C
24,5° C	9—10	540—600
26,0° C	6—7	576—672
30,0° C	3	576

Wir wollen diese im Labor erhaltene Wärmesumme auf die Freilandverhältnisse zu übertragen versuchen. In der Tabelle IV sind die Monatstotale der Wärmegrade über 20° C pro Stunde auf dem Versuchsgelände in Pfeffingen eingetragen. Nachdem einerseits die Aktivität der Imagines im Freiland bei 18—19° C beginnt und anderseits bei gefangenen Tieren die unterste Temperaturgrenze für die Eiablage bei 22° C liegt (künstl. Milieu), wurde in dieser Zusammenstellung der Freiland-Wärmegrade die untere Temperaturgrenze bei 20° C festgesetzt.

TABELLE IV.  
Monatstotal der Wärmegrade in Pfeffingen 1950-52.

Monat	1950	1951	1952
April	—	4,5	163,5
Mai	79	116,5	180,5
Juni	417	427,5	1017,5
Juli	995	1053,5	2763
August	342	629	1785
September	—	379,5	92

Zahlen = Monatstotal der Wärmegrade über 20° C pro Stunde  
Versuchsgelände Pfeffingen.

In den Sommermonaten steigt die Temperatur an sonnigen Tagen durchschnittlich zwischen 08.00 und 10.00 Uhr über 20° C, um erst wieder in den späten Abendstunden darunter zu sinken. Die betreffenden Tage, die den Tabaniden-Weibchen zur Reifung der Eier die nötige Wärme liefern, ergeben somit während weniger Tage die Wärmesumme von 540—600° C.

Wie aus Tab. IV weiter hervorgeht, bot das Jahr 1950 mit seinen relativ kleinen Wärmesummen den Bremsenweibchen keine günstigen Bedingungen für die Eireifung. Es war demzufolge auch tatsächlich im Jahre 1951 eine allgemein schwache Bremsenpopulation zu beobachten. Diese Erscheinung ist jeweils immer nach kühlen und regnerischen Sommern festzustellen. Vergleicht man die Monats-Wärmesummen, so stellt sich heraus, daß die Monate Juni/Juli und August ausgesprochene «Bremsenmonate» sind, in denen die Tiere optimale Bedingungen vorfinden. Die Monate April, Mai und September haben in bezug auf die Intensität der Legetätigkeit keine große Bedeutung. In schlechten Jahren wie

1950 und 1951 fallen selbst die Monate Juni und August zurück, so daß schlußendlich der Juli als bester Bremsenmonat angesprochen werden muß. Es ist in dieser Hinsicht darauf hinzuweisen, daß bei Einbruch ungünstiger Witterung die Bremsenweibchen nicht mehr zur Eiablage schreiten können und, sofern die ungünstigen Bedingungen längere Zeit andauern, die Tiere verenden, ohne ihre Eier abgelegt zu haben. Steht während der Präovipositionsperiode, die bis zu 16 Tagen betragen kann, nicht die nötige Wärmesumme zur Verfügung, dann geht das Tier zugrunde. Kurze Unterbrechungen des für das Individuum maßgebenden Wärmeüberschusses werden jedoch meist gut ertragen.

Nun wurden weitere Untersuchungen angestellt, um den Einfluß der Lichtintensität und Luftfeuchtigkeit auf die Präovipositionsperiode bzw. Eiablage zu zeigen.

Zur Abklärung der ersten Frage wurde in der Weise verfahren, daß je  $2 \times 10$  St. *bromius*-Weibchen auf einem Pferd bis zur vollständigen Sättigung gefüttert und anschließend nach der Becken-Methode gehalten wurden. Die Temperatur betrug 28—30° C, die Lichtstärke wurde mit feiner Drahtgaze abgestuft. Die Lichtintensität wurde mit einem elektrischen Lichtmesser (mod. Norwood Director) festgestellt, wie er in der Photographie verwendet wird.

TABELLE V.  
Einfluß der Lichtstärke auf die Präovipositionszeit.

Temperatur:	28/30° C	28/30° C	28/30° C	28/30° C	28/30° C
Beleuchtungsstärke	0 Lux	170 Lux	342 Lux	684 Lux	2140 Lux
Nach 4 Tagen	100% tot keine Eiablage	70% tot 30% leb. 323 Eier	60% tot 40% leb. 538 Eier	50% tot 50% leb. 786 Eier	60% tot 40% leb. 693 Eier

Daraus ergibt sich, daß ohne Licht keine Eiablage zustande kommt. Die unterste Grenze der Beleuchtungsstärke, die eine ausgiebige Eideponierung zuläßt, scheint zwischen 300 und 500 Lux zu liegen.

Zur Ausführung des zweiten Experimentes wurden die Bedingungen wie folgt getroffen: Zwei Gaze-Käfige wurden mit je 10 St. *bromius*-Weibchen, die zuvor vollkommen gefüttert worden waren, beschickt. Es wird anschließend die Beckenmethode in Anwendung gebracht, wobei in einem Fall die mit Wasser gesättigte Erdunterlage durch trockene, keine Feuchtigkeit spendende Erde ersetzt wird. In beiden Proben wird aber Zuckerwasser als Futter geboten.

Wir stellen somit fest, daß die Bremsenweibchen nur in hoher relativer Luftfeuchtigkeit lebensfähig sind.

## Ergebnisse.

TABELLE VI.

## Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Eiablage.

Befund nach	Feuchte Unterlage	Trockene Unterlage
	Rel. Luftfeuchtigkeit 85—90% Temp. 30°C	Rel. Luftfeuchtigkeit 30—35% Temp. 30°C
8 Std.	20 Tiere normal	8 Tiere tot 12 Tiere lebend
24 Std.	18 Tiere normal	alle Tiere tot
48 Std.	16 Tiere normal 4 Tiere tot	
72 Std.	12 Tiere normal 8 Tiere tot 3 Eikörbe	
96 Std.	6 Tiere normal 14 Tiere tot 7 Eikörbe	

Nachdem die Abhängigkeit der Präovipositionsperiode und der Eiablage von der Temperatur, der Lichtstärke und der relativen Luftfeuchtigkeit klargestellt war, wurde die Frage des Einflusses der Nahrungsqualität und -quantität sowie von Temperatur und Lichtintensität auf die Eireifung und Eiproduktion der Bremsen-Weibchen studiert.

In einem größeren Versuch wurden 8 Ansätze von je 20 Bremsen mit der Beckenmethode gemacht, bei dem je 4 völlig gesättigte und 4 halbgesättigte Bremsen verwendet wurden. Zudem wurden die Temperatur und die Beleuchtungsstärke variiert. Die Ergebnisse sind in Tabelle VII aufgeführt.

Aus Tabelle VII ist ersichtlich, daß die Nahrung bzw. das Blut des Wirtes für den Aufbau der Ovarien jedenfalls am stärksten beteiligt ist. Wird ein *St. glaucopis*-Weibchen in der Weise gefüttert, daß es nur ca. die Hälfte des zur Sättigung nötigen Blutes aufnehmen kann, so ist das Tier unfähig, Eier abzulegen. Weiter zeigte sich, daß *St. bromius*- und *glaucopis*-Weibchen, die nur bis zur halben Sättigung gefüttert wurden, nach 2—3 Tagen eingingen und bei der Sektion nur schwachentwickelte Eierstöcke aufwiesen. Zugleich ist zu bemerken, daß solche Weibchen nach 1—2 Tagen ohne die geringsten Schwierigkeiten auf dem dargebotenen Unterarm ihr Futterdefizit ausgleichen und nachher nach Ablauf der erforderlichen Zeit zur normalen Eiablage schreiten.

Um die Blutqualität in bezug auf die Beeinflussung der Ovarientwicklung zu prüfen, setzte ich je 10 frische, hungrige *Tabaniden*-Weibchen auf verschiedene Wirte und behandelte sie nach erfolg-

TABELLE VII.

*Einfluß der Nahrungsquantität + Temperatur + Lichtintensität auf die Ei-Reifung.*  
*Versuchsbedingungen.* Je  $2 \times 10$  *Straba glaucopis* werden in Gazekäfige gesetzt und auf einem Pferd bis zur totalen resp. halben Sättigung gefüttert. Weiterbehandlung nach der Beckennmethode unter Varierung der Temperatur.

Tag nach Fütterung	Beckennmethode norm. Temp. $32^{\circ}$ C Lf. 90—95%		Beckennmethode norm. T. 27—28 $^{\circ}$ C Lf. 90—95%		Beckennmethode mit norm. Glühbirne Temp. $20^{\circ}$ C Lf. 90% Beleuchtungsst. 500 Lux		Beckennmethode ohne Licht Temp. $28^{\circ}$ C Lf. 90% Beleuchtungsstärke 0 gesättigt halb gesättigt gesättigt halb gesättigt gesättigt halb gesättigt	
	Beleuchtungsst. 600 Lux	gesättigt	halb gesättigt	gesättigt	halb gesättigt	gesättigt	halb gesättigt	gesättigt
1 Tag	20 lebend	20 lebend	20 lebend	20 lebend	20 lebend	20 lebend	20 lebend	16 lebend
2 Tage	16 lebend	6 lebend	18 lebend	8 lebend	20 lebend	16 lebend	2 lebend	0 lebend
3 Tage	10 lebend	0 lebend	16 lebend	0 lebend	20 lebend	9 lebend	0 lebend	0 lebend
	<i>3 Eikörbe</i>							
4 Tage	4 lebend	—	14 lebend	—	20 lebend	8 lebend	—	—
	<i>5 Eikörbe</i>							
5 Tage	2 lebend	—	12 lebend	—	16 lebend	6 lebend	—	—
			<i>3 Eikörbe</i>					
8 Tage	0 lebend	—	3 lebend	—	2 lebend	0 lebend	—	—
			<i>5 Eikörbe</i>					

ter Blutmahlzeit nach der Beckenmethode weiter. Temp. 28/30° C.  
Nachfolgend die erzielten Resultate:

TABELLE VIII.  
*Einfluß der Blutqualität auf die Ei-Produktion.*

Wirt	Aufgenommene Blutmenge	Ei-Ablage nach	Ei-Zahl
Pferd	59—78 mg	86 Std.	827
Kuh	61—76 mg	90 Std.	788
Schwein	55—70 mg	92 Std.	769
Ziege	58—73 mg	90 Std.	811
Kaninchen	53—80 mg	96 Std.	716
Mensch	61—81 mg	90 Std.	783

Aus den erhaltenen Resultaten geht hervor, daß die Reifung der Eierstöcke durch Blut verschiedener Wirte nicht wesentlich beeinflußt wird. Die für diesen Versuch verwendeten Bremsen waren frische, nicht «abgeflogene» Weibchen, die sicherlich noch nie eine Blutmahlzeit eingenommen hatten. Zur Sicherung dieser Annahme wurden 50 im gleichen Zeitraum gefangene Weibchen seziert und auf ein Blutdepot im Darm untersucht, ohne daß die geringste Spur einer vorherigen Blutaufnahme festgestellt wurde.

Zwischen Blutaufnahme und Eiablage zeichnen sich die *Tabaniden*-Weibchen durch ein träges Verhalten aus. Es ist auch nicht möglich, die Tiere zu einer erneuten Blutaufnahme zu bringen. Die Eiablage erfolgt in den meisten Fällen in den frühen Morgenstunden und dauert 25—120 Minuten. Der Eivorrat wird bei begonnener Legetätigkeit meistens restlos und ohne Unterbrechung deponiert.

### 3. Formen der Eigelege.

Interessant sind die arttypischen Formen der Eigelege (Abb. 7—10). *St. bromius* legt ihre Eier gesamthaft als hutförmige Pyramide ab. *St. glaukopis* hingegen setzt ihre Eier flach oder oft reihenartig nebeneinander. *T. bovinus* endlich fertigt, ähnlich wie *St. bromius*, hutförmige Eigelege, wobei aber nicht alle Eier auf einmal ausgestoßen, sondern portionenweise abgelegt werden. *Hematopota pluvialis* setzt ihre Eier unter den obigen Bedingungen einzeln ab. Die Farben der verschiedenen Tabaniden-Eier sind ebenfalls charakteristisch. Während *St. bromius* und *T. bovinus* weiße bis crèmefarbene Eier aufweisen, sind diejenigen von *St. glaukopis* grauschwarz, bisweilen leicht gefleckt. Die Eier von *H. pluvialis* besitzen ein braunschwarzes Kolorit. Alle 4 Eitypen weisen eine leichte, sehr schwache Körnung des Chorions auf.

Die nachfolgende Tabelle gibt über weitere Einzelheiten Aufschluß.

TABELLE IX.

Species	Präovipos- Per. Zucht-Bed.	Aufgen. Nahrung p. 1 Mahlz.	Eigelege Form Zucht	Anzahl Eier
St. bromius	72—96 Std.	66—90 mg	hutförmig spitz	141—358
St. glaucopis	60—72 Std.	68—98 mg	in Reihen	92—223
T. bovinus	72—96 Std.	210—260 mg	einzelne Portionen	43—65
H. pluvialis	96—144 Std.	20—48 mg	einzeln	28—60

Species	Dauer der Ei-Ablage	Farbe	Gewicht p. Stück	Größe resp. Länge	Embryo- Entw.zeit
St. bromius	90—240 Min.	weiß-gelbl.	0,3—0,35 mg	1,9—2,0	96—120 Std.
St. glaucopis		erst weiß, dann grau-schwarz		2—2,1	96 Std.
T. bovinus		weiß-gelbl.		2,7—2,8	140—160 Std.
H. pluvialis		schwarz		1,5 mm	96—160 Std.

## 4. Eientwicklung.

Hier soll der Einfluß verschiedener Faktoren auf die Ei-Entwicklung aufgezeigt werden.

Je  $2 \times 50$  St. bromius-Eier im Alter von 24 Stunden werden in Glastuben mit verschiedenen Prozenten relativer Luftfeuchtigkeit gesetzt und die Schlüpfrate festgestellt. Die Temperatur wurde bei  $24^{\circ}\text{C}$  gehalten.

TABELLE X.

Anzahl Tage	Relative Luftfeuchtigkeit in %.									
	7	25	30	37	45	56	70	80	90	96
3	+	+	+	+	+	+	60*	100*	100*	100*
5							40+	60g	79g	86g
								40+	21+	14+
									83g	17+

— Eier geschrumpft. \* = Eier normal. g = geschlüpfte Larven.  
Zahlen: Werte in %.

Wie aus den obigen Versuchen hervorgeht, sind die Bremseneier sehr feuchtigkeitsliebend. Die untere Grenze der relativen Luftfeuchtigkeit, in der die Bremseneier größtenteils noch entwick-

lungsfähig sind, liegt bei 70%, das Optimum oberhalb 80%. Wie stark die Eier gegenüber Trockenheit reagieren, zeigt der nachfolgende Versuch. 24 Stunden alte Eier von *St. bromius* werden abwechselungsweise je einen Tag in eine rel. Luftfeuchtigkeit von 30%, bzw. 90% gesetzt, und zwar während 5 Tagen. Die Kontrolle ergab, daß sämtliche Eier schrumpften. Ein zeitweiser Aufenthalt in stark trockener Luft wurde somit nicht ertragen.

Auf die Inkubationszeit der Eier braucht nicht mehr näher eingegangen zu werden. Diese ist bereits in Tabelle III aufgeführt.

Wie von andern Insekteneiern bekannt ist, geht die Embryonal-Entwicklung nur in einem bestimmten Temperaturbereich vor sich. Dies wurde in folgendem Versuch abgeklärt.

Je 2 × 50 *St. bromius*-Eier wurden in Petri-Schalen bei einer rel. Luftfeuchtigkeit von 90% im Stufenthermostaten verschiedenen Temperaturen ausgesetzt und das Schlüpfen der Junglarven beobachtet. Alter der Eier: 24 Std. Einsatz: 25. 7. 51.

TABELLE XI.

Datum	1° C	4° C	10° C	18° C	23° C	28° C
26. 7.	0	0	0	0	0	0
27. 7.	0	0	0	0	0	0
28. 7.	0	0	0	0	0	12
29. 7.	0	0	0	0	41	72
30. 7.	0	0	0	0	86	91
31. 7.	0	0	0	0	89	—
1. 8.	0	0	0	11	90	—
2. 8.	0	0	0	35	—	—
3. 8.	0	0	0	56	—	—
4. 8.	0	0	0	67	—	—
5. 8.	0	0	0	70	—	—
10. 8.	0	0	0	81	—	—
15. 8.	0	0	0	—	—	—
20. 8.	0	0	0	—	—	—
25. 8.	0	0	0	—	—	—
30. 8.	0	0	0	—	—	—
5. 9.	0	0	0	—	—	—
10. 9.	0	0	0	—	—	—
20. 9.	0	0	0	—	—	—

Zahlen = Schlüpfrate in %.

Dieser Versuch zeigt deutlich, daß die Eier von *St. bromius* eine relativ hohe Temperatur benötigen, um ihre Embryonalentwicklung abschließen zu können. Im Freiland hat dies zur Folge, daß bei plötzlichen Kälteeinbrüchen nach den letzten milden Sommertagen die Eier stark dezimiert werden. Eine Überwinterung der Eier ist nicht möglich, da dieselben nach längerer Kälteinwirkung zugrunde gehen.

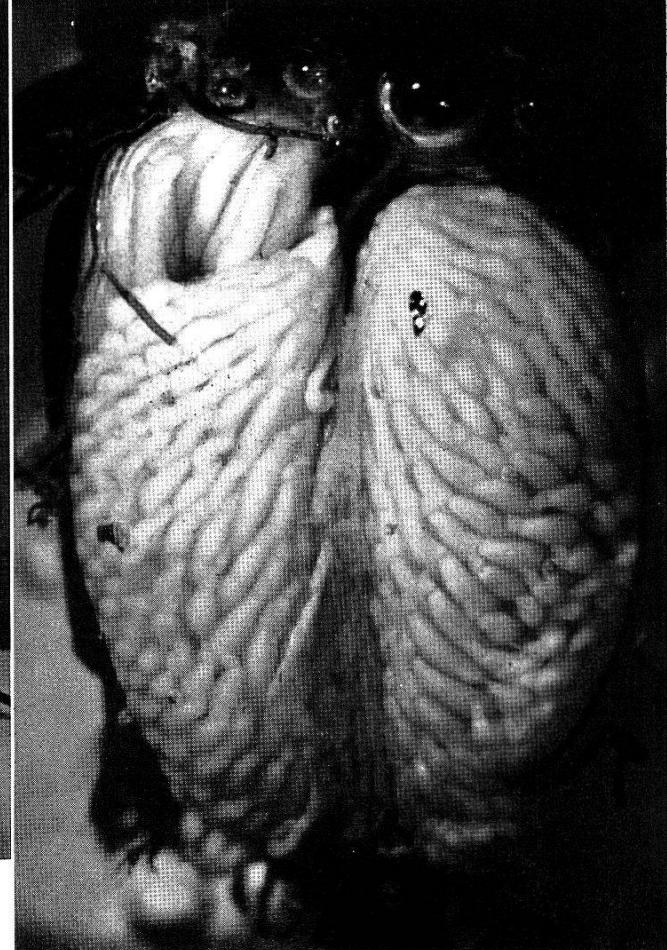
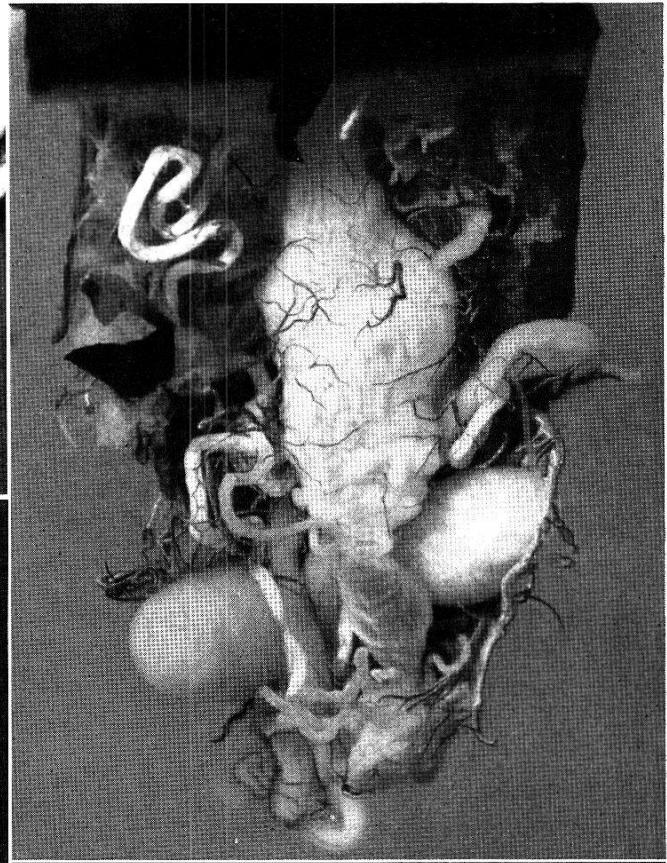
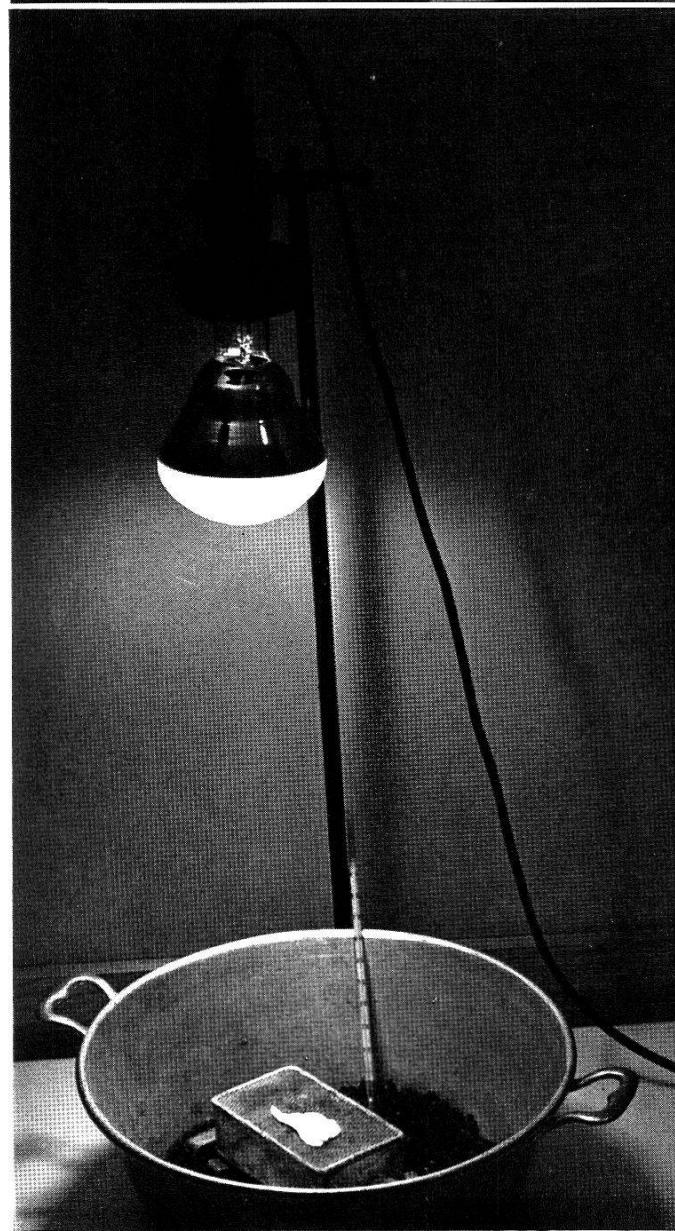
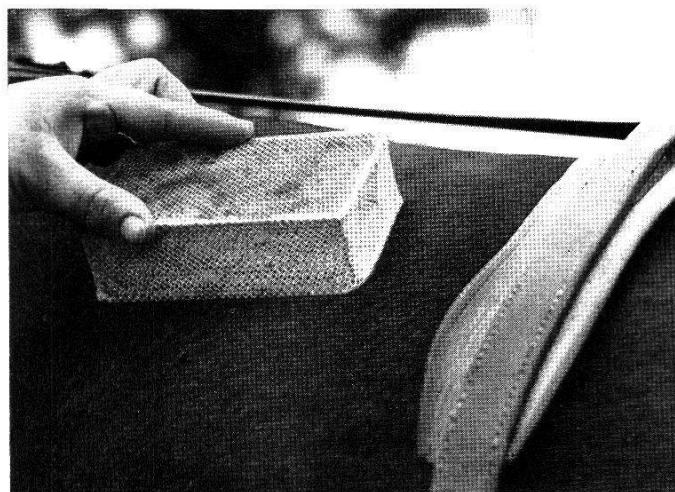


Abb. 3. Fütterung der Bremsen.

Abb. 4. Beckenmethode.

Abb. 5. Frisch geschlüpftes Weibchen von *Straba bromius* L. Ovarien noch klein,  
unentwickelt. Vergrößerung: 9 ×.

Abb. 6. *Straba bromius*-Weibchen, 24 Stunden vor der Eiablage. Ovarien stark entwickelt.  
Vergrößerung: 9 ×.

Der Einfluß des Wassers auf die Eientwicklung wurde ebenfalls studiert, um festzustellen, ob durch sehr starke Regengüsse oder gar Überschwemmungen eine Schädigung der Gelege eintreten kann. Hierzu wurden je 100 *St. bromius*- und *glaukopis*-Eier im Alter von 12 Stunden während 3 Tagen unter normalem Brunnenwasser mit einer Temperatur von 22° C gesetzt und nachher bei 26° C und einer relativen Luftfeuchtigkeit von 85% weiter beobachtet. Es zeigte sich nach 4 Tagen, daß diese Wasserprozedur den Eiern beider Arten nicht den geringsten Schaden zufügte. Die Schlüpfrate war in beiden Fällen über 80%. Werden diese Bedingungen noch verschärft dadurch, daß je 2 × 100 Eier von *St. bromius* und *glaukopis* im Alter von 12 Stunden dauernd unter Brunnenwasser von 24° C gehalten werden, so zeigt nach 5 Tagen *St. bromius* eine Schlüpfrate von 78% und *St. glaukopis* eine solche von 84%. *Die Eier dieser beiden Tabaniden-Arten sind also gegen Wasser sehr widerstandsfähig, und ihre Entwicklung kann auch unter Wasser normal zu Ende gehen.*

Hier soll noch ein Versuch erwähnt werden, der die Entwicklung der Eier im Licht bzw. in Dunkelheit betrifft. Eiportionen von 2 × 100 *St. bromius* wurden bei gleicher Temperatur und gleicher relativer Luftfeuchtigkeit (90%) gehalten, die eine Probe gänzlich verdunkelt, die andere dauernd in künstlichem Licht. Es zeigte sich, daß die Entwicklung unter beiden Bedingungen gleich lang dauert.

##### 5. Lebensdauer der Imagines in der Laborzucht.

Ohne Berücksichtigung der Temperatur-Versuche, bei denen zum Teil eine sehr lange Lebensdauer festgestellt werden konnte, insbesondere bei Temperaturen zwischen 20 und 22° C (s. S. 322), sei hier die Lebensdauer der weiblichen und männlichen Imagines unter optimalen Bedingungen aufgeführt (T: 26° C, rel. Luftf. 90%). Bei den weiblichen *St. bromius* beobachtete ich eine durchschnittliche Lebensdauer von 9, bei *St. glaukopis* eine solche von 8 Tagen. Die Männchen der beiden erwähnten Arten, die keine Blutmahlzeit einnehmen und nur mit Zuckerwasser gefüttert werden, weisen bei 26° C für *St. bromius* 8—9tägige, für *St. glaukopis* 7—8tägige Lebensdauer auf. Über die beiden andern Arten *T. bovinus* und *H. pluvialis* können nur die Daten für die Weibchen aufgeführt werden. Während *T. bovinus* eine Lebensdauer von 6—7 Tagen hat, zeigt *H. pluvialis* eine solche von 5—6 Tagen. Ein Vergleich mit S. 320 zeigt also, daß die im Laboratorium festgestellten Lebensdauern hinter denjenigen im Freiland etwas zurückbleiben.



Abb. 7. Eigelege von *Straba bromius*.  
Vergr. ca. 11×.

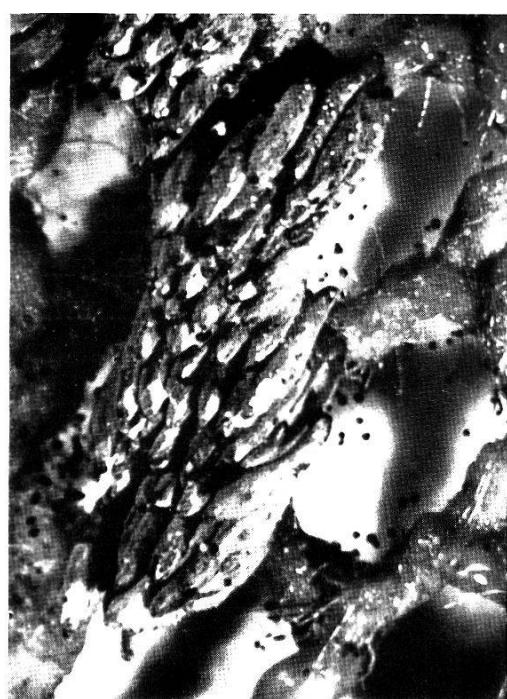


Abb. 8.  
Eigelege von *Straba glaukopis* Mg.  
Vergr. ca. 9×.



Abb. 9. Eier von *Haematopota pluvialis* L. Vergr. ca. 24×.

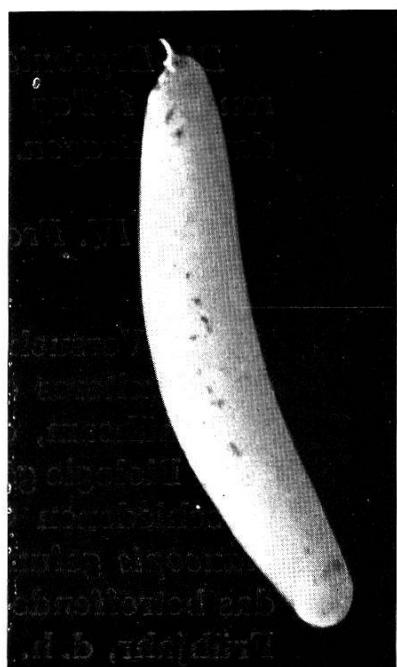


Abb. 10.  
Ei von *Tabanus bovinus* L.  
Vergr. ca. 20×

### 6. Temperatureinwirkung auf die Imagines.

Nachdem sich im Freiland gezeigt hatte, daß selbst nach mehr-tägiger schlechter und kühler Witterung die Bremsenpopulation bei Eintritt von schönem Wetter nicht wesentlich dezimiert war, wurde die Widerstandsfähigkeit der *St. bromius*- und *glaukopis*-Weibchen gegenüber tiefen Temperaturen untersucht.

Am 15. August 1951 wurden in Seewen je 30 *St. bromius*- und *glaukopis*-Weibchen eingefangen und an einem Pferde gefüttert. Ins Labor verbracht, wurden je 10 Tiere pro Gazekäfig in den Kühl-schrank mit einer Temperatur von +2° C gesetzt. Während die erste Partie nach Ablauf von 24 Stunden in optimale Bedingungen (Beckenmethode) zurückgebracht wird, verbleibt die zweite Partie bis zum Eintritt des Todes im Eisschrank.

Dieser Versuch zeigte folgendes Bild:

TABELLE XII.  
Temperatureinwirkung auf Imagines.

Zeit	<i>St. bromius</i>		<i>St. glaukopis</i>	
	24 Std. in +2° C	Dauernd +2° C	24 Std. in +2° C	Dauernd +2° C
1 Tg.	100% lebend	100% lebend (leblos)	100% lebend	100% lebend (leblos)
3 Tg.	70% lebend	50% lebend (leblos)	90% lebend	80% lebend (leblos)
5 Tg.	30% lebend 2 Eikörbe	20% lebend (leblos)	30% lebend 72 Eier	10% lebend (leblos)
7 Tg.	0% lebend	0% lebend	0% lebend	0% lebend

Die Ergebnisse zeigen, daß diese beiden Arten tiefe Temperaturen ca. 1 Tag lang ertragen, ohne dabei irgendwelchen Schaden davonzutragen.

### IV. Freilanduntersuchungen an Tabanidenlarven.

#### 1. Freilandbeobachtungen.

Der Versuch, Bremsenlarven im Freiland zu suchen, ist nicht ohne weiteres erfolgversprechend. Es ist außerordentlich schwer und mühsam, diese Tiere zu finden, und ohne genaue Kenntnis ihrer Biologie gar nicht möglich. Wie eingangs erwähnt, konnten an verschiedenen Orten Eigelege der beiden Arten *St. bromius* und *glaukopis* gefunden werden. Diese Eifunde gestatteten denn auch, das betreffende Gebiet später nach Larven abzusuchen. Im späten Frühjahr, d. h. Mitte Mai, wurden an verschiedenen Orten Bodenproben gewonnen und auf Larven untersucht, indem pro Are 10 Stechschäufeln Erde einzeln auf einem Tuch ausgebreitet wurden. In Pfeffingen ist das Gebiet des Eichberges (nach Westen abfal-

lend) relativ gut mit Bremsenlarven besetzt. Dieses ca. 4 ha umfassende Gelände wies im Jahre 1950 einen Kleebestand auf. Im Mai 1951 wurden aus diesem Gebiet 140 Proben durchsucht, von denen 16 Bremsenlarven enthielten. Im gesamten wurden 44 Larven in der Größe von durchschnittlich 16—18 mm, d. h. zu Dreiviertel ausgewachsene Tiere gefunden. Zur Kontrolle ließ ich 20 Tiere im Boden zurück, deckte den ganzen Bezirk mit Gaze ab und erhielt Mitte Juli—Ende Juli 11 Imagines. Infolge eines Unge- schickes gingen mir jedoch die Imagines verloren, so daß eine Weiterbeobachtung unmöglich war. Außer in diesem Gebiet konnte ich Larven auch in der «Lett-Matt West» (südlich des Gutes) in gerin- ger Zahl finden. Dieses Gebiet dient seit Jahren als Weideland. In Seewen (Pferdezuchtgenossenschaft) fand ich neben *St. bromius* und *glaucopis* auch zwei Larven von *T. bovinus*. Diese Tiere be- fanden sich im gleichen Habitat wie die beiden andern Arten. Auch in Seewen zeigte es sich, daß die Larven am dichtesten auf mit Klee, Gras, Luzerne oder sonstigen dichten Kulturen bewachsenem Boden zu finden sind. Zweimal fand ich Larven auch in Kartoffel- feldern. Diese Felder trugen im Vorjahr ein Klee-Gras-Gemisch. Die dort am 27. Juli 1951 aufgefundenen Larven befanden sich we- niger als 8 cm unter der Erdoberfläche und waren bereits ausge- wachsen. Sie lieferten mir, nachdem ich sie in Blumentöpfen einge- setzt hatte, nach 15 Tagen Imagines. Auffallend ist ferner, daß die Larven, die man im Freiland findet, nicht gleichmäßig verteilt sind; meistens findet man pro Probe mehrere Tiere, während man in der unmittelbaren Umgebung nicht ein einziges Tier antreffen kann. Der Aufenthaltsort der Larven im Boden wird bedingt durch ein den Weibchen zusagendes Milieu. Die Wanderung der Larven rund um den Ort der Eiablage dürfte sich innerhalb einiger Meter ab- spielen. Das Bremsenlarven-Habitat nimmt während der aktiven Periode nur die obersten 15 cm des Bodens in Anspruch. Der Auf- enthaltsort liegt durchschnittlich in einer Tiefe von 8—10 cm. Bei starker Austrocknung der Erde gehen die Tiere tiefer in den Boden in feuchtere Schichten. Der von den Larven beider Tabaniden-Ar- ten bevorzugte Feuchtigkeitsgehalt der Erde ist weitgehend von deren Struktur abhängig. Tonige, leicht lehmige Humusböden mit einem Feuchtigkeitsgehalt von 18—24% werden bevorzugt. Die Larven wählen zudem gerne Regenwurm-Kanäle als Aufenthalts- orte.

## 2. Bodentemperaturen.

Auch hier ermöglicht die Laborzucht wertvolle Rückschlüsse auf das Freiland. Die Larvenentwicklung hängt wesentlich von der Bodentemperatur ab. Dies konnte an Hand von Messungen in ver-

schiedenen Tiefen und auf diversen Böden, die auf dem Versuchsgut in Pfeffingen während der Jahre 1951 und 1952 gemacht wurden, nachgewiesen werden. Von Oktober bis April, d. h. bei Bodentemperaturen von 14° C und weniger, steht die Entwicklung der Bremsenlarven praktisch still, entsprechend meinen Laborbefunden. Die diese Grenze überschreitende Temperatur wirkt aktivierend auf die Larvenentwicklung ein. Um den Einfluß des Wärmehaushaltes des Bodens auf die Larvenentwicklung kennenzulernen, wurden die Bodentemperaturen über 14° C pro Stunde errechnet. Es zeigte sich, daß vor allem Weideland und Kulturboden mit Pflanzen besonders prädestiniert sind, den Bremsenlarven die nötige Entwicklungswärme zu bieten. Die oberen Erdschichten weisen gegenüber den tieferen bedeutend höhere Temperaturen auf. Diese variieren jedoch infolge der Witterungseinflüsse entsprechend stark. Offener, d. h. unbewachsener Boden, der ebenfalls hohe Temperaturen aufweist, fällt in dieser Hinsicht aus, da die Weibchen an solche Orte ja keine Eier deponieren. Waldboden bietet den Larven kein zusgendes Milieu. In bezug auf Bodenwärme erweist sich wie bei den Imagines der Monat Juli als der für die Larven optimale Monat, in gewisser Beziehung auch noch der August. Die Larvenentwicklung schreitet denn auch während dieser zwei Monate intensiv vorwärts.

Ob aus früh, also bereits anfangs Juni deponierten Eiern noch im gleichen Jahr unter sehr günstigen Bedingungen Imagines entstehen, konnte ich nicht feststellen. Diese Frage bleibt der weiteren Bearbeitung in den nächsten Jahren überlassen. Theoretisch ist eine partielle 2. Generation meiner Ansicht nach möglich, wenn man die Verhältnisse der Laborzucht berücksichtigt, zumal die Larven in ihrem natürlichen Habitat jedenfalls optimalere Bedingungen vorfinden als in den Zuchten.

#### *V. Die Zucht der Tabanidenlarven im Labor.*

Die Aufzucht der Larven im Labor ist relativ einfach, wenn gewisse Regeln befolgt werden. Bei meinen Laborzuchten wurden die soeben geschlüpften Eilarven in mäßig feuchte Erde gesetzt. Bei der Wahl der Erde ist darauf zu achten, daß dieselbe leicht tonig-humös ist, damit sie bei der Befeuchtung mit Wasser nicht allzu stark zusammenklumpt. Man verwendet mit Vorteil gewöhnliche Ackererde, der noch etwas altes Laub beigemischt wird. Es ist ferner zu vermeiden, daß sich zu viele Larven in derselben Zucht befinden. Bei *St. bromius* und *glaucopis* wurde nämlich wiederholt Kannibalismus festgestellt, sobald nicht reichlich Nahrung vorhanden war. In meine Zuchtbehälter, die eine Größe von 80×30×30 cm aufweisen, setzte ich nie mehr als 50 Eilarven ein.

Bei der Zugabe der Nahrung, die aus Regenwürmern besteht, konnte beobachtet werden, wie freßgierig dieselben von den Larven angefallen wurden. Über die Futtergabe diene folgende Norm: Bis zur 4. Häutung gebe man alle 14 Tage einen Regenwurm pro Tier. Die ältern Larven benötigen bereits wöchentlich einen Wurm. Bei günstigen Bedingungen, d. h. bei einer Temperatur von 24 bis 27° C und einer angemessenen Erdfeuchtigkeit (18 bis 20%), geht die Larvenentwicklung sehr rasch vor sich. Es ist mir wiederholt gelungen, unter den beschriebenen Verhältnissen innerst 15—18 Wochen Puppen zu erhalten. Es ist auffallend, daß bei den eingesetzten Eilarven nach einer gewissen Zeit eine individuell sehr unterschiedliche Entwicklung festzustellen ist, indem Individuen, aus gleichem Eigelege und im selben Milieu gehalten, nach einigen Wochen in der Größe zwischen 3 und 15 mm variieren können. Diese beträchtlichen Größenunterschiede bei den Larven sind auch im Freiland immer wieder zu finden. Der gut durch das Integument durchscheinende Vorderteil des Mitteldarmes erlaubt jederzeit eine Kontrolle über die aufgenommene Nahrung. Durch Senkung der Temperatur kann die Entwicklung der Larven entsprechend verlangsamt werden. Unter 15° C steht die Entwicklung still.

## VI. Untersuchungen über die Biologie der Tabanidenlarven.

### 1. Allgemeine biologische Beobachtungen.

Dank vieler Beobachtungen an den Zuchten konnte die Biologie der Larven eingehend studiert werden. In der Literatur sind relativ häufig Larvenbeschreibungen anzutreffen, doch handelt es sich dabei stets um Freiland-Funde, bei denen das Alter und die Artzugehörigkeit erst nach Erhalt der Imagines rückschließend bestimmt werden konnten. Vereinzelt sind auch Larvenzuchten ab ovo gemacht worden, auf Grund von im Freiland gefundenen, weiter gezüchteten Tabaniden-Eiern. Während die Morphologie der Tabanidenlarven schon wiederholt bearbeitet worden ist, hat sich einzig H. J. STAMMER (15) spezieller mit der Larven-Anatomie befaßt, aus Mangel an Larven jedoch nicht mit den hier beschriebenen Arten.

In der vorliegenden Arbeit sind einige Daten über die Larvenentwicklung aufgeführt, doch ist die Untersuchung noch nicht abgeschlossen. Da die Zusammenhänge bei *St. bromius* gleich sind wie bei *St. glaucopis* und *T. bovinus*, wird jeweils, wenn nicht besonders erwähnt, die erste Art besprochen.

Die weiße, 11 Segmente aufweisende Larve von *St. bromius*

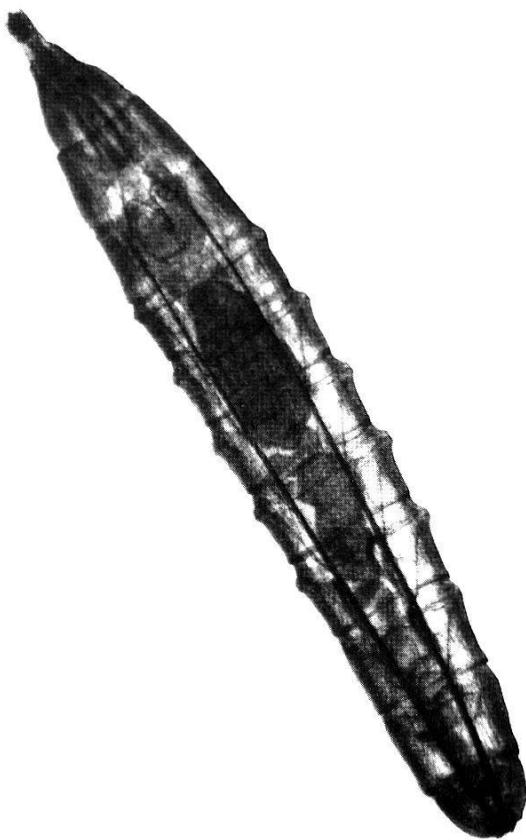


Abb. 11. Eilarve von *Straba bromius*.  
Vergr. ca. 45×.

besitzt beim Verlassen der Eihülle eine Größe von 1,9—2,1 mm. Die Eihülle wird auf der konvexen dorsalen Seite der Länge nach gespalten, und die Larve verläßt die Eihülle unter intensiven, schnellen Bewegungen. Ihre Feuchtigkeitsliebe bekundet sie dadurch, daß sie sofort dunkle und feuchte Stellen (Boden) aufsucht. Auf Trockenheit reagiert die Larve sehr stark; bei fehlender Feuchtigkeit geht sie innert weniger Stunden ein. Die Larve ist beinlos und besitzt lediglich Kriechwülste. Die Mandibeln sind bereits bei der Junglarve stark chitinisiert und gut sichtbar. Maxillen, Maxillarpalpen, Labrum und Labium sowie die zweigliedrigen Fühler sind ebenfalls unschwer zu erkennen. Bei der Besprechung der Nahrungsaufnahme werde ich nochmals auf die Mundwerkzeuge zurückkommen. Die Junglarve zeigt ferner in der Mitte des Körpers, immer zwischen dem 4. und 9. Segment, eine durchschimmernde grau-weiße kompakte Masse (s. Abb. 11). Wie bereits von BOUVIER beschrieben, handelt es sich hierbei um eine Nahrungsreserve, bestehend aus Dotterresten, die auf Sudan-III-Färbung positiv ansprechen. Unter optimalen Bedingungen, d. h. bei 25 bis

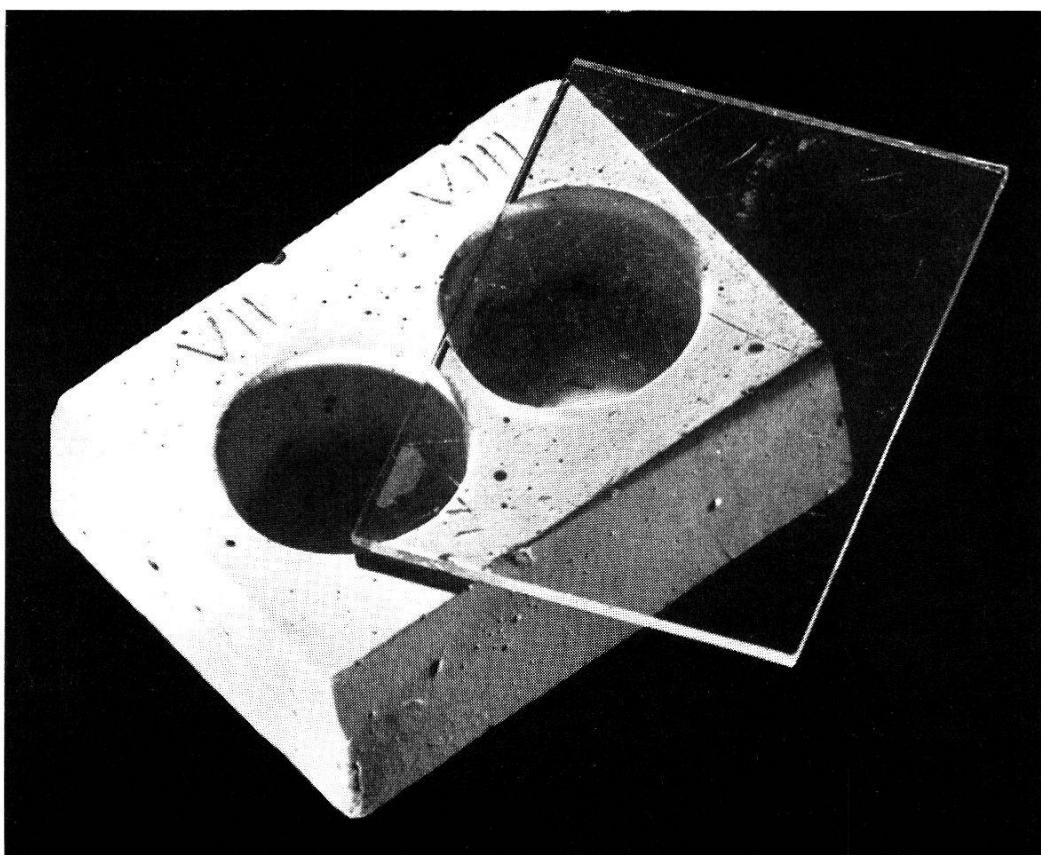


Abb. 12. Gipsnapf zur isolierten Aufzucht von Tabanidenlarven.

27° C. ist diese Nahrungsreserve nach 5—7 Tagen verbraucht, und das Tier schreitet zur ersten Nahrungsaufnahme.

Zur isolierten Aufzucht der Larven konstruierte ich einen Gipsblock von 8 : 6 : 2,5 cm. Er enthält zwei runde Löcher mit einem Durchmesser von 3 cm und einer Tiefe von 2 cm, die zur Aufnahme von je einer Larve dienen (Abb. 12). Die für die Larven nötige Feuchtigkeit wird dadurch erhalten, daß der ganze Block von Zeit zu Zeit unter Wasser getaucht wird. In diesen Gipsblöcken können die Larven auf einfache Weise gefüttert und bis kurz vor der Verpuppung gehalten werden.

Die Junglarve ist bereits imstande, ihr vorgelegte Würmer anzugreifen. Sie frißt jedoch auch mit Vorliebe kleinere Insektenlarven, die sich im Boden aufhalten. In der Regel vergehen bei guter Fütterung 20—25 Tage, bis die Larve ihre erste Häutung durchmacht. Zwischen dem Schlüpfen und der ersten Häutung nehmen die Larven meist 2, selten 3 Mahlzeiten zu sich. Eilarven, die in niedriger Temperatur gehalten werden, z. B. 20° C, benötigen zum Abbau der Reservenahrung im Darm bis zu 3 und 4 Wochen. Erst nach einer bestimmten Resorption dieser Nahrungsreserve wird erstmals ein Beutetier angefallen. Wenn man den weiteren Entwicklungsgang der Larve verfolgt, stellt man fest, daß sich die Häutungen, bzw. Nahrungsaufnahmen in einem gewissen Rhyth-

mus folgen, der von Temperatur und Feuchtigkeit abhängig ist. Bei 18° C findet noch geringe Nahrungsaufnahme statt, bei noch tieferer Temperatur unterbleibt sie vollkommen. Bis zur vierten Häutung, bei welcher die Larve eine Länge von 10—11 mm erreicht, werden durchschnittlich innerhalb von 24—28 Tagen 3—4 Mahlzeiten zwischen den Häutungen eingenommen. Die Dauer der Nahrungsaufnahme ist sehr verschieden, sie variiert zwischen 40 Minuten und einigen Stunden. Von der vierten Häutung an ist vielfach eine Steigerung der Zahl der Mahlzeiten zwischen zwei Häutungen zu beobachten. Es sind deren 4—6. Nach der vierten Häutung ist die Larve imstande, bis zu 60 mg Futter bzw. Blut aufzunehmen, was das Doppelte ihres Eigengewichtes ausmacht. Die Qualität der Nahrung spielt in bezug auf die Anzahl der Mahlzeiten eine Rolle. Meinen Beobachtungen zufolge entsprechen 3 Wurm-Mahlzeiten in ihrem Nährwert ca. 5 solchen von Dipterenlarven (*Musca domestica*). Die Qualität der Nahrung hat einen Einfluß auf die Entwicklung der Larve, indem nährstoffarmes Futter eine Verlängerung der Larvenentwicklung bedingt.

Einer Häutung geht immer eine 2—3tägige Trägheit der Larve voraus, verbunden mit Futterverweigerung. Der Mitteldarm wird vor der Häutung nicht entleert, so daß bei sich häutenden Tabaniden-Larven vielfach der rötlich durchschimmernde Mitteldarm gut sichtbar ist. Erst 1—2 Tage nach der Häutung schreiten die Tiere zur erneuten Futteraufnahme. Die Häutung selbst ist unter normalen Umständen innert weniger Stunden beendet. Sie beginnt zuerst an der Kopfpartie, wo die Larve zuerst die chitinösen Teile der Mundwerkzeuge abstößt. Die abgestreifte Haut des Körpers findet sich wie ein aufgerollter Strumpf am caudalen Ende. Häutungsschwierigkeiten konnte ich in meinen Laborzuchten selten feststellen. Die unterste Temperatur, in der eine Häutung von *St. bromius* noch erfolgen kann, liegt bei 15° C. Die Zahl der Häutungen beträgt in der Regel 7, doch kommt es öfters vor, daß eine 8. eingeschaltet wird. Normalerweise vergehen auch bei den größeren Larven zwischen zwei Häutungen 24—27 Tage.

Es ist allgemein bekannt, daß Tabaniden-Larven feuchtigkeitsliebend sind. Diese Bevorzugung von feuchtem Milieu trifft insbesondere für die Stadien II—VI zu. Eilarven und verpuppungsreife Larven hingegen meiden zu starke Feuchtigkeit, ja sie können auf die Dauer daran zugrunde gehen. Eine Bodenfeuchtigkeit in tonigem Humus von über 22—24% wird von Eilarven streng gemieden. Werden Eilarven-Milieus zu reichlich befeuchtet, dann ist mit dem Tod der Tiere zu rechnen. Ebenso verlassen die verpuppungsreifen Larven die feuchten Bodenschichten, um relativ trockene, oberflächliche Orte aufzusuchen. Alte, bereits ausge-

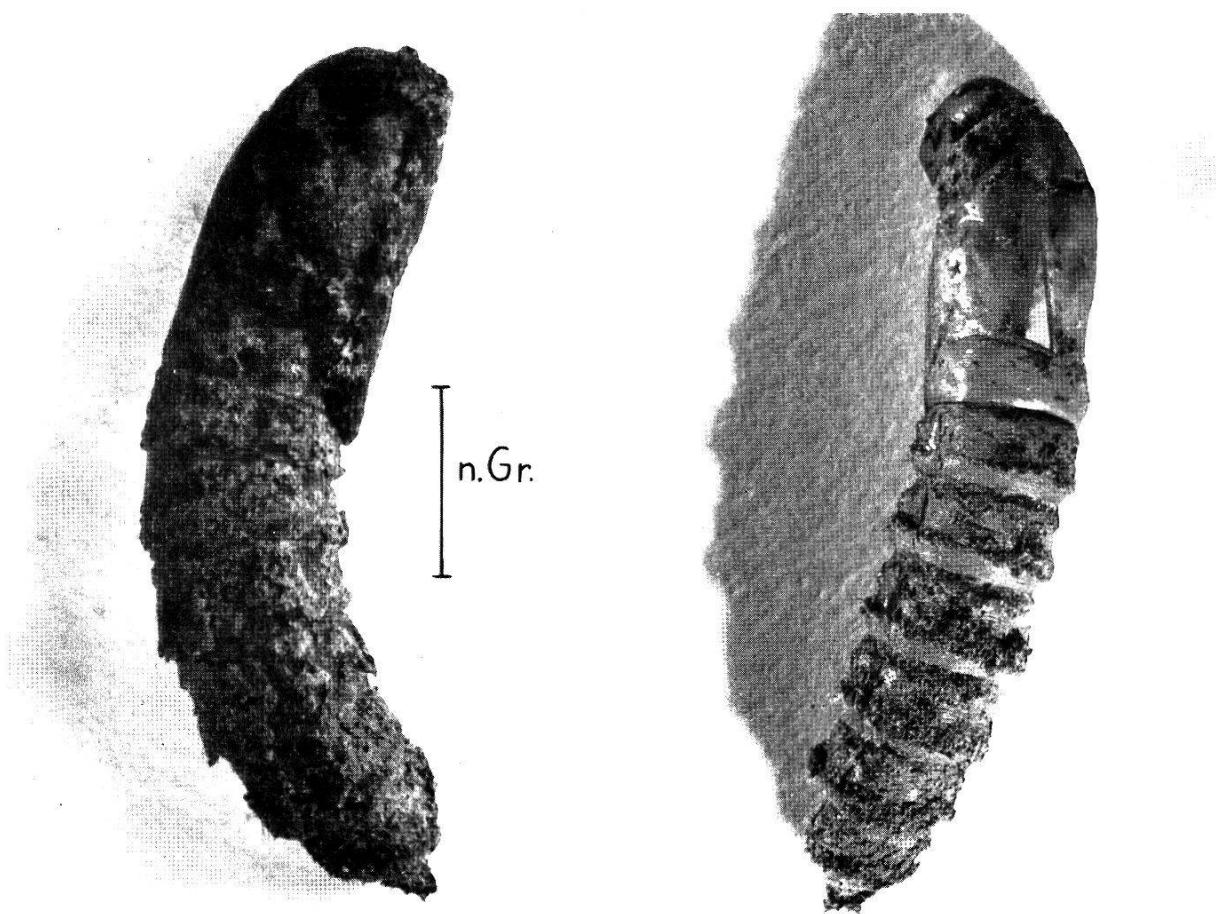


Abb. 13. Puppe von *Straba bromius* L..  
2 Tage vor dem Schlüpfen.

Abb. 14. Exuvium von *Straba bromius*.

wachsene Larven findet man denn auch nie tiefer als 5—8 cm im Boden. Eine Verpuppung unter den Feuchtigkeitsverhältnissen, wie sie die mittleren Stadien lieben, habe ich nie beobachtet. Es stellt sich in den Zuchten immer die Schwierigkeit, den verpuppungsreifen Larven ihre zusagende Bodenfeuchtigkeit zu bieten. Obwohl man den Tieren optimale Zuchtbedingungen geben kann, können die Freiland-Verhältnisse nicht voll ersetzt werden. Die *Gipsnapf-Methode* gestattet eine vorzügliche Kontrolle der einzelnen Individuen, ganz optimale Lebensbedingungen bietet sie den Larven natürlich auch nicht.

## 2. Verpuppung der Tabanidenlarven und Schlüpfen der Imagines.

Wie bereits oben erwähnt, suchen die verpuppungsreifen Larven trockene Orte auf und meiden streng ausgesprochen feuchte Erdpartien. Sie gehen bei einem Zwangsaufenthalt in feuchtem Zuchtmilieu (Gipsblock) innert weniger Tage zugrunde. Der Verpuppung geht eine 4—5tägige Trägheitsperiode voraus, während der die Larve zugleich eine Verkürzung erfährt. Verpuppungsreife Larven sind immer unmittelbar in den obersten Bodenschichten

zu finden. Die Temperatur ist hier infolge der Sonnenstrahlung hoch. Verschiedentlich fand ich im Freiland bereits im Monat Mai ausgewachsene, sich zur Verpuppung vorbereitende Larven 1—2 cm tief in unbewachsenem, im Herbst des Vorjahres gepflügtem Boden. Bei Zuchttieren ist darauf zu achten, daß dem betreffenden Stadium eine leichte, ziemlich trockene Erde geboten wird. Die rasch sich braungelb verfärbende Puppe von *Straba bromius* benötigt bei einer konstanten Bodentemperatur von 28° C eine Puppenruhe von 8—10 Tagen. Bereits am 5. Tag sind durchschimmernd die Augen der Imago gut sichtbar. Zum Verlassen der Puppenhülle wird der Thorax dorsal gesprengt. Der Schlüpfakt der Bremse dauert nur wenige Minuten. Bald nach dem Verlassen der Puppenhülle zeigt die Imago großes Trinkbedürfnis und nimmt unverzüglich Zuckerwasser auf. Die Geschlechter sind gut unterscheidbar. Während das Weibchen zwischen den Augen ein relativ breites Stirnband sowie ein leicht gerundetes Abdomen aufweist, zeigt das Männchen direkt aneinanderstoßende Augen und ein konisch zugespitztes Abdomen. Die Tiere zeigen bei der Haltung nach der Beckenmethode bald intensive Lauf- und Flugbewegungen.

### 3. Nahrungsaufnahme der Larven.

Der interessante Vorgang der Nahrungsaufnahme bei der Larve soll hier kurz beschrieben werden. Trifft die Bremsenlarve mit einem Beutetier, z. B. einem Regenwurm, Egerling oder einer Dipterenlarve zusammen, dann betastet die Larve ihr Opfer zuerst kurze Zeit. Der nun folgende Angriff geschieht äußerst rasch. Die beiden bis jetzt in horizontaler Ruhelage befindlichen Mandibeln, die zwei leicht gebogenen Dornen ähneln, werden blitzschnell nach vorne geschellt, ausgestreckt und in die Haut bzw. Körperdecke des Beutetieres eingeschlagen. Dadurch verursachen sie eine starke Verletzung des angefallenen Opfers. Auf der konkaven Innenseite sind die Mandibeln leicht gezähnt, während die konvexe Außenseite (Vorderseite) kurz oberhalb der Spitze einen relativ großen Porus, die Mündung eines die ganze Mandibel durchziehenden Kanals, aufweist (Abb. 15). Das Einschlagen der Mandibeln ist außerordentlich heftig und es ist einem Beutetier kaum möglich, dem Angriff zu entkommen. Bei älteren Bremsenlarven kann das Ausstrecken und Einschlagen der Mandibeln leicht provoziert werden, indem man ihnen sachte einen Objektträger an die Mundpartie drückt. Das Herausschnellen der Mandibeln und Aufschlagen auf den Objektträger ist deutlich hörbar. Unmittelbar nach dem Einschlagen der Mandibeln in die Beute schiebt die Larve ihre Oberlippe samt den paarigen, oberseits stehenden Borsten-

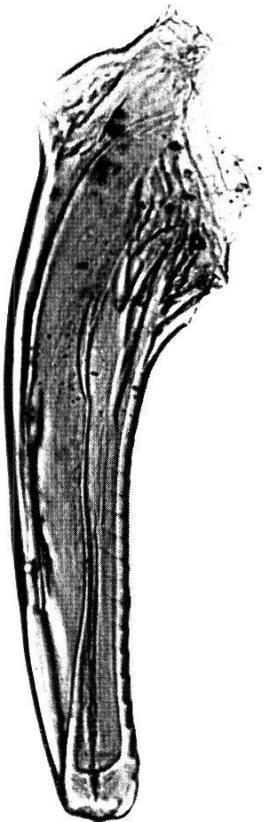
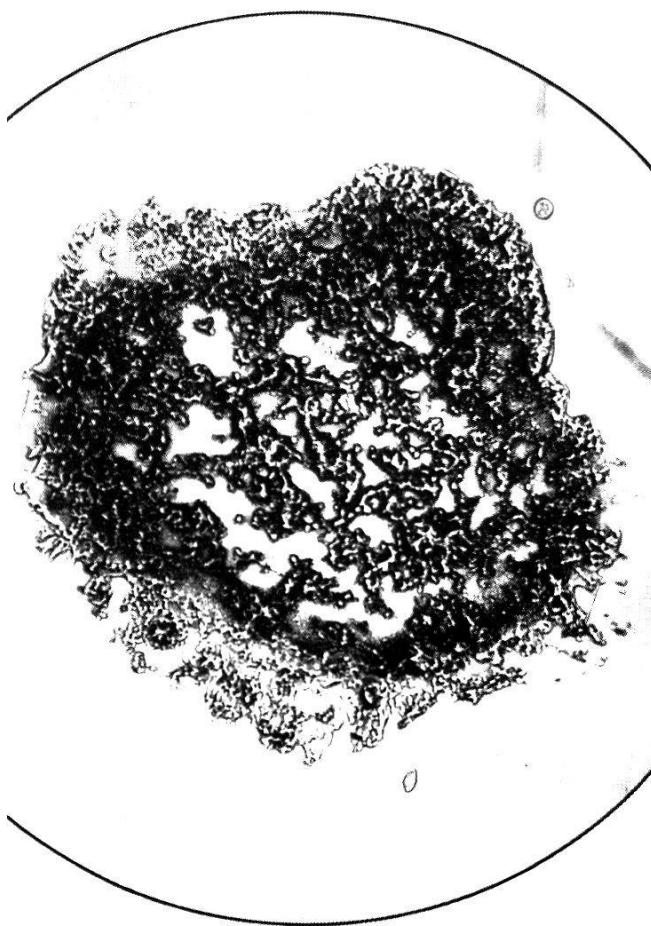


Abb. 15. Mandibel mit Kanal einer *Straba bromius*-Larve. Vergr. 60×.

feldern an die Körperdecke des Opfers und bedient sich derselben gleich eines Haftnapfes, der ein Zurückgleiten der Mandibeln vom sich wehrenden Opfer verhindert. Die infolge des Binnendruckes im Wirtskörper ausfließende Körperflüssigkeit wird nun von der Larve eingesogen. Durch mehrmaliges Einschlagen der Mandibeln wird schließlich eine so starke Verletzung der Körperdecke erreicht, daß sie der Larve erlaubt, mit der Kopfpartie in das Körperinnere des Nahrungstieres vorzudringen. Interessant ist, daß bei jedem Einschlagen der Mandibeln ein ziemlich großes Quantum wasserklares Speichels ausgeschieden wird. Der oben erwähnte Kanal in der Mandibel steht mit den großen, gewundenen und bis zum 5. Segment reichenden Speicheldrüsen in Verbindung. Dieser Speichel spielt bei der Nahrungsaufnahme eine entscheidende Rolle.

#### 4. Funktion des Larvenspeichels.

Über die Funktion des Speichels der Tabaniden-Larven war, abgesehen von einer von STAMMER (1924) geäußerten Vermutung bisher nichts bekannt. Es ist daher angezeigt, an dieser Stelle



*Abb. 16.* Körperhöhlenflüssigkeit des Regenwurms, normal. Vergr. ca. 30×.



*Abb. 17.* Körperhöhlenflüssigkeit des Regenwurms mit Zugabe von Larvenspeichel. Die Zellen sind aufgelöst. Vergr. ca. 30×.

einige diesbezügliche Untersuchungsergebnisse aufzuführen. Wie bereits erwähnt, wird bei jedem Einschlagen der Mandibeln Speichel nach außen abgegeben, der relativ rasch eintrocknet und demzufolge für Experimentierzwecke sofort in eine feuchte Kammer übergeführt werden muß. Der pH-Wert dieses Speichels liegt bei 7.0—6.9, ist also praktisch neutral. Eine nähere Untersuchung dieses Speichels drängte sich auf, da es nahelag, anzunehmen, daß er fermentative Eigenschaften aufweise. Als erstes Testobjekt zum Studium der Eigenschaften des Larvenspeichels diente mir Menschenblut. Auf einem Objektträger wurde ein kleiner Tropfen Blut deponiert und im Verhältnis 1 : 3 mit frischem Larvenspeichel vermischt. Unter dem Mikroskop zeigte sich nun die interessante Tatsache, daß sich die Erythrocyten unter der Einwirkung des Larvenspeichels innerst weniger Sekunden auflösen. Auf nachträglich hergestellten und gefärbten Ausstrichen lassen sich denn auch keine roten Blutkörperchen mehr nachweisen, und es zeigt sich ferner, daß auch die Leukocyten z. T. stark deformiert und angegriffen sind. Vielfach findet man nur noch ihre Kerne; Plasma



Abb. 18. Beinmuskelfasern von Küchenschaben, normal. Vergr. ca. 30×.



Abb. 19. Beinmuskelfasern von Küchenschaben, während 60 Min. in Larvenspeichel. Muskelfasern aufgelöst. Vergr. 30×.

und Zellmembran sind aufgelöst. Zudem kann festgestellt werden, insofern das Blut-Speichel-Gemisch in der feuchten Kammer aufbewahrt wird, daß keine Gerinnung des Blutes eintritt. Der Tropfen zeigt einen klaren, hellroten, leicht viscösen Aspekt. Die Auflösung der roten Blutkörperchen durch den Larvenspeichel ist je nach Speichelkonzentration und -menge verschieden stark.

Interessant war in diesem Zusammenhang die Untersuchung der Wirkung des Larvenspeichels auf die Körperhöhlenflüssigkeit und das Blut des Regenwurms. Wie Abb. 16 und 17 zeigen, werden auch in diesem Fall sowohl die Chloragogenzellen als auch die Lymphocyten vollständig abgebaut. Untersucht man unmittelbar nach erfolgter Nahrungsaufnahme den vorderen Abschnitt des Mitteldarmes der Bremsenlarve, so stellt man fest, daß noch zahlreiche Blutzellen und Chloragogenzellen vorhanden sind; sie werden also z. T. auch noch im Darm fertig aufgelöst. Werden Insektenlarven (Diptera) als Beute geboten, so werden auch hier die Blutzellen hämolysiert.

Es sei hier betont, daß die Larven von *St. bromius*, *St. glaukopis* und *T. bovinus* nur flüssige bzw. breiige Nahrung aufnehmen. Grobe Partikel werden von der Larve nicht geschluckt. Ferner wurde festgestellt, daß eine Larve, die durch fortgesetzt künstlich provozierte Mandibeleinschläge ihres Speichels beraubt wird, erst wieder Nahrung aufnehmen kann, wenn sie ihr Speicheldefizit ersetzt hat. Dies ist meist nach 12—24 Stunden der Fall.

Die Erkenntnis der nahrungsaufschließenden Eigenschaften des Larvenspeichels regte zu weiteren Versuchen an. So wurde versucht, den Einfluß des Speichels auf das Muskelgewebe von Insekten und Regenwürmern festzustellen. Zu diesem Zweck wurden aus Oberschenkeln von *Periplaneta americana* Muskelpakete in physiologischer Kochsalzlösung herauspräpariert und einzelne Muskelfäserchen mit Larvenspeichel versetzt. In gleicher Weise wurde auch mit Rumpfmuskeln des Regenwurms vorgegangen. Es zeigte sich, daß das Muskelgewebe durch die Einwirkung des Larvenspeichels innert 60—120 Minuten praktisch restlos aufgelöst wurde (s. Abb. 18 und 19). Eine Kontrollprobe, mit Pepsinlösung durchgeführt, ergab eine starke Deformierung und Quellung der Muskelfasern. Die Bremsenlarve ist demnach in der Lage, aus den Muskelpartien des angefallenen Tieres durch Absonderung ihres Speichels und darauffolgender Auflösung auch Muskelgewebe in gelöster Form aufzunehmen.

In diesem Zusammenhang sei die Wirkung eines «Bremsenlarven-Bisses» in die menschliche Haut kurz erwähnt. Wie bereits SURCOUF in seiner Arbeit bemerkte, konnte er verschiedentlich Bisse durch Bremsenlarven in die Hand beobachten. Meine eigenen Versuche ergaben, daß Larven, die auf den Handrücken gelegt werden, ihre Mandibeln in die Haut einschlagen. Die unmittelbare Folge dieses Bisses ist ein starkes Brennen an der betreffenden Stelle. Der Schmerz ist äußerst stark, klingt aber relativ rasch ab. Die «Bißstelle» ist gut sichtbar, und es bildet sich an derselben nach kurzer Zeit ein roter Hof. Eine typische Quaddelbildung, wie sie etwa nach einem Stechmücken- oder Wanzenstich auftritt, konnte ich selbst bei sensiblen Personen nicht feststellen.

BOUVIER und STAMMER sprachen die Vermutung aus, daß der Larvenspeichel eventuell als Gift für die Opfer eine Rolle spielen könnte. Diesbezügliche Versuche, die ich an verschiedenen Tieren ausführte, bestätigten diese Vermutungen. Als Versuchstiere benützte ich Regenwürmer mit einer Länge von 4 cm, ausgewachsene Stubenfliegenlarven und halbwüchsige Mehlwürmer (*Tenebrio molitor*). Diese Tiere setzte ich einigen Bissen von erwachsenen *St. bromius*-Larven aus. Die Ergebnisse sind aus der folgenden Tabelle ersichtlich.

TABELLE XIII.  
*Einfluß des Larvenspeichels auf die Nahrungstiere.*

Nahrungstier	Eintritt der Lähmungen	Bewegungslosigkeit	Erholung nach ( ) = tot
Regenwurm	90 Sekunden	3—4 Minuten	30—35 Minuten (20%)
Fliegenlarven	30 Sekunden	2 Minuten	150 Minuten (60%)
Mehlwürmer	45 Sekunden	3 Minuten	60 Minuten (20%)

Aus diesen Versuchen geht deutlich hervor, daß der Speichel zunächst lähmend wirkt, in einzelnen Fällen, besonders bei Dipterenlarven, sogar tödlich. Daneben hat er aber die Fähigkeit, die Gewebe der Beutetiere aufzulösen und den Verdauungsvorgang einzuleiten.

### *VII. Literatur.*

1. Bailey, N. S. (1949). The Hovering and Mating of Tabanidae. Ann. ent. Soc. Amer. 41.
2. Beling (1882). Beiträge zur Metamorphose zweiflüglicher Insekten aus der Familie der Tabaniden. Arch. Naturgesch., Jg. 48, 1.
3. Bouvier, G. (1940). Contribution à l'Etude des Tabanidés de la Suisse. Mitt. Schweiz. Entomol. Ges., Vol. XVIII, 1.
4. Bouvier, G. (1941). Quelques observations biologiques sur les Tabanidés. Mitt. Schweiz. Entomol. Ges., Vol. XVIII, 4/5.
5. Bouvier, G. (1945). Les Tabanidés de la Suisse. Mitt. Schweiz. Entomol. Ges., Vol. XIX, 10.
6. Geigy, R. (1946). Beobachtungen an einer Zucht von *Glossina palpalis*. Verh. Schweiz. Naturf. Ges.
- 6a. Geigy, R. (1948). Elevage de *Glossina palpalis*. Acta Tropica, Vol. 5, 3.
- 6b. Geigy, R. (1950) Observations sur quelques espèces de Glossines de l'Afrique Orientale. Congr. Internat. Hyg. et Méd. Méditerran., Alger.
7. Gruber, V. (1879). Neues Organ einer Fliegenmade. Arch. mikrosk. Anat. 16.
8. Gregor, McSchomberg (1952). A Partial Annotated List of Species of the Tabanidae. J. Econ. Entomol. 45.
9. Keiser, F. (1947) Die Fliegen des Schweizerischen Nationalparks und seiner Umgebung. Erg. wiss. Untersuchung des schweiz. Nationalparks, Bd. II.
10. Knippling, E. (1951). Biological Observations on Tabanids Proc. 6 Ann. Meeting N. C. St. B. Amer. Ass. Econ. Entomol., March 21/22.
11. Lécaillon, A. (1911). Nouvelles observations sur la ponte des œufs et la vie larvaire de *Tabanus quatornotatus* Meig. Ann. Soc. Entomol. de France, 80.
12. Nieschulz, O. (1935). Über die Blutaufnahme unbefruchteter Tabanidenweibchen. Zool. Anz., 112.
13. Rupp, H. (1952). Contribution à la lutte contre les Tsétsés. Acta Tropica, Vol. 9, 4.
14. Seguy, E. (1926). Faune de France 13.
15. Stammer, H. J. (1924). Die Larven der Tabaniden. Zs. Morphologie und Ökologie der Tiere. Bd. 1.
16. Surcouf, M. (1921). Diss. science Alger.
17. Surcouf, M. (1924). Les Tabanides de France et des Pays limitrophes.
18. Wigglesworth, V. B. (1929). Digestion in the Tse-Tse-Fly. Parasitology, Vol. XXI.
19. Wigglesworth, V. B. (1930). The Formation of the Peritrophic Membrane in Insects, with Special Reference to the larvae of Mosquitoes. Quart Jl. of Microscop. Sci., Vol. 73, Part IV.

**VIII. Summary — Résumé.***Summary.*

The rearing, ecology, and biology of the four most common Tabanid species in the Basle area, *Haematopota pluvialis* L., *Straba bromius* L., *Straba glaucopis* Meig., and *Tabanus bovinus* L. are described from laboratory and field observations.

The first part deals with field trials on the seasonal appearance (graph) of the adults, on their activity and behaviour by day and by night, their habitat and their blood meal which probably is made only by fertilised females. The period from fertilisation to ovipositing (8-15 days, varying with temperature and weather), their ovipositing on small plants in humid surroundings and the hatching of larvae are described. Then follow some remarks on egg-robbing Carabids and ants and on the life-cycle of the adults.

The second part deals with laboratory experiments. Rearing by the "basin-method" in particular is new. It makes possible the investigation of the effect of temperature, light, and humidity on egg laying, and on the period preceding it. It is also possible to state, experimentally, the influence of quality and quantity of the blood food on the development of the ovary and eggs. The form and colour of the batches of eggs are constant and specific. In the laboratory adult flies remain alive for 5 to 9 days, depending on the species. This is somewhat shorter than in the field. They can endure a low temperature for a short time without harm.

After the chapters on eggs and adults come the parts on larvae and pupae. First the habitat of the moisture loving Tabanid larvae in the field is examined and the dependence of their development on soil temperature in the laboratory is discussed. By means of the rearing methods in field soil, or isolated in a block of plaster because of their cannibalism, it was proved that the development up to pupation lasts from 15 to 18 weeks at 24-26° C. The process of moulting and the pupal development are then described.

The article also describes experiments on the feeding of larvae, the function of the larval saliva outside the body, which is to dissolve the blood-corpuscles and muscles of the food animals. Only fluid food is ingested. The larval saliva has also an anticoagulating and paralysing action on the animals attacked.

*Résumé.*

Dans cette étude qui est basée sur des observations dans la nature et au laboratoire on décrit l'élevage, l'écologie et la biologie des quatre espèces de Tabanides les plus communes de la région de Bâle : *Haematopota pluvialis* L., *Straba bromius* L., *Straba glaucopis* Meig. et *Tabanus bovinus* L.

La première partie s'occupe de l'apparition saisonnière des imagos dans la nature, de leur activité et comportement de jour et de nuit, de leurs habitats et de leur alimentation (ce sont probablement seulement les femelles fécondées qui prennent des repas de sang). On décrit la période entre la fécondation et la déposition des œufs (8 à 15 jours suivant les conditions atmosphériques), puis la ponte sur de petites plantes en milieu humide et l'éclosion des larves. Suivent alors quelques observations sur des Carabides et fourmis prédateurs des œufs, ainsi que sur la vie imaginale.

Dans la seconde partie sont décrites les expériences en laboratoire, notamment l'élevage suivant une nouvelle méthode qui permet d'analyser l'effet de la température, de la lumière et de l'humidité sur la ponte et sur la période qui la précède. Il est également possible de mettre en évidence expérimentalement l'influence de la qualité et de la quantité du sang absorbé sur le dévelop-

pement de l'ovaire et des œufs. Les œufs d'une ponte sont arrangés d'une certaine manière caractéristique et présentent une coloration typique. En laboratoire les imagos restent en vie pendant 5 à 9 jours suivant l'espèce, donc un peu moins longtemps que dans la nature. L'imago peut supporter des températures basses sans difficultés pendant une courte durée.

Après les œufs et les imagos sont décrites les particularités des larves et des pupes. L'habitat naturel de la larve hygrophile est d'abord étudié, ainsi que la dépendance du développement larvaire de la température du sol. L'élevage artificiel dans de la terre ou dans des blocs de plâtre a permis de déterminer une durée totale de 15 à 18 semaines à une température de 24 à 26° C. Sont décrits ensuite la mue et le développement nymphal.

Dans ce travail on expose également des expériences sur la façon dont la larve se nourrit. La salive qu'elle sécrète a la propriété de dissoudre les cellules sanguines et les muscles de la proie ; la nourriture est ingérée ainsi à l'état fluide. La salive larvaire a en outre une action anticoagulante et paralysante.

---