

1919

8: 41-116.

(ex NHM London, ENTOMOL. S 1318)

Zur Lebens- und Entwicklungsgeschichte sowie Regeneration der *Silpha obscura* und *Phosphuga atrata* (Col.).

Von Karl W. Verhoeff, Pasing.

(Dazu 12 Abbildungen)

Inhaltsübersicht.

A. *Silpha obscura*.

1. Periode der Eiablage.
2. Frühlings- und Sommergeneration.
3. Die Larvenstufen und die Entwicklungsdauer.
4. Die älteren Embryonen.
5. Das Luftschlucken der Weißlarven
Die physiologische Bedeutung desselben.
6. Luftschlucken bei Forficuliden.
7. Wasserschlucken der *Dytiscus*-Larven.
8. Ernährung der Larven und Imagines von *Silpha obscura*.
9. Bewegungen der Larven.
10. Eierparasiten.

B. *Phosphuga atrata*.

11. Unterscheidung der Larven und Nymphen von *Silpha obscura* und *Phosphuga atrata*.
12. Ernährung und Bewegung der Larven und Imagines von *Phosphuga atrata*.
13. Unterscheidung der Geschlechter.
14. Periode der Eiablage.
15. Dauer der Entwicklungsstufen.
16. Der Pränymphezustand.
17. Eine Larve mit abnormer Verwachsung der Tergithälften.

C. Regeneration bei *Silpha* und *Phosphuga* und die Bedeutung des Pränymphezustandes für dieselbe.

18. Regeneration bei *Phosphuga atrata*.
19. Regeneration bei *Silpha obscura*.
20. Zusammenfassende Beurteilung der Regenerationsversuche.
21. Kritische Betrachtung der Regenerationsversuche an andern Coleopteren.

A. *Silpha obscura*.

1. Periode der Eiablage.

Am 17. V. 17 wurde von mir ein auf einem Feldwege in der Nähe Pasings gefundenes, befruchtetes ♀ der *Silpha obscura* isoliert. Meine Absicht, Larven zu erziehen, wurde nicht nur durch den besten Erfolg gekrönt, sondern ich habe offenbar dieses ♀ auch gerade im Anfang seiner Brutperiode in die Hände bekommen, wie das Folgende beweisen wird. Die ersten drei schon am 24. V. sich einstellenden, durch ihre bedeutende Größe — 7 mm Länge — auffallenden Primärlarven legten mir anfangs die Vermutung nahe, daß hier eine Viviparität vorliege. Sehr bald aber sollte ich mich eines Besseren belehren, denn Anfang Juni beobachtete ich die ersten Eier, welche das in einer kleinen Glaskapsel mit einer Lehmschicht gehaltene ♀ nahe der Oberfläche abgelegt hatte. Von da ab wurde die Erde noch zehnmal auf die in ihr verborgenen Eier untersucht und zwar so genau, daß mir kein Ei entgehen konnte.

Im Vergleich mit dem Volumen des *Silpha obscura* ♀ sind die Eier erstaunlich groß, nämlich 2—2½ mm im Durchmesser, fast kugelförmig, glänzend und graugelblich. Die Eihülle ist lederartig zäh, leicht eindrückbar, aber zugleich sehr elastisch-nachgiebig. Die Periode der Eiablage dieses *Silpha obscura* ♀ verlief also:

17. bis 23. V. wurden drei Larven erzeugt, 24. V. zwei Larven, bis 29. V. noch eine Larve.

1. VI.	wurden in der Erde festgestellt	22 Eier,
bis 3. VI.	noch	5 Eier,
„ 5. VI.	„	4 „
„ 10. VI.	„	24 „
„ 14. VI.	„	22 „
„ 18. VI.	„	26 „
bis 19. VI.		4 Eier
„ 22. VI.		18 „
„ 23. VI.		6 „
„ 26. VI.		13 „
„ 29. VI.		4 „

Bereits am 2. VII. war das Muttertier matt und mit Erde verklebt, eine Antenne halb abgestoßen. Es machte nur noch langsame Bewegungen und starb trotz ausreichender Nahrung an Entkräftung. Es hat also im ganzen nach meinen Beobachtungen 154 Eier abgelegt, und zwar zeigte sich die Zeugungskraft sehr verschieden, anfangs langsam zunehmend, dann schnell sich steigernd und schließlich rapide abfallend, es wurden nämlich abgelegt

bis 27. V., also in 10 Tagen ¹⁾ , nur 5 Eier	37 Eier
„ 5. VI., „ 10 „	32 „ in 20 Tagen
„ 14. VI., „ 9 „	46 „
„ 23. VI., „ 9 „	54 „
„ 29. VI., „ 6 „	17 „

Da ich im Anfang, d. h. bis 1. VI., die Eiablage noch nicht genau kontrolliert hatte, so mögen bis 27. V. einige Eier noch mehr erzeugt worden sein, d. h. von den 22 Eiern, die am 1. VI. gezählt wurden, sind wahrscheinlich schon einige vor dem 25. VI. gelegt worden. Wenn wir aber auch die 5+32 Eier des ersten Abschnittes der Periode zusammenzählen, ergibt sich mit 37 Eiern in 20 Tagen doch die sichere Feststellung, daß der erste Abschnitt der Zeugungsperiode eine erheblich geringere Produktion von Eiern zeitigt hat als der mittlere Abschnitt. Die ganze Zeugungsperiode erstreckte sich über 43 Tage, so daß also im Durchschnitt täglich $3\frac{3}{5}$ Eier zur Ablage gelangten. Auch hieraus ergibt sich die starke Anschwellung der Eierproduktion im Laufe des 2. Drittels des Juni und noch darüber hinaus.

Da das Gewicht des *Silpha obscura* ♀ 0,25 g beträgt, das Gewicht der 154 Eier aber 1,161 g, so hat das Tierchen in kaum 1½ Monaten mehr als das 4½ fache seines Eigengewichtes an Eiern erzeugt²⁾. Es ist also durchaus begreiflich, daß ein derartig kolossal in Anspruch genommener Organismus verfällt. 1918 wurden die *Silpha obscura*-Zuchten wiederholt.

Am 8. VI. 18 fand ich unter breitblättrigen Kräutern auf Äckern 2 ♂ und 2 ♀, welche alle einen sehr sauberen Eindruck machten und wahrscheinlich aus einer Frühjahrgeneration stammten. Diese Tiere wurden paarweise isoliert. Das ♀ a legte ab

bis zum 10. VI.	8 Eier,	bis zum 29. VI.	5 Eier,
„ 12. VI.	8 „	„ 2. VII.	10 „
„ 15. VI.	12 „	„ 7. VII.	2 „
„ 18. VI.	18 „	„ 10. VII.	5 „
„ 21. VI.	10 „	„ 15. VII.	5 „
„ 25. VI.	11 „	„ 23. VII.	nur noch ein Ei

von 2 mm Länge, trotz reichlicher Nahrung.

¹⁾ Aus der geringen Zahl der Nachkommen in der ersten Zeit geht deutlich der Beginn der Brutperiode hervor, doch ist es immerhin möglich, daß das ♀ vor seiner Isolierung schon einige Eier abgelegt hatte.

²⁾ In Wirklichkeit mag vielleicht das 5 fache des Eigengewichtes an Eiern erzeugt worden sein.

Das ♀, welches auch im August keine Eier mehr ablegte, verkroch sich in die Erde, aber ohne zu sterben. Es hat also im ganzen 95 Eier abgelegt und zwar im Laufe von 45 Tagen, so daß seine Eierproduktion erheblich hinter der des zuerst besprochenen ♀ zurückbleibt. Es wurden abgelegt

bis zum 18. VI.,	also in 10 Tagen,	46 Eier
„ „ 29. VI.,	„ „ 11 „	26 „
„ „ 10. VII.,	„ „ 11 „	17 „
„ „ 23. VII.,	„ „ 13 „	6 „

Der ständige und zuletzt reißende Abfall der Eierproduktion deutet darauf hin, daß dieses ♀ nicht am Beginn, sondern in der Mitte seiner Legetätigkeit isoliert wurde.

Das ♀ b legte ab

bis zum 16. VI.	6 Eier,	bis zum 15. VII.	10 Eier,
„ „ 21. VI.	7 „	„ „ 23. VII.	6 „
„ „ 27. VI.	7 „	„ „ 28. VII.	6 „
„ „ 2. VII.	4 „	„ „ 4. VIII.	7 „
„ „ 7. VII.	2 „	„ „ 18. VIII.	nur noch ein Ei.

Auch dieses ♀ blieb nach Beendigung der Legeperiode lebensfähig und grub sich im Gegensatz zu dem vorigen nicht in die Erde ein.

Es hat im ganzen im Laufe von etwa 63 Tagen nur 55 Eier abgelegt, sich somit auffallend verschieden von den beiden andern ♀ verhalten, welche sogar in viel kürzerer Zeit eine viel größere Fruchtbarkeit entfalteten. Es kann das mit der etwas spärlicheren Nahrung, welche dem ♀ b geboten wurde, allein nicht erklärt werden, sondern muß hauptsächlich auf eine Variabilität in der Eierproduktion zurückgeführt werden. Die Tatsache, daß beide ♀♀ von 1918 nach der Legeperiode nicht zugrunde gingen, während das erste ♀ von 1917 sehr bald starb, spricht auch für meine Auffassung, daß letzteres ein vorjähriges Tier war, während die ersteren beiden noch keinen Winter erlebt, sondern sich selbst erst im Frühjahr entwickelt hatten.

2. Frühlings- und Sommergeneration.

Aus meinen in der Gefangenschaft, also unter weniger günstigen Umständen, sich entwickelnden Larven erzog ich 1917 schon am 12. VII. die ersten Imagines, 1918 erst am 23. VII. Ich fand aber nach einem Regen auf einem Feldweg bereits am 1. VI. entwickelte *Silpha obscura*, welche durch ihr tadelloses Aussehen bekundeten,

daß sie noch nicht lange der Erde und dem Nymphenstadium entschlüpft waren.

Zwei dieser am 1. VI. frisch gesammelten ♀♀ erzeugten vom 2. VI. bis Mitte Juli zusammen 58 Larven, dann wurden sie in Freiheit gesetzt. Von einem dritten ♀ wurden von Anfang Juli bis 19. Juli 34 Eier abgesetzt, dann aber bis 6. VIII. keine weiteren. Es geht aus diesen Beobachtungen jedenfalls hervor, daß im oberbayerischen Alpenvorland zwei jährliche Generationen aufeinander folgen. Aus vom 23. VII. bis Mitte August erzeugten Imagines beider Geschlechter wurde im Herbst keine Nachkommenschaft erzeugt.

3. Die Larvenstufen und die Entwicklungsdauer.

Die Larven von *Silpha obscura* machen, hierin mit denen der meisten übrigen Käfer übereinstimmend, drei Stadien durch.

Unter den nach dem 18. V. 17 sich entwickelnden, oben besprochenen Larven der Frühjahrgeneration erschien die erste Larve des II. Stadiums am 31. V., die erste Larve des III. Stadiums am 7. VI. Genaue Feststellungen über die Daten der Stadiumveränderungen konnte ich erst 1918, an einer ganzen Reihe von Individuen erzielen, wobei ich noch bemerken will, daß mit den in der folgenden Übersicht ausgeführten Individuen meine tatsächlichen Beobachtungen nach dieser Richtung nicht erschöpft sind. Da aber weitere Angaben nur Wiederholungen ergeben würden, genügen die nachfolgenden Notizen. (s. Tabelle auf S. 46).

Jedes Individuum ist durch einen bestimmten Buchstaben gekennzeichnet, während die Kreuze (X) eine in dem betreffenden Stadium ausgeführte Amputation irgendeines Körperteiles anzeigen, auf welche wir später zurückkommen werden. Um die Entwicklungsdauer ganz genau zu buchen, hätte sie natürlich in Stunden angegeben werden müssen. Bei den Schwierigkeiten der Entwicklung muß es aber als ein erfreulicher Erfolg bezeichnet werden, daß es überall gelungen ist, die Hauptstadien der Entwicklung wenigstens nach Tagen annähernd genau festzustellen. Ist mir doch bisher aus der ganzen Coleopteren-Literatur keine der folgenden vergleichbare Tabelle bekannt geworden.

Die Variation der ganzen Entwicklungsdauer vom Schlüpfen aus dem Ei bis zum Eintritt ins Imaginalstadium hält sich mit 31—38 Tagen nicht nur in mäßigen Grenzen, sondern sticht auch ganz auffallend ab von der viel größeren Variation hinsichtlich der Dauer der einzelnen Stadien der Entwicklung. Dieser

Schlüpfen der I. Larven aus dem Ei	Übergang ins II. Larvenstadium	Übergang ins III. Larvenstadium	Übergang zur Pränymphe	Eintritt ins Nymphenstadium	Imagines	Dauer des I. Larvenstadiums	Dauer des II. Larvenstadiums	Dauer des III. Larvenstadiums	Dauer der Pränymphe	Dauer des Nymphenstadiums	Dauer der Entwick- lung vom Schlüpfen aus dem Ei bis zur Imago
17. VI. ×	25. VI.	4. VII. ×	16. VII.	18. VII.	25. VII. s	8	9	12	2	7	38
18. VI. ×	24. VI.	1. VII. ×	—	16. VII.	23. VII. i	6	7	(15)	—	7	35
18. VI. ×	25. VI.	2. VII. ×	16. VII.	17. VII.	24. VII. k	7	7	14	1	7	36
22. VI. ×	30. VI.	9. VII.	18. VII.	22. VII.	29. VII. n	8	9	9	4	7	37
22. VI. ×	2. VII.	9. VII.	18. VII. ×	20. VII.	28. VII. o	10	7	9	2	8	36
26. VI. ×	5. VII.	12. VII.	20. VII.	22. VII.	31. VII. p	9	7	8	2	9	35
26. VI. ×	4. VII.	11. VII.	20. VII. ×	23. VII. Nymphen defekt	— r	8	7	9	3	—	—
2. VII. ×	10. VII.	17. VII.	24. VII.	26. VII.	5. VIII. t	8	7	7	2	9	33
10. VII. ×	16. VII.	23. VII.	2. VIII.	4. VIII.	16. VIII. B	6	7	10	2	12	37
17. VII. ×	22. VII.	26. VII.	4. VIII.	8. VIII.	19. VIII. x	5	4	9	4	11	33
17. VII. ×	22. VII.	26. VII.	4. VIII.	8. VIII.	18. VIII. y	5	4	9	4	10	32
29. VII.	4. VIII.	8. VIII. ×	17. VIII.	21. VIII.	29. VIII. aa	6	4	9	4	8	31
29. VII.	4. VIII.	8. VIII. ×	17. VIII.	21. VIII.	29. VIII. bb	6	4	9	4	8	31
29. VII.	4. VIII.	8. VIII. ×	17. VIII.	21. VIII.	29. VIII. cc	6	4	9	4	8	31
						Im Durch- schnitt 9—17 Tage	Im Durch- schnitt 9—15 Tage	Im Durch- schnitt 7—14 Tage	Im Durch- schnitt 1—4 Tage	Im Durch- schnitt 7—12 Tage	31—38 Tage

scheinbare Widerspruch löst sich durch die interessante Feststellung eines Entwicklungsausgleiches der Stufen, namentlich zwischen dem I. Larvenstadium und der Nymphe.

Dauert nämlich das I. Larvenstadium nur 5 oder 6 Tage (wie bei x, y und B), dann erreicht die Nymphenzeit 10—12 Tage, währt das erstere dagegen 8—10 Tage, (wie bei o, p und t), dann wird umgekehrt die Nymphenzeit auf 8—9 Tage verkürzt.

Das II. Larvenstadium ist das kürzeste, bleibt jedoch an Dauer durchschnittlich nur wenig hinter dem I. zurück. Daß letzteres etwas länger währt, erklärt sich schon daraus, daß die I. Larve anfangs noch kurze Zeit vom Dottervorrat lebt. Fast immer ist das III. Larvenstadium das längste, wobei jedoch zu berücksichtigen bleibt, daß es vom Pränymphezustand um so schwieriger abzugrenzen ist, als zwischen beiden keine trennende Häutungsschranke besteht. Die von mir angegebenen Zeiten der Pränymphe beziehen sich auf Tiere, welche mit Sicherheit als in ihren Gliedmaßen unbewegliche, auf dem Rücken liegende und in ein Ruhekämmerchen gelangte Individuen festgestellt werden konnten. Aber es war nicht immer möglich, diese Periode genau abzugrenzen, zumal ihr Beginn sich natürlich bei der mangelnden Häutung überhaupt nicht so scharf wie bei den andern Perioden feststellen läßt. Eigentlich müßte das Eingraben der III. Larve als der Beginn der Pränymphezeit betrachtet werden, aber auch das ist nicht ganz zuverlässig, weil die eingegrabene Larve ihren Schlupfwinkel bisweilen wieder verließ, um eine andere Stelle aufzusuchen.

Aus dem Vergleich der verschiedenen Individuen geht aber mit Sicherheit hervor, daß auf einen bestimmt pränymphealen Zustand 2—4 Tage kommen.

4. Die älteren Embryonen.

Die Eihüllen bestehen auch bei *Silpha* aus einer inneren sehr zarten Eihaut und einem äußeren, viel derberen Chorion; letzteres erscheint spiegelglatt. Es zeigt sich ferner beim Anschneiden überaus zäh, und seine große Elastik erkennt man daran, daß sich abgeschnittene Fetzen leicht rollen. An den abgelegten Eiern bzw. Embryonen ist von außen mit Bestimmtheit von angelegten Organen nichts zu erkennen. Man kann aber die abgelegten Embryoneneier bis zum Sprengen der Eihüllen durch die Primärlarven in drei Gruppen teilen oder mit anderen Worten, die Periode von der Ablage der Eier bis zum Erscheinen der Primärlarven in drei Abschnitte zerlegen, nämlich

- a) bis zum Sichtbarwerden der Ocellen,
- b) bis zum Sichtbarwerden der Eizähne und
- c) bis zum Sprengen der Eihüllen.

Während dieses letzten Abschnittes werden die Cutikulargebilde und Gliedmaßen immer deutlicher, so daß sie immer stärker durch die Eihüllen durchscheinen.

An lebenden Embryonen, welche sich in der Übergangszeit von Abschnitt b bis c befinden, unterscheidet man leicht (Abb. 1) eine gelbliche Masse von einer grau-gelatinösen. Bekanntlich besitzen die *Silpha*-Larven jederseits 2 + 4 Ocellen und diese erscheinen als Gruppen kleiner dunkler Punkte ungefähr an der Grenze der gelblichen Masse (Dotter) und der grau-gelatinösen (Embryonalanlage). In der letzteren stehen dicht beieinander ebenfalls zwei dunkle Knötchen (Z), welche mit den beiden Ocellengruppen zusammen in einem ungefähr rechtwinkligen Dreieck angeordnet sind. Die Knötchen

sind, wie die weitere Entwicklung bewiesen hat, die Anlagen zweier Eizähne. Anfangs liegen diese Anlagen dicht beieinander, rücken aber später auseinander und befinden sich am schlüpfreifen Embryo als kleine Zähne oberhalb des Hypopharynx zwischen den Mandibelzähnen (Abb. 3) Nachdem ich mich vergeblich bemüht hatte, diese Eizähne an der Primärlarve wiederzufinden, mußte

ich feststellen, daß die Eihaut trotz ihrer Zartheit der Träger der Eizähne ist, sie werden also mit dieser beim Schlüpfen abgeworfen, im Gegensatz z. B. zu *Carabus*, deren ebenfalls paarige Eizähne als Frontalstachel an den Primärlarven erhalten bleiben.

Auch hinsichtlich der embryonalen Bewegungen steht *Silpha* im Gegensatz zu *Carabus*, denn es finden weder rhythmische Atembewegungen noch Schlüpfwehen statt, vielmehr habe ich lediglich ganz unregelmäßige embryonale Bewegungen beobachtet, welche nur durch vorübergehende Reizungen hervorgerufen werden.

Der kugelig eingekrümmte, fast reife oder reife Embryo steht unter hohem Druck. Sticht man einem solchen fast entwickelten Embryo mit einer Nadel die Eihüllen an, so quillt er sofort halb hervor, so daß man ihn dann unschwer ganz aus dem Chorion herausnehmen kann.

Der Darm entspricht bereits im wesentlichen dem der I. Larve. Obwohl er in vollständigem Zusammenhang ist, fehlt doch noch die

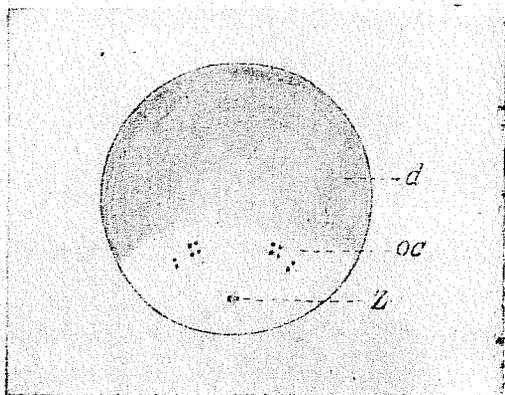


Fig. 1.

innere Vereinigung von Mittel- und Hinterdarm. Während der letztere völlig dotterlos ist, erscheint dagegen der erstere so von Dotter vollgepfropft, daß schon der Druck, unter welchem er

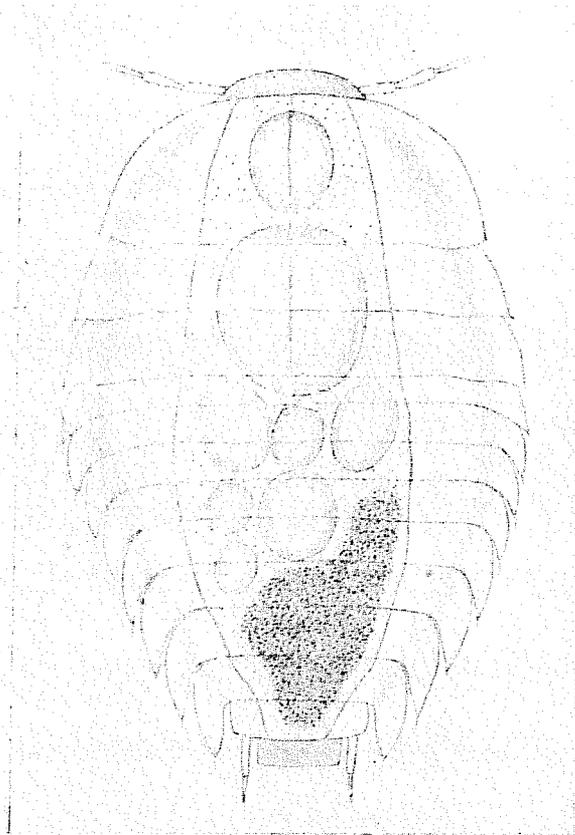


Fig. 2.

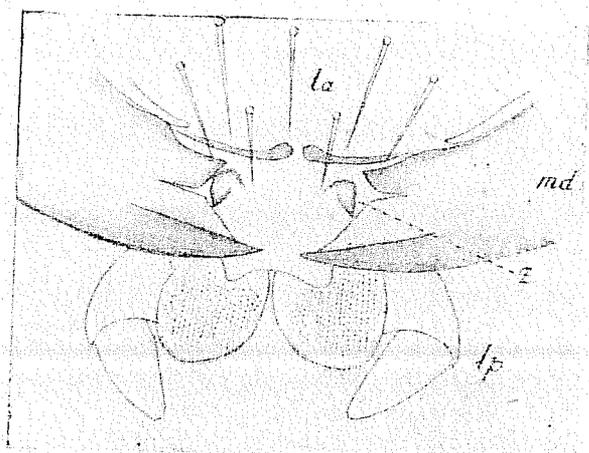


Fig. 3.

Larven, welche ihre Exuvie abgeworfen haben, vom Ocellenpigment abgesehen, vollkommen weiß. Das Merkwürdigste an diesen Larven ist jedoch die gewaltige Auftreibung des von einer schaumigen Masse er-

steht, seinen hinteren Abschluß beweist. Man erkennt aber auch das hinten abgerundete Lumen des Mitteldarms.

Das Tracheensystem ist bereits allenthalben mit Luft gefüllt, und da in alle flügelartigen Paratergite des Rumpfes sich dichte feine Tracheenbüschel verzweigen, ist es einleuchtend, daß die bei den Embryonen noch sehr zarten Paratergite, ähnlich den Tracheenkiemen der Ephemerinenlarven u. a. eine Hautatmung vermitteln.

Daß die Primärlarven mit den Eizähnen das Chorion anbohren, konnte ich nicht direkt beobachten, indessen sah ich eine solche Primärlarve, welche beim Schlüpfen aus den Eihüllen stecken geblieben war, und konnte daraus entnehmen, daß das Schlüpfen mit einem Querriß über dem Vorderkopf beginnt.

5. Das Luftschlucken der Weißlarven.

Wie bei zahlreichen anderen Insekten sind sowohl die Primärlarven, welche die Eihüllen als auch die späteren

füllten Darmes (Abb. 2), welche bewirkt, daß der ganze Rumpf namentlich oben und unten aufgebläht erscheint (Abb. 13A). Schneidet man einer solchen Weißlarve den Kopf ab, so wird die schaumige Masse infolge des stärkeren Darmdruckes zum Teil aus dem Ösophagus herausgepreßt, während sie in Wasser gebracht, noch geraume Zeit das Bestreben zeigt, die Blasen beizubehalten, zumal diese mit einem schleimigen Darmsaft vermischt sind. Die schaumige Masse ist auch an den schon vollkommen ausgefärbten Larven, ob zwar vermindert, doch noch so reichlich vorhanden, daß dieselben anfänglich in Alkohol schwimmen. Dieser Schaum läßt sich aber auch im herauspräparierten Darm der knapp ausgefärbten Larven direkt nachweisen. An lebenden Weißlarven bemerkt man peristaltische Darmbewegungen, durch welche der Schaum langsam hin- und hergeschoben wird.

Daß in der ersten Lebensperiode jeder Larvenstufe der Schaum verbraucht wird, läßt sich am leichtesten nachweisen dadurch, daß man eine Reihe solcher erst kürzlich gehäuteter oder geschlüpfter Larven in Alkohol wirft. Alsdann sinken

- a) die Ausgefärbten nach kürzerer oder längerer Zeit unter, während
- b) die Weißlarven sich an der Oberfläche schwimmend erhalten.

Die Frage nach der Herkunft des schaumigen Darminhaltes der Weißlarven konnte ich durch Beobachtung frisch geschlüpfter Larven mit aller Sicherheit beantworten:

Am 7. VI., morgens $\frac{1}{2}$ 11 Uhr, überraschte ich nach verschiedenen vergeblichen Bemühungen endlich eine Weißlarve, die gerade die Eihüllen abgestreift hatte, mit dem Hinterleibsende aber noch mit ihnen verklebt und zugleich noch halb eingerollt war. Sie bestätigte meine Vermutung, daß der Darmschaum durch Luftschlucken verursacht wird, vollkommen. Das Tier ist nämlich so lebhaft mit Luftschlucken beschäftigt, daß man deutlich die einzelnen silbernen Luftperlen durch den weißen Kopf in den im Thorax liegenden Mitteldarmabschnitt hereinschnellen sieht. Die Mundteile machten hierbei nur schwache Bewegungen, während die Schlundmuskulatur eine saugende Tätigkeit ausübt.

Als meine Beobachtung begann, war die weiße Primärlarve $6\frac{2}{3}$ mm lang. Das ganze Abdomen war noch durch Dotter gelblich gefärbt, während von Schaum gar nichts zu sehen war. Aber schon nach kurzer Zeit machte sich im Thoraxdarm eine schaumige Luftansammlung bemerklich, während eine solche im Bereich des Abdomens noch fehlte. Der Kopf der Weißlarve

ist, wie bei der ausgefärbten und erhärteten, nach unten und hinten gerichtet. Während er aber bei der letzteren von oben her höchstens zur Hälfte sichtbar ist, ragt er bei der Weißlarve vollständig nach vorn vor, als eine der Folgen des Druckes, welchen der schaumig aufgetriebene Darm auf die Körpersegmente ausübt.

$\frac{1}{4}$ vor 12 Uhr macht sich ein schwacher dunkler Schimmer an den Paratergiten bemerklich, während die Larve im übrigen noch vorwiegend weiß geblieben ist. Um 12 Uhr ist der Kopf bereits in seine Normallage zurückgekehrt (Abb. 2), zugleich das äußere Zeichen, daß kein Luftschlucken mehr stattfindet. 12²⁰ Uhr ist die Larve noch vorwiegend gelblichweiß, besitzt aber auf den Paratergiten deutliche grauschwarze Querflecken. Um $\frac{1}{2}$ 2 Uhr ist die Ausfärbung beendet und die bisher sehr auffallenden Herzpulsationen sind nicht mehr deutlich erkennbar.

8. VI., morgens 8 Uhr, beobachtete ich eine aus dem I. ins II. Stadium übergehende Larve gerade in dem Augenblick, als sie halb aus der Exuvie hervorgekommen war. Es wiederholt sich der Vorgang der Luftaufnahme wie beim I. Stadium, nur fand ich das Luftschlucken noch viel energischer, indem während des Schlüpfens in einer Minute ungefähr 60 Luftperlen eingesogen wurden. Die Beteiligung der Mundwerkzeuge war lebhafter, indem Mandibeln und Maxillopoden von außen nach innen rhythmische Bewegungen vollführen, namentlich aber die Labiopoden lebhaft von hinten nach vorn und umgekehrt gleiten.

Als die halb hervorgekrochene Weißlarve nebst Exuvie auf den Rücken gelegt wurde, konnte sie auch ohne sich irgendwo festzuhalten, aus der Exuvie schlüpfen, weil die aufgenommene Luft den Leib aufbläht und dieser sich nun unter seitlichen Drehungen leicht herauschiebt. Der anfangs im Mitteldarm verteilte Dotter der primären Weißlarve wird durch den Druck der Luftmasse so sehr nach hinten geschoben, daß er sich schließlich nur noch im Bereich des 6.—9. Abdominalsegmentes befindet. Als ich eine Weißlarve, bei welcher der Dotter in das Gebiet hinter dem 3. Abdominalsegment zurückgedrängt war (Abb. 2), an der Grenze vom 3. und 4. Abdominalsegment durchschnitt und den Darmkanal präparierte, zeigte es sich, daß im Bereich des 4.—9. Abdominalsegmentes der hintere Mitteldarm über dem Enddarm liegt, wobei also eine starke Umbiegung des Darmes erfolgt.

Präpariert man den Darm einer primären Weißlarve im Ganzen, so verteilt sich der Dotter, nachdem die Luft durch den

abgeschnittenen Ösophagus größtenteils entwichen ist, wieder durch den ganzen Mitteldarm, weil der Luftdruck aufgehört hat.

Zunächst überschreiten die Einmündungsstellen der Malpighischen Gefäße weder die Dotterteilchen noch den Luftschaum, denn anfänglich ist die innere Verbindung zwischen Mittel- und Hinterdarm noch nicht hergestellt, was sich jedoch einfach auf die starke Kontraktion der Ringmuskulatur des Enddarmes zurückführen läßt. Sobald jedoch die Ausfärbung der Primärlarve erfolgt ist und bei dieser und der Erhärtung des Körpers der Dotterrest teilweise verbraucht wurde, nimmt auch der Enddarm Flüssigkeiten und Schaum auf, denn beides wird aus dem After von ausgefärbten Primärlarven, die aber noch keine Nahrung aufgenommen haben, ausgeschieden, wie ich wiederholt genau habe feststellen können.

Solange der Mitteldarm abgesperrt gehalten wird, steigert sich am Ende des Luftschluckens der Druck, unter welchem er steht, so sehr, daß er vom Prothorax bis ins 9. Abdominalsegment reicht (Abb. 2.) Gerade ins 9. Abdominalsegment aber wird das Hinterende des Mitteldarmes mehr oder weniger hereingedrängt und damit auch die Anfangsteile der Malpighischen Gefäße. Schon aus dieser Sachlage erklärt es sich, weshalb Operationen, welche als Querschnitte des 9. Abdominalsegmentes erfolgen, besonders gefährlich sind, wie im Abschnitt über die Regenerationsversuche näher besprochen werden wird. Je nachdem bei einer solchen Amputation des abdominalen Hinterendes das Mitteldarmhinterende getroffen wird oder nicht, erfolgt eine teilweise Darmausstülpung mit Schaumerguß oder nicht.

Das Vordringen von Luftblasen und damit des Mitteldarmes bis an die Hintergrenze des 8. Abdominalsegmentes kann man auch noch an einer bereits größtenteils ausgefärbten Primärlarve am deutlichsten unter dem Präpariermikroskop erkennen und zwar dann, wenn man eine auf den Rücken gelegte Larve durch einen Wassertropfen auf dem Objektträger festhält. Die auf die Paratergite stark wirkende Adhäsion lähmt die sonst allzu störenden heftigen Bewegungen des Tieres.

An einer primären Weißlarve, deren Luftschlucken beendet war, sah ich die hinterste Luftblase bis in die Mitte des 9. Abdominalsegmentes gedrängt. Es kommt aber auch vor, daß durch Vereinigung der größten Luftblasen namentlich im Bereich der Vorderhälfte des Abdomens eine so große Luftmasse entsteht, daß sie fast die ganze Breite zwischen dem Grunde der beider-

seitigen Paratergite einnimmt. Ein sehr bezeichnender Ausdruck des gewaltigen inneren Druckes ist auch die Erscheinung, daß Teile des Mitteldarmes mit einem Bläschen in die Grundhälfte der Hüften gepreßt werden.

Auch beim Übergang vom II. zum III. Larvenstadium habe ich das Luftschlucken beobachtet, doch hatte ich den Eindruck, daß es hier in geringerem Maße auftritt. Den Übergang vom Nymphen- zum Imaginalstadium beobachtete ich nicht unmittelbar, doch zeigte mir der Zustand weißer Jungkäfer, daß auch diese Luft verschlucken, demgemäß im Alkohol, abweichend von den normalen Imagines, leicht schwimmen.

Die physiologische Bedeutung

des Luftschluckens der unausgefärbten, weichen Entwicklungsstufen ist eine doppelte, indem

a) kurz nach den Häutungsvorgängen dem Körper eine bedeutend erhöhte Menge Sauerstoff zugeführt wird, zu Zeiten also, in welchen ein gesteigerter Stoffumsatz und eine erhöhte Atmung stattfindet. Namentlich die schnelle Erhärtung und Ausbildung des neuen Hautskelettes fordert von den dabei beteiligten Geweben intensivste Anstrengung. Die verschluckte Luft bietet also einen gewissen Ersatz für die bei vielen anderen Insekten mit höher organisiertem Tracheensystem auftretenden Tracheenblasen;

b) wird ein mechanischer Druck ausgeübt, indem der durch Luft aufgetriebene Darm seinerseits wieder die übrigen Organe preßt. Dadurch wird einmal das ganze noch weiche Hautskelett ausgedehnt und gestrafft, sodann aber besonders ein Druck auf die bei den *Silpha obscura*-Larven so besonders großen Paratergite ausgeübt. Interessant ist namentlich das Verhalten der Paratergite der Primärlarven. Diese tragen, indem sie als Embryonen dem Ei entschlüpfen, die Paratergite nach unten gerichtet, so daß dieselben durch den Druck der Leibesflüssigkeit nach oben gehoben werden müssen. Bei den Embryonen liegen die Paratergite nach unten an die Körperseiten angedrückt, weil sie sonst in den kugeligen Eiern keinen Platz finden würden. Aber auch bei den larvalen Häutungen kommt in erster Linie ein Druck auf die Paratergite in Betracht, da sie nach dem Abwerfen der alten Exuvie noch sehr weich sind und ohne einen längere Zeit ausgeübten Druck nicht ihre fast horizontale Haltung gewinnen würden.

Der zur Straffung der Paratergite verwendete, durch Luftdruck verstärkte Blutdruck erinnert uns an den ähnlichen Druck, welcher die Flügelanlagen beim Schlüpfen der Imagines entfaltet. Die Paratergite müssen übrigens vor dem Schlüpfen aus der alten Exuvie schon deshalb besonders weich bleiben, weil sie sonst dem Schlüpfen selbst ein gefährliches Hindernis entgegenstellen würden.

ad a) Die gesteigerte Atmung in den Zeiten des Luftschluckens beweist auch die von mir beobachtete ungewöhnliche Atembewegung der Larven, welche darin besteht, daß einerseits das Abdomen gegen den Thorax sich seitlich langsam hin- und herdreht, andererseits der Rumpf sich bisweilen von oben nach unten zusammenpreßt, wobei eine stärkere Verschiebung der im Darm enthaltenen Luft stattfindet. Gleichzeitig sah ich eine ungewöhnlich heftige Herztätigkeit, indem unter heftigen Stößen Blutwellen aus dem Bereich des Abdomens ins Thoraxgebiet getrieben wurden.

ad b) Der gewaltige Druck, unter welchem der Leibesinhalt in den Zeiten des Luftschluckens steht, geht am anschaulichsten daraus hervor, daß der vordere Teil des Mitteldarmes wie ein riesiger Kropf hervorquillt, wenn man an einer Seite des Thorax die Paratergite nebst der Pleuralhaut abschneidet.

Die Notwendigkeit einer sehr bedeutenden Auftreibung des Körpers der frisch dem Ei entschlüpften Larven ergibt sich am deutlichsten aus einem Vergleich der Ausdehnung der Eier und der ausgefärbten Primärlarven. Während selbst die größten Eier eine Länge von $2\frac{1}{2}$ mm nicht übersteigen, erreichen die Primärlarven, noch ehe sie irgendwelche Nahrung von außen aufgenommen haben, $3\frac{2}{3}$ mm Breite und 8 mm Länge. Hätte ich es nicht hundertmal gesehen, würde ich es kaum für möglich halten, daß eine so große Larve aus einem so verhältnißlich kleinen Ei durch einfache Volumenvergrößerung mittels inneren Druckes sich entwickeln könnte. Diese Volumenvergrößerung kann durch Luftaufnahme ins Tracheensystem um so weniger bewirkt werden, als wie wir gesehen haben, das Tracheensystem des schlüpfreifen Embryos schon mit Luft gefüllt ist. Mag dieselbe auch den inneren Embryoturgor noch weiter steigern, so kann doch nur durch ein so außerordentliches Mittel, wie es das Verschlucken eines bedeutenden Luftquantums ist, ein so erstaunlicher Erfolg gezeitigt werden.

Die zur Volumenvergrößerung verwendete Preßluft verbleibt natürlich nur so lange im Körper, bis dieser einerseits außen in seinem Chitinskelett erhärtet ist und damit eine neue Oberflächen-

spannung erhalten hat, gänzlich abweichend von derjenigen des Embryos, eine Spannung, welche den Körper in seiner Ausdehnung erhält, auch wenn die Luft wieder ausgeschieden wird, andererseits Nahrung von außen aufgenommen wird, welche die Luft allmählich verdrängt und ersetzt.

An der frisch geschlüpften Weißlarve ist der After hervorstülpt und rings um ihn ragen vier vorgestülpte Läppchen heraus, zwei untere und zwei obere. Das Analgebiet ist so klebrig, daß man bei seiner Berührung das Tier beinahe in die Höhe heben kann.

Durch die beiden schematischen Querschnitte (Abb. 13 A und B), welche die tatsächlichen Verhältnisse zur Verdeutlichung

absichtlich in etwas übertriebener Weise zum Ausdruck bringen, wird der verschiedenartige Druck veranschaulicht, unter welchem der Körper der Primärlarve steht. In 13A sehen wir die durch den Luftdruck und Blutdruck stark nach oben und unten vorgewölbten Tergite und Sternite angedeutet, während in 13B, infolge des Nachlassens dieser Druckkraft und nach Erhärtung des Chitinskelettes, das Körpervolumen wieder teilweise vermindert ist. Daß die

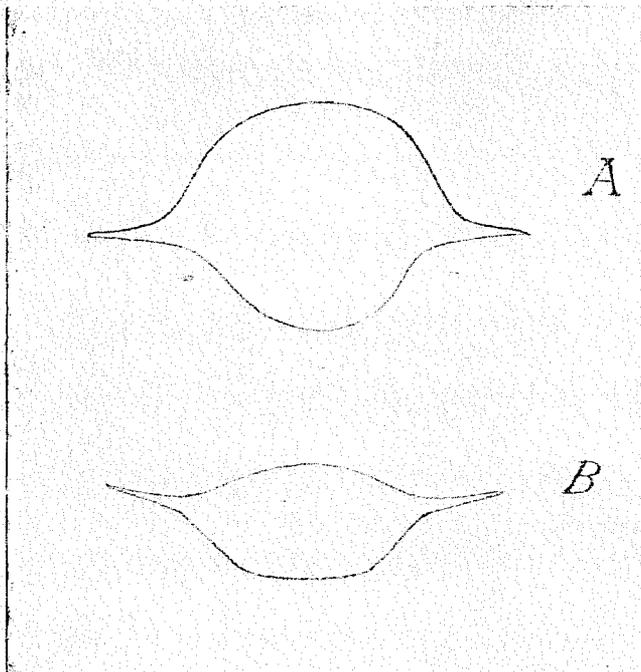


Fig. 13. A. u. B.

Wölbung an den Tergiten viel mehr als an den Sterniten vermindert ist, scheint weniger eine Wirkung der Schwerkraft als der natürlichen Spannungsverhältnisse zu sein.

6. Luftschlucken bei Forficuliden.

Periodisches Luftschlucken scheint in der Insektenwelt viel häufiger vorzukommen als man bisher weiß. Da diese Erscheinung für *Dermapteren* anscheinend ganz unbekannt ist, möchte ich einige Beobachtungen bei *Forficula auricularia* und *Apterygida media* hier mitteilen, und zwar beziehen sich dieselben auf den Übergang vom Nymphen- zum Imaginalstadium. Die großen Luftmassen, welche

ich im Darm des jüngsten Larvenstadiums feststellen konnte, machen es jedoch wahrscheinlich, daß auch hier nach allen Häutungen Luft eingeschluckt wird¹⁾.

Am 10. Juli, nachm. 4 Uhr, sah ich eine frisch geschlüpfte, daher ganz weiße *Forficula auricularia*, deren Flügel erst einmal gefaltet waren²⁾ und daher um die Länge der Elytren über diese hinausragten. Schlund und Ösophagus vollführten regelmäßige, rhythmische Kontraktionen, bei sonst ruhig gehaltenen Antennen und Mundteilen. Das platt auf dem Bauch liegende Tier begleitet bisweilen durch Anziehen des einen oder anderen Beines reflektorisch jene Schlundbewegungen, Labrum und Clypeus lassen wiederholt paarige, grubige Einsenkungen erkennen an den Stellen, von welchen Muskeln zum Schlunde abgehen. Während das Tier ruhig dasitzt, sieht es aus, als ob bei den rhythmischen Schlundbewegungen Luftblasen nach hinten in den Ösophagus gesogen würden.

Volle Sicherheit über diesen Vorgang konnte ich erst an der kleineren, aber etwas durchsichtigeren *Apterygida media* erlangen. Ein ebenfalls ganz weißes ♀ fand ich am 15. August mit Luftschlucken beschäftigt, während heftige Herzpulsationen vom Gebiet des 10. Abdominaltergit bis zum Nacken (Mikrothorax) sichtbar waren. Letzterer ragt stärker als gewöhnlich vor, weil Kopf und Prothorax etwas auseinander getrieben sind. Gerade im Mikrothorax ließ sich das Verschlucken der Luftblasen ausgezeichnet beobachten. Die Schlundmuskeln vollführen häufige Zuckungen, und wenn zwischen ihnen eine Luftperle eingeschluckt wird, rückt sie schnell nach hinten und passiert den Mikrothorax, innerhalb dessen dann eine fortschreitende Sphinkterbewegung des Vorderdarmes zu erkennen ist. Das Luftschlucken erfolgt in unregelmäßigen Abständen und in größeren oder kleineren Blasen, während die Schlundmuskeln fast immer zitternde Bewegungen zeigen, die Verschiebung der Luftperlen vom Schlund gegen den Mikrothorax sah ich von unten noch besser als von oben und konstatierte auch bei dieser Art, daß die Mundgliedmaßen unbeweglich gehalten wurden.

¹⁾ In einem Dermapteren-Aufsatz werde ich auf diese und andere Erscheinungen genauer zurückkommen.

²⁾ Man vergl. auch meinen 8. Dermapteren-Aufsatz: „Über Bau und Faltung der Flügel von *Forficula auricularia*“, Archiv f. Nat. 1919.

Es sammelt sich nun allmählich ein beträchtliches Luftquantum im größeren Hinterabschnitt des Vorderdarmes, welches jedoch eine zusammenhängende Masse bildet und nicht schaumige Struktur zeigt, wie es oben von *Silpha* geschildert wurde. Der lufthaltige Kropfdarm, welcher umspinnen ist von stark verzweigten, kräftigen Tracheenstämmen, erfährt mit diesen zusammen peristaltische Bewegungen, und zwar rollen diese Organe ab und zu vor und zurück. Am schönsten beobachtete ich das im Bereich des Metasternum, 2. und 3. Abdominalsternit. Die Darmrollungen sind so stark, daß eine große Y-förmige Tracheengabel vom Bereich des Metathorax bis zum 3. Abdominalsegment hin- und hergeschoben wird, ebenso die mit ihr verbundene Darmpartie.

Zur Zeit ihrer stärksten Ausdehnung reicht die große Darmluftmasse nach vorn zeitweise bis in den Mikrothorax. Am anderen Tage (16. VIII.), als das *A. media* ♀ annähernd ausgefärbt war, gewann ich den Eindruck, daß ab und zu Luftblasen durch den Pharynx wieder ausgestoßen wurden, d. h. die verbrauchte Luft nimmt nach Erhärtung des Hautskelettes und Ausbildung der Pigmente, den entgegengesetzten Weg wie in der Periode der Weißimago. Das Vor- und Rückrollen des Darmes konnte aber immer noch ungefähr 3 + 3 mal in der Minute beobachtet werden, wobei die an den Tracheen hängenden Fettballen mit umhergeschlingert werden. Daß das Ausstoßen der Luft noch längere Zeit erfordert, geht schon daraus hervor, daß mehrere Tage alte Jungimagines noch eine Reihe Bläschen aus dem Munde abgeben, wenn man sie in Alkohol bringt. Daß nach überstandener Ausfärbung Luft aus dem Pharynx wieder ausgestoßen wird, konnte ich auch bei einem *A. media* ♂ feststellen und sah, wie sich nach vorn gegen den Schlund von der Lufthauptmasse Perlen ablösten.

Bei einem ♀, welches das Imaginalstadium erst 3—4 Tage erreicht und schon etwas Brot verzehrt hatte, waren rollende Darmbewegungen ebenfalls zu erkennen, aber schwerer zu verfolgen. Der Ösophagus enthielt im Mikrothoraxbereich eine hin- und her-rückende Flüssigkeit, in welcher sich nur noch hin und wieder ein Luftbläschen bemerklich machte.

Die Präparation einer Jungimago, frisch getötet, ergab, daß sich der Kropf, d. h. der lufthaltige Darmabschnitt, durch den ganzen Thorax und den vordersten Teil des Abdomens erstreckt. Der Mitteldarm dagegen war erfüllt vorn mit einer goldgelben,

hinten einer mehr bräunlichen Masse. Der frisch ausgeschnittene Darm macht in Salzwasser noch kurze Zeit schwache peristaltische Bewegungen. Durch den Druck seines Luftinhaltes wird der Kropf so stark aufgetrieben, daß die rundlichen Epithelzellen alle voneinander abgerückt erscheinen. Außerdem erreicht er eine Länge fast so beträchtlich wie die von Mittel- und Enddarm zusammen.

An Forficuliden, welche außerhalb der Häutungsperioden stehen, kann man den Kropf, statt mit Luft, dicht mit zerkauten Nahrungsteilchen angefüllt finden.

7. Wasserschlucken der *Dytiscus*-Larven.

Zum Vergleich mit den im vorigen beschriebenen Vorgängen des Luftschluckens bei *Silpha* und Forficuliden ist es von Interesse, eine physiologisch ähnliche Erscheinung der im flüssigen Element sich tummelnden *Dytiscus*-Larven heranzuziehen. Ich erwähne deshalb aus dem hübschen Aufsatz von H. Blunck „Die Metamorphose des Gelbrands, *Dytiscus marginalis*“, Zool. Anz. 1916, Nr. 1, 2/3 folgendes (S. 29):

„Frisch gehäutete Larven sind bestrebt, baldigst die Atemstellung zu gewinnen. In dieser vollziehen sich an ihnen noch weitgehende gestaltliche Veränderungen. Der anfangs fast kugelige Kopf plattet sich ab zur Spatelform, ein eigentümlicher Knick in den Mandibeln verstreicht, der Mundverschluß wird wieder hergestellt und die noch stark ineinander geschachtelten Segmente ziehen sich aus. Die tiefen Kerben zwischen den Körperringen gleichen sich aus und die Intersegmentalhäute strecken sich.

Das Volumen des Tieres steigt innerhalb einer Stunde bis auf das Doppelte; man möchte sagen, das Tier wächst zusehends, wenn es sich auch wohl eigentlich um Entfaltungsercheinungen handelt. Welche Kräfte bewirken das verblüffende scheinbare Wachstum? Zunächst bläht die durch die Stigmen aufgenommene Luft das Tier auf. Viel wirkungsvoller aber arbeiten beträchtliche Wassermassen, die die Larve durch den noch offenen Mund dem Darm zuleitet. Bei frisch gehäuteten Tieren ist der Mitteldarminhalt in lebhaft fluktuierend erBewegung-begriffen, eine Folge der schluckenden Bewegungen des Pharynx. Der Mitteldarm schwillt gewaltig an, drängt alle Organe der Leibeshöhle zusammen und drückt auf die Körperwand, die dadurch aufgeweitet und entfaltet wird. Das Wasser hält sich jedoch nicht lange im Mitteldarm auf, sondern passiert den Enddarm und tritt in die schlauchförmige Rektalampulle ein, die dadurch immens ausgedehnt und mit ihrem

blinden Ende bis in den Kopf des Tieres vorgetrieben wird, eine höchst absonderliche Erscheinung. Die Schwellung der Ampulle dehnt und entfaltet die neue Larvenhaut, ähnlich wie der in das Geäder gepreßte Leibessaft die Flügel des Schmetterlings ausspannt.“

Das Wasser spielt bei den *Dytiscus*-Larven also nicht nur eine ähnliche Rolle, wie die Luft bei den vorigen Landtieren, sondern es wird auch, wie bei diesen, durch den Mund aufgenommen. Da dieser jedoch bald versperrt wird, mußte das Wasser nach hinten abgeleitet werden und gewinnt nun eine sekundäre Bedeutung durch die Rektalampulle, welche Blunck als einen statischen „Gewichtsregulator“ erwiesen hat.

8. Ernährung der Larven und Imagines von *Sitpha obscura*.

Das *obscura*-Weibchen, von welchem die Mehrzahl der im vorigen erwähnten Eier erzogen wurde, ernährte sich mit besonderer Vorliebe von lebenden Regenwürmern, während es sich Nacktschnecken (*Arion hortensis*) gegenüber sehr zaghaft verhielt. Während dreier Tage wurden fünf beigesetzte Nacktschnecken verschmäht, während innerhalb 20 Stunden vier Räumchen verzehrt wurden. Während dreier Tage wurden vier lebende Regenwürmer gefressen und die Nacktschnecken abermals unberührt gelassen. Als ich dem *obscura*-Weibchen jedoch zwei durch Querschnitt getötete *Arion hortensis* gab, wurden diese angenommen und hinterher auch zwei lebende verzehrt. Es scheint, als wäre ihnen der Schneckenschleim unangenehm, so daß sie diese Beute erst aus Mangel einer anderen befallen. Gewöhnlich machen die Imagines ihren Nahrungstieren gegenüber einen etwas zaghaften Eindruck, doch sah ich auch zwei Imagines, welche von entgegengesetzten Seiten eine fette Kohleulenraupe gepackt hatten und sie mit großem Eifer nach beiden Richtungen auseinanderrissen. Hin und wieder wurden auch Salatstückchen verzehrt, gern auch weiche grüne Getreidekörner, aber die pflanzliche Nahrung tritt offenbar entschieden gegen die tierische zurück.

Frisch geschlüpfte Primärlarven rühren zunächst keine Nahrung an, lecken aber gelegentlich an der Feuchtigkeit der Wand ihres Glasbehälters. Mindestens einen Tag lang verschmähen sie die gegebenen Beutetiere.

Im übrigen stimmen sie in ihrer Ernährung durchaus mit den Imagines überein. Salatblätter werden nach Art vieler Raupen vom Rande aus eingefressen.

Lebenden Raupen gegenüber zeigten sich die Laren noch angriffslustiger und jedenfalls gewandter als die Imagines. Sie begnügen sich aber nicht nur damit, Raupen trotz heftigen Sträubens und Schlagens energisch zu packen, sondern sie vermögen dieselben auch, soweit sie nicht schwerer sind als sie selbst, in charakteristischer Weise fortzuschleppen. Sie suchen nämlich unter heftigen Krümmungen des Abdomens, teils nach der Seite, teils von oben nach unten, für den Nachschieber einen festen Halt zu gewinnen, um dann das Beutetier rückwärts fortzuschleppen, wobei sich die Hinterhälfte des Abdomens zu einem „Katzenbuckel“ erhebt. Das Ziel des Rückzuges ist irgend ein Versteck, in welchem die Larve ungestört ihren Raub verzehren kann. Schließlich sei noch hervorgehoben, daß die Larven außer ihren toten Genossen mit Eifer ihre Exuvien verzehren und zwar nicht nur die eigene, sondern auch fremde. In einem Falle sah ich drei Larven mit der Vertilgung einer Exuvie beschäftigt. (Man vergleiche auch die Angaben von Friederichs in Heft 11 der Zeitschr. f. wiss. Ins.-Biologie, 1912, Bd. VIII, S. 351.)

9. Bewegungen der Larven.

Primärlarven setzte ich in eine oben mit Deckgläschen abgeschlossene Wachskammer, wodurch ihnen Gelegenheit gegeben wurde, sich auf dem Rücken liegend mit dem Nachschieber am Deckgläschen zu stützen. Es zeigte sich hierbei, daß keine Analschläuche vorgestülpt wurden, sondern es wird lediglich der äußerste untere Rand des ganz geringfügig hervorgeschobenen, häutigen Endes des abgeplatteten Analzylinders wie ein Saugleder gegen die Unterlage gedrückt.

Das Kriechen der Larven mit ihrem langen und abgeplatteten Abdomen kann mit und ohne Nachschieber erfolgen. Im ersteren Falle machen nur die 3–4 letzten Abdominalringe kleine Spannerbiegungen, wobei der Analsegmenthinterrand den Grund breit berührt, wie bei Ausstoßung von Kot auch die breite feuchte Fährte anzeigt. Im letzteren Falle wird das Abdomen über den Grund geschleppt, was bei den Primärlarven, deren Abdomen noch leichter ist, häufiger geschieht als bei den älteren Larven.

Der anale Nachschieber wird besonders dann benutzt, wenn die Larve Drehungen macht oder sich an einer bestimmten Stelle festhalten will, so z. B. an einer schrägen Glasfläche, auf welcher die Beine abrutschen. Dennoch ist die Adhäsion des Afters nicht so beträchtlich, daß dadurch die Larve am Glase hängen könnte.

Nur ausnahmsweise beobachtete ich eine Larve, welche an einer senkrechten Glaswand $2\frac{1}{2}$ cm hoch geklettert war.

10. Eierparasiten.

Mehrmals beobachtete ich an den Eiern, welche wiederholt unter dem Präpariermikroskop kontrolliert wurden, kleine schwarze Fleckchen, welche sofort den Verdacht erweckten, daß irgend ein Parasit die Eier heimsuche. Diese Vermutung wurde bald bestätigt durch die Beobachtung zweier Milbenarten, einer schnellfüßigen, welche nur vereinzelt vorkam und einer sehr langsamen, welche sich häufiger einstellte. Demgemäß waren auch an den Eiern zweierlei verschiedene dunkle Stichstellen zu erkennen, durch welche bisweilen Teile des Chorion dunkel punktiert erscheinen. Einzelne Stiche scheinen der Entwicklung der Embryonen nicht zu schaden, in größerer Zahl bewirken sie jedoch entweder den Tod des Embryos oder sie verhindern, daß der im übrigen vollkommen entwickelte Embryo seine Hülle sprengt.

B. *Phosphuga atrata*.

1884 hat F. Karsch im X. Bd. der Entomologischen Nachrichten, S. 223—229 in einem dankenswerten Aufsatz eine kurze Besprechung der meisten deutschen *Silpha*-Arten (nebst *Necrodes*) hinsichtlich ihrer Larven gegeben und auch einen Bestimmungsschlüssel beigebracht. Es ist hiermit wenigstens ein nützlicher Anfang gemacht worden und die uns hier beschäftigenden beiden Formen *Silpha obscura* und *Phosphuga atrata* sind durch die verschiedene Länge der Antennen richtig unterschieden worden.

Wir können uns natürlich nicht mit diesem einzelnen Merkmal begnügen, sondern müssen die Unterschiede in der Organisation der Larven möglichst vollständig festzustellen suchen. Unter Zuhilfenahme einer Serie mikroskopischer Präparate und bei Berücksichtigung aller drei Larvenstufen habe ich eine Reihe von Merkmalen als diagnostisch wichtig feststellen können und hebe dieselben in der folgenden Übersicht hervor.

II. Unterscheidung der Larven und Nymphen von *Silpha obscura* und *Phosphuga atrata*.

Die Larven beider Arten sind von mir hinsichtlich zahlreicher Merkmale eingehend mikroskopisch verglichen worden, weshalb ich betonen will, daß dieselben, außer den im folgenden gegensätzlich behandelten Merkmalen, im wesentlichen übereinstimmen. Dies

möchte ich namentlich hinsichtlich des Baues des Kopfes und der Mundwerkzeuge betonen. An letzteren lassen sich wohl noch einige andere Unterschiede feststellen, wenigstens hinsichtlich der Längenverhältnisse der Glieder der Maxillopodentaster, diese Unterschiede sind aber, im Vergleich mit den im folgenden hervorgehobenen, so unbedeutend, daß ich sie beiseite gelassen habe. Besonders betonen möchte ich die vollkommene Übereinstimmung der Mandibeln und des Hypopharynx. Aber auch in den Coxiten der Maxillopoden findet sich kein anderer Unterschied als der unten genannte.

***Phosphuga atrata*-Larven.**

Antennen ungefähr doppelt so lang wie der Kopf, das dritte Glied erheblich länger als das zweite.

Körper tiefschwarz, einschließlich der Antennen, Von den vier oberen Ocellen ist der untere von dem vorderen doppelt so weit entfernt wie von dem hinteren.

Der innere Teil der Coxomerite der Maxillopoden ist mit Stachelborsten bis ans Ende besetzt, d. h. bis zu dem Einschnitt zwischen ihm und dem Haarbüschel.

Die Verdickung am Einschnitt zwischen dem inneren und äußeren Endteil der Coxomerite ist kurz.

Paratergite der Rumpsegmente nur mäßig breit, dreieckig nach hinten vorragend, ihr Hinterrand nicht geschwungen, sondern fast gerade, schwach nach hinten gebogen. Hinterzipfel mit zwei größeren Borsten, nämlich außer der Riesenborste an den Hinterecken noch mit einer zweiten innen daneben, welche noch nicht die halbe Länge jener erreicht.

***Silpha obscura*-Larven.**

Antennen nur wenig länger als der Kopf, das dritte Glied nicht länger als das zweite.

Körper gelbbraun, mit grauschwarzen Flecken, welche auf den Paratergiten sich quer erstrecken. Von den vier oberen Ocellen ist der untere von dem vorderen nur $1\frac{1}{2}$ mal so weit entfernt wie von dem hinteren.

Der innere Teil der Coxomerite der Maxillopoden trägt am Ende zwei kleine Zäpfchen oder Läppchen und die Verdickung am Einschnitt ist stärker und länger ausgezogen.

Paratergite sehr breit, die abdominalen sichelartig nach hinten gekrümmt, der Hinterrand derselben deutlich geschwungen und zwar außen leicht vorgebogen, innen leicht eingebogen. Hinterzipfel nur mit einer größeren Borste an den Hinterecken, zugleich ist diese erheblich kürzer als bei *atrata*.

10. Abdominalsegment etwas länger als breit. Pseudocerci erheblich kürzer als das 10. Segment, ungefähr so lang wie das 9., das Grundglied vollkommen gerade.

10. Abdominalsegment fast doppelt so breit wie lang. Pseudocerci ungefähr doppelt so lang wie das 10. Segment, schon ihr Grundglied über dieses hinausragend. Das Grundglied der Pseudocerci deutlich etwas nach innen gebogen.

Alle Larven von *Silpha* und Verwandten besitzen 10 scharf gegen einander abgesetzte Abdominalsegmente, wie überhaupt die Mehrzahl der Käferlarven. Um so notwendiger muß hier ein grober Irrtum richtiggestellt werden, welcher sogar dem sonst so sorgfältigen Schiödte passiert ist, indem er eine Larve der *Silpha obscura* mit 11 (!) Abdominalsegmenten zur Darstellung brachte. Zur Zeit Schiödtes war man sich noch nicht so vollständig dessen bewußt, von wie großer morphologisch-phylogenetischer Bedeutung das Vorkommen eines 11. Abdominalringes sein würde, aber in neuerer Zeit muß das ein Autor notwendig wissen. Trotzdem ist diese falsche Abbildung mehrfach kopiert worden, so z. B. von Ganglbauer auf S. 71 des III. Bandes seiner Käfer von Mitteleuropa und von Escherich auf S. 163 seiner Forstinsekten Mitteleuropas 1914. Während man aus diesen Darstellungen, von dem Fehler hinsichtlich der Segmentzahl abgesehen, trotzdem erkennen kann, daß die Larve von *Silpha obscura* gemeint ist, habe ich von der Larve der *Phosphuga atrata* bisher nur ganz verunglückte oder durch falsche Bestimmung verursachte Bilder gesehen. So wird uns z. B. in der neuen Brehm-Insektenbearbeitung von Heymons 1915 auf S. 403 neben zwei parademäßig sitzenden Imagines ein wahrer „Unglückswurm“ von angeblicher *atrata*-Larve vorgeführt. Auch in dem sonst recht nützlichen Büchlein von K. Mühl, „Larven und Käfer“ (Stuttgart) bringt Tafel II, Abb. 3 eine phantastische *atrata*-Larve, deren Kopf dreieckig gegen das Pronotum vorspringt, ein bei keiner Silphiden-Larve vorkommendes Merkmal.

Die Larven von *Phosphuga atrata* sind nicht nur im Gegensatz zu denen anderer Silphinen, sondern auch in Anpassung an ihre Lebensweise als Schneckenräuber besonders dadurch ausgezeichnet, daß

1. die Antennen eine ungewöhnliche Länge aufweisen, welche den Tieren ein imaginales Aussehen gewährt, zumal dieselben häufig mit vibrierender Hast hin- und hergepeitscht werden,

2. das schlanke Telson der großen Beweglichkeit des Abdomens entspricht, und
3. der Rumpf durch ungewöhnlich lange Makrochäten ausgezeichnet ist, von welchen sich viele an der Bauchfläche befinden und eine Verklebung derselben mit dem Schneckenschleim verhindern.

Die Nymphen (Pränymphen)

von *Silpha obscura* und *Phosphuga atrata* sind durchaus nach demselben Typus gebaut und beide durch ihre Nervosität ausgezeichnet. Wenn das III. Larvenstadium die Ernährung einstellt, begibt es sich in die Erde oder unter einen Stein und wühlt sich hier ein Kämmerchen. Bei *Ph. atrata* beobachtete ich auch das Pränymphenstadium, welches sofort daran zu erkennen ist, daß die Larve nicht mehr auf den Beinen steht, sondern auf den Rücken gerollt ist. Der Prozeß der Histiolyse ist bereits eingeleitet und hat die Muskulatur der Gliedmaßen funktionslos gemacht. Aber auch an der aufgetriebenen Beschaffenheit des Rumpfes erkennt man die Vorbereitung auf die Nymphe und der Körperinhalt scheint unten am Thorax und in allen Pleuralgebieten auffallend weiß durch. Dieses Pränymphenstadium dauerte mindestens 3—4 Tage. (Vgl. das Folgende.)

Die am Hinterende in zwei lange Pseudocerci ausgezogene Nymphe macht mit der Grundhälfte des Abdomens heftige Bewegungen, indem sich diese unter einem Winkel von etwa 45° zur Körperlängsachse im Kreise umdreht. Indem diese Drehungen stoßweise erfolgen, wird die Nymphe wiederholt vollständig umgerollt. Anfangs ist sie vollständig weiß und auch die Facettenaugen zeigen nur einen schwachbräunlich punktierten Mittelstreifen. Genau unter denselben, also mitten im Bereich der Anlagen der Facettenaugen, stehen die 4 + 2 Larvenocellen.

Gegen Nässe u. a. werden die Nymphen durch kräftige Isolatorenborsten geschützt, und zwar befinden sich 2 + 2 vorn am Pronotum, je eine an den Seiten der Abdominalsegmente und auf dem Ende der Pseudocerci. Außerdem ist die Nymphe mit zahllosen, zum Teil sehr feinen kurzen Tastborsten bekleidet, welche am Pronotum besonders zahlreich sind und die hohe Empfindlichkeit derselben sehr begreiflich erscheinen lassen. Berührt man das Ende einer der Isolatorenborsten, so rollt sich die Nymphe sofort mehrmals schnell um ihre Längsachse. Aber auch leichte Erschütterungen des Bodens genügen, um dieselbe zum Springen zu veranlassen.

***Phosphuga atrata*-Nymphe:**

Innere Pronotum-Isolatoren sehr lang, sie reichen nach unten über die Antennenbasis hinaus. Pronotum vorn von unten gesehen fast halbkreisförmig gebogen, Randbeborstung ziemlich lang. Kopf bis zum Rande des Labrum mehr als $1\frac{1}{2}$ mal länger als breit.

***Silpha obscura*-Nymphe:**

Innere Pronotum-Isolatoren kürzer, so daß sie weit hinter der Antennenbasis zurückbleiben. Pronotum vorn abgerundet-dreieckig erscheinend, die Randbeborstung kurz.

Kopf bis zum Rande des Labrum wenig länger als breit.

Im übrigen sind diese Nymphen äußerst ähnlich und stimmen auch im Besitz zweier Zähnchen auf dem Metasternum überein, welche nach vorn gerichtet sind.

12. Ernährung und Bewegung der Larven und Imagines von *Phosphuga atrata*.

Über die Ernährung dieser Silphide machte K. Friederichs einige Mitteilungen in H. 11, 1912 der „Zeitschr. f. wiss. Insekt.-Biologie“ S. 348. Mit Recht hat er dort bereits auf die falschen früheren Angaben über angebliche pflanzliche Ernährung hingewiesen und hebt hervor, daß „sowohl Larve als Käfer sich von Schnecken ernähren und grüne Pflanzenteile verschmähen“. Allerdings hat Friederichs die Gefährlichkeit der *atrata*-Larven den Schnecken gegenüber noch unterschätzt, indem er meinte, daß sie sich mit kleineren Schnecken begnügen würden und sonst mit dem Schleim derselben vorlieb nehmen, mit welchem sie gewissermaßen einen „Tribut“ zahlen würden. Ein vollständiges räuberisches Abtöten der Schnecken ist also noch nicht exakt nachgewiesen worden, ebensowenig ein Versuch gemacht, ob pflanzliche Nahrung vollkommen verschmäht wird.

Meine Imagines und Larven wurden vorwiegend mit lebenden *Arion hortensis* und *Fruticicola sericea* gefüttert.

Die Imagines gaben sich oft Mühe, die kriechenden kleinen Fruticicolen zu packen, aber dieselben ziehen sich sofort in ihr Gehäuse zurück, ohne daß es ihnen gelingt, sie zu erreichen. In die etwa $7\frac{1}{2}$ mm breiten Gehäuse stecken sie zwar den Kopf wiederholt ein, aber sie können die sich weit in ihr Gehäuse zurückziehenden Tiere nicht erreichen und zum Zertrümmern der Gehäuse sind ihre Mandibeln zu schwach. Sobald ich ihnen aber ein Gehäuse eindrückte, stürzten sie sich mit Begierde darauf und ließen nur die sauber ausgefressenen Schalen zurück.

Obwohl sich die Imagines bei Berührung bekanntlich häufig tot stellen, sind sie doch auf Schnecken so versessen, daß sie oft die mit der Pinzette gebotenen *Arion hortensis* sofort mit ihren Mandibeln anbissen. So beobachtete ich z. B. vier Imagines, welche einen *Arion* gemeinsam vollkommen verzehrten und mehr als eine Stunde ihn mit dem größten Eifer zerfraßen.

Beim Verzehren der Beutetiere nahmen die Imagines häufig eine eingekrümmte Haltung ein, wobei das Abdominalende stark zurückgebogen und der Kopf eingebogen wird. Der braune Saft, welchen die Imagines bei Berührung meistens absondern, kann bei dieser eingekrümmten Lage über das Beutetier ergossen werden und erleichtert offenbar seine Abtötung. Der Eifer, mit welchem die Schnecken verzehrt werden, läßt sich wohl nicht drastischer beleuchten als durch die Tatsache, daß ich eine *Helix hortensis* mit halb aufgebrochenem Gehäuse in die Höhe heben konnte, ohne daß die sieben in diese Schnecke verbissenen *atrata*-Imagines losgelassen hätten!

Regenwürmer werden ebenfalls vertilgt. Als ich z. B. einen *Lumbricus* gab, welcher etwa dreimal größer war als *atrata*, wurde er sofort an einem Ende gepackt und trotz heftiger Krümmungen festgehalten und alsbald das Hinterende zur Anbringung des Analsaftes eingekrümmt. Als eine zweite *atrata* hinzukam, biß sie zunächst in das andere Wurmende, dann aber an verschiedenen Stellen, als sich der Wurm heftig krümmte. Zeitweise umklammerte sie ihn mit den Beinpaaren, und zwar bald in stehender Haltung, bald liegend. Mehrmals sah ich, daß ein größerer Regenwurm verzehrt wurde, an welchem einige *atrata* in einem Klumpen zusammensaßen.

Im Winter, als mir lebende Beuteobjekte nicht zugänglich waren, wurden von den *atrata*-Imagines im warmen Zimmer gern Brot- und Zuckerkrümchen angenommen. Es handelt sich um recht gefräßige Tiere, wobei man jedoch darüber staunen muß, daß man seltener Individuen bemerkt, die einen besonders stark aufgetriebenen Leib zeigen, wie das z. B. nach starker Nahrungsaufnahme bei Carabiden gewöhnlich der Fall ist. Es muß also bei *atrata* die Verdauung außerordentlich schnell vor sich gehen. Übrigens nehmen die Tiere eine sonderbare Verdauungsstellung ein, d. h. der Vorderkörper wird gesenkt und das Abdomen schräg nach hinten und oben gerichtet. Die Beine I und II werden stärker gekrümmt als III und der Kopf dem Untergrund genähert, 3 bis 4 Abdominalsegmente ragen über die Elytren hinaus. Das verdauende Tier kann in dieser sonderbaren, steifen Stellung mehrere Stunden verharren.

Abgesehen von Apfelschalen und den schon genannten Brot- und Zuckerkrümchen wurde pflanzliche Nahrung vollkommen verschmäht, und zwar ebensowohl verschiedene Blätter (Salat und Mangold) als auch Stückchen von Rüben. Dasselbe gilt aber auch für die Larven, und zwar habe ich frisch geschlüpfte Primärlarven 4 bis 5 Tage lang zu jungen grünen Blättern gesetzt, ohne daß sie dieselben berührt hätten, ganz im Gegensatz zu den besprochenen *obscura*-Larven. Wie heißhungrig diese jungen *atrata*-Larven geworden waren, zeigt der Umstand, daß jede sich in ein *Fruticicola sericea*-Gehäuse stürzte, sobald ich ihnen diese vorgelegt hatte. Andere Primärlarven, welche nicht so lange gehungert hatten, rollten das ihnen gegebene *Fruticicola*-Gehäuse zunächst hin und her, als müßten sie den Eingang suchen. Dann aber bissen sie auf die sich schnell zurückziehende Schnecke ein. Diese zieht sich soweit in ihr Häuslein zurück, daß die Larve in ihm mit dem Kopf und Thorax und schließlich mit dem ganzen Körper verschwindet, so daß man von außen her nur noch die Hinterleibsspitze sieht. Sie fressen im Innern mit solchem Eifer, daß man das Häuslein in die Hand nehmen kann, ohne daß der kleine Räuber hervorkommt. Manchmal aber stürzt er doch heraus, betastet mit vibrierenden Antennen die Schale von allen Seiten und verschwindet dann von neuem zur Beendigung der Mahlzeit.

7. IV. setzte ich zwei Primärlarven einen *Arion hortensis* vor, welcher etwa das 2—3fache Volumen der Larven besaß. Diese fielen schon nach wenigen Minuten über ihn her, wobei die dicht nebeneinandersitzenden Larven oft mit dem Abdomen gegeneinander schlugen, was jedoch mehr ein Zeichen ihrer Sensibilität und der noch zu erwähnenden analen Ausspritzung ist als einer Unverträglichkeit, denn sie greifen sich untereinander niemals ernstlich an.

Die Larven sind im Gegensatz zu den schwerfälligen Imagines äußerst lebhaftere Tiere, die nicht nur schnellfüßig rennen, sondern auch unermüdlich mit ihren langen Antennen umherpeitschen.

Eifrig stöbern die Larven an der Haut des *Arion* umher und fressen an den verschiedensten Stellen unter lebhafter Bewegung aller Mundteile den Schleim ab. Beim Fressen stoßen sie den Kopf energisch gegen die Haut, welche sie jedoch im Anfang nicht verletzen, im Gegensatz zu den älteren Larven und Imagines, welche sofort mit den Mandibeln energisch einbeißen.

Die gequälte Schnecke krümmt sich langsam hin und her und streckt bisweilen den einen oder anderen Augenträger mehr oder

weniger aus. Dieses Abweiden des Schleimes unter zeitweisem Einbeißen in die Haut, wodurch die Absonderung neuen Schleimes verursacht wird, dauert längere Zeit an, und zwar solange als die Schnecke noch am Leben ist. Man könnte meinen, die Mundteile der Primärlarven seien noch zu schwach, um die *Arion*-Haut zu durchschneiden. Das ist jedoch nicht der Fall. Wenn das Schleim-abweiden nämlich einige Zeit gewährt hat, fressen die Larven die Haut streifenweise ab, so daß an diesen Stellen das dunkle Pigment des Schneckenkörpers verschwindet und einer helleren Farbe Platz macht. Der größte Teil des *Arion*-Körpers wird aber von den Primärlarven verschmägt, so daß diese Nacktschnecken buchstäblich zu Tode geschunden werden.

Der Leib der zehrenden Larve schwillt immer mehr und mehr an und verhältlich viel stärker als bei den Imagines. Die Tiere halten sich vorn mit den Beinen und hinten mit dem Nachschieber fest, während die ventroabdominalen Langborsten senkrecht nach unten abstehen.

9. IV. gab ich einen durch Trocknis ganz schleimlos gewordenen *Arion hortensis*, den die Larven zwar lebhaft mit Antennen und Mundteilen betasteten, aber unverletzt ließen, da sie mit ihren Mandibeln offenbar in die durch Trocknis härter gewordene Haut nicht eindringen können. Den Larven vorgesetzte Regenwürmer wurden verschmägt.

Während die *Fruticicola*-Gehäuse in der Regel vollkommen ausgefressen werden, da diese zarten Schneckchen den Mundwerkzeugen der Primärlarven offenbar mehr zusagen als die derberen *Arion hortensis*, beobachtete ich auch einen Fall, in welchem die *Fruticicola* noch einen Versuch gemacht hatte, sich durch die Flucht zu retten, denn sie hatte sich hervorgestülpt, besaß dann aber, offenbar schon verletzt, nicht mehr die Kraft, sich zurückzuziehen und wurde in ausgestülptem Zustande verzehrt. Hat man in das Aufenthaltsglas der *atrata*-Larven eine Anzahl *Fruticicolen* eingesetzt, so kann man nach einigen Tagen mehrere derselben, gegen das Licht gehalten, vollkommen durchsichtig, also völlig ausgefressen finden.

Merkwürdig ist es, daß die Schneckeneier von den *atrata*-Larven verschmägt werden. Als ein *Arion hortensis* sein Eierhäuflein abgesetzt hatte, brachte ich dasselbe zu vier Larven des II. Stadiums, und zwar unter einen Stein, unter welchem sie friedlich beieinander hausten. Aber tagelang saßen sie neben diesen Eiern, ohne daß ich eine Verletzung derselben hätte feststellen können.

Phosphuga atrata ist also während seines ganzen Lebens ausgesprochenster Schneckenräuber. Während die Imagines mehr den größeren und derberen Schnecken zusetzen, desgleichen die Larven des III. Stadiums, vermögen die I. Larven auch unter den kleineren Gehäuseschnecken gründlich aufzuräumen.

Schließlich sei noch der analen Ausspritzung der Larven gedacht, d. h. einer rektalen Sekretabgabe, welche derjenigen der Imagines entspricht. Während letztere dieselbe einfach unter Hinterleibseinkrümmung erfolgen lassen, geben die Larven sie allmählicher ab und zwar unter häufigen schlagenden Bewegungen des Abdomens. Daß es sich dabei wirklich um die Absonderung eines Trutzsaftes handelt, sieht man am besten, wenn eine hungrige Larve eine Nacktschnecke angreift. Sie tastet dann mit dem Hinterleibsende an zahlreichen Stellen der Haut des Beutetieres umher, als suche sie für den Nachschieber einen Halt. In Wirklichkeit wird hierbei der Trutzsaft an der Oberfläche der Schnecke verteilt und zu größerer Wirkung gebracht. Ich gewann den Eindruck, daß unter dem Einfluß dieses Trutzsaftes, der anscheinend eine ätzende Wirkung ausübt, die Schleimabsonderung vermehrt wird.

13. Unterscheidung der Geschlechter.

Bei der Mehrzahl der Silphinen sind bekanntlich die Geschlechter mit Leichtigkeit an den Tarsen zu erkennen. So sagt z. B. Ganglbauer im 3. Band seiner „Käfer von Mitteleuropa“, Wien 1899, S. 168 allgemein: „Beim ♂ die vier ersten Glieder der Vorder- und Mitteltarsen erweitert.“ Die Erweiterung der I. und II. Tarsen läßt in der Tat die männlichen Silphinen, z. B. bei *Thanatophilus* und *Silpha*, als solche unschwer erkennen. *Phosphuga atrata* macht in dieser Hinsicht jedoch eine Ausnahme. Zwar behauptet Ganglbauer auch von ihr auf S. 192: „Beim Männchen die vier ersten Glieder der Vorder- und Mitteltarsen schwach erweitert.“ Ich habe das jedoch nicht bestätigen und selbst bei mikroskopischem Vergleich der Tarsen beider Geschlechter nicht den geringsten Unterschied nachweisen können.

Da auch in der allgemeinen Gestalt der Geschlechter kein zuverlässiger Unterschied zu finden ist, so kann man die Lebenden nur schwer geschlechtlich unterscheiden. Am ehesten lassen sich die Weibchen noch an ihrem etwas kräftigeren Bau und dem zeitweise stärker aufgetriebenen Abdomen erkennen.

Alkoholobjekte gestatten die Unterscheidung der Geschlechter mit Leichtigkeit, wenn man durch Druck auf das Abdomen die verborgenen hintersten Segmente hervortreibt. — Hinsichtlich der vergleichenden Morphologie des Abdomens der Silphinen verweise ich auf meine Untersuchungen in Zeitschr. f. wiss. Zool., 1917, Bd. CXVII, H. 1, namentlich auch Tafel I. (Zur vgl. Morphologie des Abdomens der Coleopteren und über die phylogenet. Bedeutung usw.)

14. Periode der Eiablage.

Im Vergleich mit *Silpha obscura* gestaltete sich die Aufzucht der *Phosphuga atrata* etwas schwieriger, nicht mit Rücksicht auf die Entwicklung der einzelnen Individuen, diese verlief vielmehr überaus günstig, sondern hinsichtlich der größeren Empfindlichkeit der Imagines und ihrer sehr viel geringeren Fruchtbarkeit.

Die größere Empfindlichkeit der Imagines scheint mir im Zusammenhange zu stehen mit ihrer Freßgier und der durch diese und ihre eigentümliche Haltung hervorgerufenen Verschmutzung, die schließlich bei mangelnder Putztätigkeit zu einer immer schlimmeren Verkleisterung namentlich der Beine führt, an welchen bisweilen ganze Lehmklümpchen hängen bleiben.

Anfang April 1917 isolierte ich 7 Imagines, welche bis zum 24. V. alle am Leben blieben, während 27. V. das erste Tier starb. Ich erzielte von dieser Gruppe keine einzige Larve.

1. III. 18 wurden in einer großen Glaskapsel mit Erde 13 Imagines isoliert, unter denen sich mindestens vier Weibchen befanden. Die Eier und Embryonen verhalten sich in vieler Hinsicht denen der *Silpha obscura* so ähnlich, daß ich auf meine Mitteilungen bei dieser Form verweisen kann.

Die 2—2²/₅ mm langen, gelblichweißen und fast runden Eier besitzen ein zähes, elastisches und mattes Chorion. Embryonalbewegungen habe ich auch hier nicht beobachtet. Nach dem Sichtbarwerden der Ocellen und Eizähnen lassen sich auch bei *Phosphuga* drei Abschnitte in der Embryonalentwicklung unterscheiden.

Die Erde, in welcher die Phosphugen ihre Eier in der obersten Schicht ablegten, wurde von mir neunmal genau untersucht und ergab sich daraus folgendes:

Bis 27. III	wurden abgelegt	5 Eier,	Larven 30. III. bis 9. IV.	geschlüpft,
.. 2. IV.	3 ..		
.. 9. IV.	0 ..		
.. 16. IV.	17 ..		
.. 3. V.	5 ..	Larven 7. bis 10. V. ge-	schlüpft,
.. 10. V.	6 ..	Larven 16. bis 22. V. ge-	schlüpft,
.. 18. V.	2 ..	Larven 24. V. geschlüpft,	
.. 24. V.	0 ..		
.. 4. VI.	0 ..		

Im ganzen 38 Eier von 4 ♀.

Der Unterschied von *Silpha obscura* hinsichtlich der Fruchtbarkeit ist ein so außerordentlich großer, daß er auch dann noch bedeutend bleibt, wenn man annehmen will, daß sich *Phosphuga* in der freien Natur verhältnißlich günstiger stellt.

Von der Ablage der Eier bis zum Schlüpfen der Primärlarven vergehen 10 bis höchstens 14 Tage.

Die geringere Fruchtbarkeit der Phosphugen harmoniert mit ihrer verborgenen Lebensweise, welche sie Feinden viel weniger aussetzt als die *Silpha obscura*, welche ja zu den bekanntesten und auch bei Tage oft umherlaufenden Käfern der Wege und Straßen gehört.

Von den 13 *Phosphuga*-Imagines, welche ich zur Aufzucht verwandte, starb die erste Anfang April. Am 18. V. lebten noch 6, am 4. VI. noch 5 Imagines, während die letzten vier, welche sich Mitte Juni vorfanden, trotz ausreichender Nahrung einen so geschwächten Eindruck machten, auch so stark mit Lehm verklebt waren, daß ich sie ins Freie setzte.

15. Dauer der Entwicklungsstufen.

Eine Reihe von Individuen der *Phosphuga atrata* habe ich hinsichtlich der Entwicklungsstufen möglichst genau verfolgt, um eine zuverlässige Übersicht des Verlaufes dieser so überraschend schnellen Entwicklung zu gewinnen.

Es spielte sich mithin die ganze Entwicklung vom Schlüpfen aus dem Ei bis zum Eintritt ins Imaginalstadium in 31—41 Tagen ab, eine große Schwankung bei der für einen verhältnißlich großen Käfer so überaus kurzen Entwicklungszeit.

	Es schlüpfen aus dem Ei	Es traten ins II. Larvenstadium	Es traten ins III. Larvenstadium	Es gingen über in den Pränympfenzustand	Es verwandelten sich zur Nymphe	Es entwickelten sich zur Imago	Im ganzen Tage
a	2. IV.	9. IV.	15. IV.	25. IV.	29. IV.	9. V.	37
b	4. IV.	10. IV.	17. IV.	27. IV.	3. V.	13. V.	39
c	12. IV.	19./20. IV.	26. IV.	5. V.	13. V.	23. V.	41
d	12. IV.	18. IV.	25. IV.	3. V.	7. V.	18. V.	36
e	26. IV.	2. V.	7. V.	16. V.	19. V.	31. V.	35
f	26. IV.	2. V.	7. V.	16. V.	20. V.	29. V.	33
g	27. IV.	2. V.	7. V.	16. V.	20. V.	28. V.	31
h	27. IV.	3. V.	8. V.	15. V.	19. V.	28. V.	31
i	27. IV.	3. V.	8. V.	16. V.	22. V.	31. V.	34
k	27. IV.	2. V.	7. V.	17. V.	21. V.	30. V.	33
m	3. V.	10. V.	16. V.	24. V.	27. V.	7. VI.	35
n	3. V.	11. V.	17. V.	24. V.	30. V.	11. VI.	39
o	18. V.	24. V.	28. V.	5. VI.	12. VI.	22. VI.	35
q	16. V.	22. V.	27. V.	—	—	—	—
	Es ver- gingen bis zum	II. Larven- stadium 6—7 (8) Tage	III. Larven- stadium (4) 5—6 (7) Tage	Prä- nympfen- zustand (7) 8—10 Tage	Nymphen- stadium (3) 4—8 Tage	Imaginal- stadium (8) 9—12 Tage	

Die Entwicklung der *Phosphuga atrata* verläuft aber auch noch etwas schneller als diejenige der *Silpha obscura*, ein Umstand, welcher um so mehr ins Gewicht fällt, als die Entwicklung der letzteren in einer ungefähr um einen Monat weiter vorgerückten, also wärmeren Jahreszeit beobachtet wurde.

Eine Übereinstimmung zwischen *Phosphuga atrata* und *Silpha obscura* in zeitlicher Hinsicht besteht übrigens insofern, als bei beiden das II. Stadium der Larven sich schneller abwickelt als das I. und III.

Was die Genauigkeit der vorigen Entwicklungstabelle betrifft, so möchte ich noch betonen, daß alle Individuen täglich kontrolliert worden sind, so daß die trotzdem vorhandenen Fehler in der Zeitangabe sich in so engen Grenzen bewegen, daß sie als bedeutungslos betrachtet werden können.

16. Der Pränymphezzustand.

Der bisher bei holometabolen Insekten bei weitem am wenigsten untersuchte Entwicklungsabschnitt, der sich aber bei allen in irgendwelcher Weise als solcher kennzeichnen läßt, ist der pränympheale. Daß er meistens keine Berücksichtigung findet, liegt daran, daß er meistens durch keine Häutung vom letzten Larvenstadium geschieden ist und deshalb äußerlich keine morphologische Besonderheit besitzt. Desto wichtiger sind die inneren, die Nymphe vorbereitenden Wandlungen des Organismus, welche in physiologischen Erscheinungen sich auch äußerlich geltend machen. Weil aber keine Häutung die letzte Larve und die Pränymphe trennen, ist es viel schwerer, als bei den andern Entwicklungsabschnitten, den Beginn des pränymphealen Zustandes anzugeben. Da man ihn nur annähernd bestimmen kann, erklärt es sich auch leicht, daß seine Dauer die am meisten variable ist. Es dauerte also gemäß der vorigen Übersicht

das I. Larvenstadium	6—7	(8) Tage,
„ II. „	(4) 5—6	(7) Tage,
„ III. „	(7) 8—10	Tage,
der Pränymphezzustand	(3) 4—8	Tage,
das Nymphestadium	(8) 9—12	Tage.

Da also der Pränymphezzustand mit durchschnittlich 6 Tagen mehr als die Hälfte des Nymphestadiums mit durchschnittlich 10—10¹/₂ Tagen ausmacht, die Dauer des II. Larvenstadiums aber erreicht, so ergibt sich schon, rein zeitlich betrachtet, seine große Bedeutung. Bei *Phosphuga atrata* liegt (wie bei vielen andern Käfern) die Pränymphe nicht nur andauernd auf dem Rücken, sondern sie ist auch nicht mehr fähig, die Gliedmaßen zu bewegen, weil in denselben bereits eine Histiolyse der Muskulatur begonnen hat. Trotzdem hat das Tier seine sensitive Natur noch nicht eingebüßt, denn es vollführt mit dem Abdomen wiederholt heftige Abwehrbewegungen, Rollungen, welche so stark sind, daß es sich vollständig um seine Längsachse dreht. Diese Bewegungen können schon dadurch hervorgerufen werden daß man das Ende einer der Macrochäten berührt.

Die Pränymphe zeichnet sich aber ferner durch ihren aufgetriebenen Zustand aus, in welchem durch die Unterseite des Thorax und alle Pleuralgebiete der Körperinhalt auffallend weiß hindurchschimmert, der äußere Ausdruck der Gewebeeränderungen,

17. Eine Larve mit abnormer Verwachsung der Tergithälften.

Unter der Überschrift „Difformité constatée chez un *Himantarium gabrielis* L.“ beschrieb H. Brölemann 1894 im Feuille des jeunes naturalistes, Paris, einen Fall von abnormer Segmentbildung bei dem Chilopoden *Himantarium gabrielis*. Es handelt sich hier um Erscheinungen, welche mir im Laufe der Jahre bei sehr verschiedenen Gliedertiergruppen vorgekommen sind (Chilopoden, Isopoden und Insekten) und welche gerade durch die Verschiedenheit ihrer Ausprägung auf den allen gemeinsamen Grundzug hindeuten, welcher darin besteht, daß die Hälften bestimmter Segmente oder auch Teile derselben und dann Tergithälften in abnormer Weise miteinander verwachsen, wobei stets eine Teilung in der Sagittalebene in Betracht zu ziehen ist.

Die abnorme Verwachsung geschieht hauptsächlich nach zwei Richtungen, indem entweder

- a) die Hälften von zwei oder mehreren Segmenten auf einer Seite getrennt bleiben, auf der andern Seite dagegen verwachsen, oder
- b) eine Segmenthälfte (oder ein Tergit) einer Seite mit einer Segmenthälfte (oder einem Tergit) der andern Seite verwächst, welche ursprünglich nicht zu ihr, sondern zu dem vorangehenden oder nachfolgenden Segment gehört.

Im Falle b (Abb. 4) bleiben infolge der unrichtigen Verwachsung von zwei Segment- oder Tergithälften zwei andere Segment- oder Tergithälften übrig, welche für sich als Halbsegmente oder Halbtergite isoliert bleiben, weil sie ihr normales Gegenstück durch jene falsche Verwachsung verloren haben.

Der von Brölemann beschriebene Fall ist ganz besonders merkwürdig, weil bei ihm die Erscheinungen a und b vereinigt aufgetreten sind und außerdem einerseits die abnormen Segmenthälften durch zwei normale Segmente getrennt werden, andererseits an jeder Seite hintereinander drei isolierte Segmenthälften aufgetreten sind.

Derartige Fälle von abnorm verwachsenen Segmenthälften habe ich selbst zweimal bei Chilopoden festgestellt und zwar einmal bei *Geophilus*, das andere Mal bei einem Lithobiiden (*Polybothrus fasciatus* Newp.). Chilopoden mit ihren zahlreichen kleinen und weichen Segmenten sind für das Auftreten solcher Abnormitäten ganz besonders geeignet.

Zweimal habe ich den Fall b hinsichtlich abnormer Verwachsung von Tergithälften bei Isopoden beobachtet und zwar handelte es

sich bei *Armadillo officinalis* um das 5. und 6. Pereiontergit. Die linke Hälfte des 5. und die rechte des 6. sind breit miteinander verwachsen, während die linke Hälfte des 6. nur schmal mit diesem abnormen Tergit zusammenhängt, die rechte Hälfte des 5. dagegen ganz isoliert ist. Viel stärker ist die abnorme Verwachsung bei einer *Philoscia muscorum* und betrifft die Plecontergite 1—4, deren sämtliche Hälften eine unrichtige Stellung erhalten haben. Es ist nämlich die rechte Hälfte des 1. und die linke Hälfte des 4. Tergites isoliert, während sich zwischen ihnen drei scheinbar normale Tergite befinden, die aber in Wirklichkeit alle aus falsch verwachsenen Hälften zusammengesetzt sind. Zu den Folgen dieser unrichtigen Verwachsung gehört auch die Erscheinung, daß die falsch verwachsenen Tergite nach rechts verdreht sind.

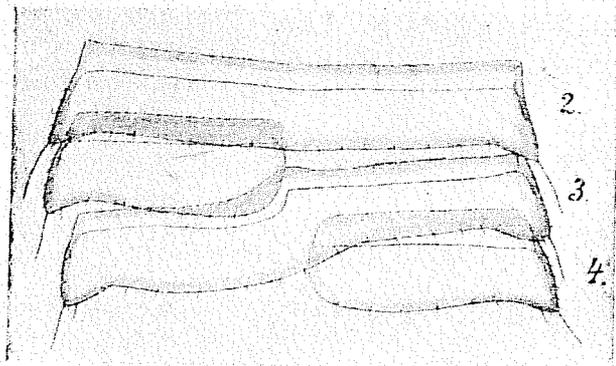


Fig. 4.

Vom Mehlkäfer hat F. Megušar in seiner Arbeit über „Die Regeneration der Coleopteren“ (Archiv f. Entwicklungsmechanik, 1907) den Fall der abnormen Verwachsung der Hälften des 6. und 7. Abdominalsegmentes beschrieben und auf Tafel V abgebildet. Er schreibt darüber auf S. 165 folgendes:

„Vor ungefähr 3 Jahren fand ich anlässlich der Suche nach Mehlkäferlarven ein Exemplar darunter, das eine interessante Mißbildung am Abdomen zeigte, die wahrscheinlich durch eine Verletzung hervorgerufen worden war.“ Es handelt sich auch hier darum, daß bei der Larve die linke Hälfte des 6. Abdominalsegmentes abnorm mit der rechten Hälfte des 7. verwachsen ist und infolgedessen die rechte Hälfte des 6. und die linke des 7. isoliert geblieben sind. Daß Megušars Annahme von einer „Verletzung“ unrichtig ist und daß überhaupt die hier besprochenen Erscheinungen nicht ins Gebiet der Regenerationen gehören, habe ich zwar schon daraus gefolgert, daß eben die Halbierung der

Segmente oder Tergite eine maßgebende Rolle spielt, ich kann aber nunmehr auf Grund meines Befundes bei *Phosphuga atrata* hierfür den exakten Nachweis liefern durch die Feststellung einer Larve, welche bereits mit abnorm verwachsenen Tergithälften aus dem Ei schlüpfte.

Diese abnormen Verwachsungen von Segment- oder Tergithälften beruhen also nicht auf Verletzungen während des individuellen Lebens, sondern sind während der Embryonalentwicklung entstanden dadurch, daß sich dieselben in dieser Zeit, innerhalb welcher sie noch eine gewisse Selbständigkeit behalten, schließlich in einer regelwidrigen Weise aneinander legen.

Wahrscheinlich entsteht diese abnorme Zusammenwachsung von Segmenthälften aus einem unregelmäßigen Wachstum derselben, welches mit teilweiser Entwicklungshemmung verbunden ist.

Bei meiner *atrata*-Primärlarve hat sich also (Abb. 4) die linke Tergithälfte des 4. Abdominalsegmentes mit der rechten des 3. verbunden, während die linke Tergithälfte des dritten und die rechte des vierten Abdominalsegmentes isoliert geblieben sind. Die Sternite hatten übrigens eine vollkommen normale Lage behalten.

Diese Abnormität der Primärlarve übertrug sich genau in derselben Weise auf die II. und III. Larve, auf die Nymphe und Imago.

Die abnorme Segmenthälftenverwachsung als allgemeine Erscheinung bei den Gliedertieren ist hiermit meines Wissens zum ersten Male ihrer Entstehung nach festgestellt und in ihrer Konstanz während der Entwicklung erwiesen worden.

C. Regeneration bei *Silpha* und *Phosphuga* und die Bedeutung des Pränymphalzustandes für dieselbe.

18. Regeneration bei *Phosphuga atrata*.

Über die Regeneration der Käfer liegen bereits mehrere Untersuchungen vor, unter welchen ich namentlich die Arbeit von Tornier¹⁾ nenne, „Bein- und Fühlerregeneration bei Käfern und ihre Begleiterscheinungen“, Zoolog. Anzeiger, 1901, Nr. 655, sowie

¹⁾ Tornier machte auf S. 650—664 auch historische Mitteilungen „über den Nachweis der Regeneration bei den Arthropoden“.

Megušar, „Die Regeneration der Coleopteren“ im Archiv für Entwicklungsmechanik, XXV. Bd., 1907.

Während sich Torniers Versuche auf den Mehlkäfer beziehen, hat Megušar eine Reihe von Vertretern verschiedener Familien untersucht (*Cerambycidae*, *Tenebrionidae*, *Lamellicornia*, *Hydrophilidae* und *Dytiscidae*). Er hat u. a. auch Mandibeln, Flügel und letzte Abdominalsegmente auf ihre Regenerationsfähigkeit geprüft.

Silpha und *Phosphuga* sind vortreffliche Objekte für Regenerationsversuche und beanspruchen schon mit Rücksicht auf die Schnelligkeit der Entwicklung ein besonderes Interesse. Außerdem habe ich einen besonderen Wert darauf gelegt, einerseits das Verhalten der einzelnen Entwicklungsstadien genau zu verfolgen, andererseits die überaus verschiedene Regenerationsfähigkeit derselben hervortreten zu lassen.

Gerade bei einer schnellen Entwicklung muß sich zeigen, wo die regenerative Kraft der Gewebe konzentriert ist. Diese Silphinen sind aber auch deshalb bedeutsam, weil sie zu den phylogenetisch primitivsten unter den lebenden Käfern gehören. Im Gegensatz zu der teilweise umständlichen und noch manche Nebenerscheinungen verfolgenden Darstellungsweise Megušars, suchte ich meine Versuche möglichst gedrängt zur Mitteilung zu bringen.

a) Beinregeneration. (Regeneration der Telopodite.)

Sämtliche Amputationen erfolgten am Trochanter oder zwischen ihm und dem Femur. Ein rechtes 3. Bein am 16. IV. der I. Larve abgeschnitten, wurde weder beim Übergang ins II. Stadium (20. IV.), noch beim Übergang ins III. Stadium (26. IV.) regeneriert. Am 16. V. dagegen zeigte sich bei der Nymphe das rechte 3. Bein so vollständig regeneriert, daß es sich nur bei genauestem Vergleich unter der Lupe durch eine unbedeutend geringere Länge von dem normalen Bein unterscheiden ließ. Die völlige Regeneration erfolgte also gerade nach einem Monat. An der am 23. V. erscheinenden Imago war nur derselbe Befund wiederholt, das regenerierte Bein in einer kaum merklichen geringeren Länge und zugleich etwas schwächeren Pigmentierung erkennbar.

Zwei weitere Fälle derselben Art hatten das gleiche Ergebnis.

Zum Vergleich hiernit wurde ein 3. Bein Larven des III. Stadiums entfernt und zwar

am 18. V. einer Larve in das linke 3. Bein. Diese wurde am 27. V. Nymphe und besaß bereits ein in $\frac{2}{3}$ -Größe regeneriertes Bein, welches mit dem Ende seines Tarsus bis zum Ende der Tibia

des normalen Beines reichte. Die Regeneration vollzog sich also in der unerhört kurzen Zeit von neun Tagen!

Bei der am 7. VI. entwickelten Imago zeigte es sich, daß die Größe des Regeneratbeines ungefähr dieselbe geblieben war wie bei der Nymphe. Im übrigen hatte dasselbe folgende Besonderheiten:

Normales Femur	$3\frac{2}{5}$ mm lang.	Regeneriertes Femur	$2\frac{3}{5}$ mm lang.
„ Tibia	3 „ „	„ Tibia	$2\frac{1}{4}$ „ „
„ Tarsus	$2\frac{3}{4}$ „ „	„ Tarsus	$1\frac{1}{4}$ „ „

Normalim ganzen $9\frac{1}{7}$ mm lang. Regenerat im ganzen $6\frac{1}{10}$ mm lang.

Von den Tibialendspornen ist am normalen Bein der größere doppelt so lang wie der kleinere, am Regenerat sind beide gleich kurz.

Besonders bemerkenswert ist der Tarsus des Regenerates: Obwohl die Krallen normal entwickelt sind und nur proportional der geringeren Größe des Regenerates ebenfalls kleiner, ist doch der Tarsus nur dreigliedrig (5gliedrig). Borsten und Stachel sind gut ausgebildet und nur an Menge geringer geblieben. Die 3—5gliedrige Tarsusbeschaffenheit besteht darin, daß unten nur 3 Glieder abgesetzt sind, während oben durch Einschnitte, welche nicht ganz bis zur Mitte der Seiten reichen, angezeigt wird, daß das 1. Glied dem 1. und 2. und das 2. Glied dem 3. und 4. Tarsus entsprechen.

Anders verhielt sich eine Larve n, welcher ebenfalls im III. Stadium, und zwar am 19. V., das rechte 3. Bein amputiert wurde. Sie befand sich am 27. bis 29. im Pränymphezustand und wurde 30. V. Nymphe. Als am 11. VI. die Imago erschien, zeigte sich das rechte 3. Bein völlig normal regeneriert oder doch nur ganz unbedeutend kürzer als das normale.

Der Unterschied zwischen den Larven m (deren abnormer Regenerattarsus eben beschrieben wurde) und n, deren Regenerat keine morphologische Abweichung aufweist, erklärt sich daraus, daß die Entwicklung von m von der Amputation bis zur Imago 20 Tage dauerte, bei n dagegen 23 Tage. Außerdem war die Ernährung von n besser, da diese Larve nach der Amputation mit großem Eifer über eine *Xerophila* herfiel.

Schließlich sei noch eine Larve i erwähnt, welche beim Übergang vom II. zum III. Stadium, also bei der Häutung links das Telopodit des 2. und 3. Beines einbüßte und zwar am 8. V. Um den 16. bis 18. V. befand sie sich im Pränymphezustand und wurde am 22. V. Nymphe. Schon an dieser ließ sich erkennen, daß die beiden verlorenen Beine regeneriert waren und nur das linke 2. hinsichtlich seines Tarsus ein wenig kürzer erschien. An der am

31. V. entwickelten Imago waren die beiden Beine des 3. Paares so vollkommen gleich, daß sich kein Unterschied nachweisen ließ, am 2. Beinpaar zeigte sich morphologisch ebenfalls keine Abweichung, nur hinsichtlich der Länge folgender geringer Unterschied: Normales Femur $2\frac{3}{5}$ mm lang. Regeneriertes Femur $2\frac{2}{5}$ mm lang. Normale Tibia $2\frac{1}{2}$ „ „ Regenerierte Tibia $2\frac{1}{3}$ „ „

Wenn sich also bei einem Bein, dessen Regeneration in 20 Tagen erfolgte, eine degenerative Umbildung des Tarsus vollzog, während an Beinen, deren Regeneration sich in 22—23 Tagen abwickelte, keine morphologische Umgestaltung eintrat, so steht dieses Ergebnis in völligem Einklang mit den Untersuchungen Torniers an *Tenebrio* (a. a. O. S. 637), welche ergaben, daß die Regeneration um so vollkommener erfolgte, je längere Zeit von der Amputation bis zum Eintritt ins Nymphenstadium vergangen ist.

Namhafte Unterschiede der Regenerate bei *Tenebrio* betrafen allerdings ganz erhebliche Zeitunterschiede (von 12 bis 45 Tagen), während sich hier bei *Phosphuga* ein auffallender Regeneratunterschied schon bei der geringen Entwicklungszeitdifferenz von 2—3 Tagen ergeben hat.

Bei weitem das wichtigste Ergebnis der soeben besprochenen Versuche liegt jedoch darin, daß das I. und II. Larvenstadium auf die Regeneration gar keinen Einfluß gezeigt haben, denn völlige Regeneration der Beine erfolgt ebensogut, wenn dieselben erst im III., wie wenn sie schon im I. Larvenstadium amputiert werden.

Dieses Resultat steht in gewissem Gegensatz zu demjenigen von Tornier bei *Tenebrio*, welches er a. a. O. S. 637 also zusammenfaßte:

„Während bei Mehlkäferlarven, die 12 Tage nach der Operation zur Puppe werden, abgeschnittene Gliedmaßenteile noch nicht nachgewachsen sind, hatten Tiere, welche 25—31 Tage nach der Operation zur Puppe wurden, ausgesprochene Zwergbeinchen regeneriert, bei Tieren aber, die noch später zur Verpuppung gelangen, werden die nachgewiesenen Gliedmaßen entsprechend stärker, bis etwa 45 Tage nach der Operation bereits normgroße Beine vorhanden waren.“

Während nämlich bei *Phosphuga* schon in weniger als 12 Tagen ein fast normales Bein regeneriert wurde, zeigte sich bei *Tenebrio* in 12 Tagen überhaupt kein Regenerat.

Es liegt ja auf der Hand, daß bei einem Käfer wie *Tenebrio molitor*, welcher sich viel langsamer entwickelt als *Phosphuga atrata*, auch zur Erzeugung von Regeneraten mehr Zeit erforderlich

ist, aber es kommt ferner für den Vergleich meiner Versuche mit denen an *Tenebrio* in Betracht, daß Tornier keinen Ausweis darüber gegeben hat, wie lange beim Mehlkäfer der Pränymphalzustand dauert. Letzterer ist aber, wie wir sehen werden, von wesentlicher Bedeutung.

Eine Beinregeneration während des Nympfenstadiums erfolgt nicht, auch wenn die Amputation unmittelbar nach dem Eintritt in dasselbe vorgenommen wird. Bei einer Imago sah ich zwar einen unförmlichen Wundklumpen, aber kein regelrechtes Regenerat.

b) Antennenregeneration.

Insofern als auch bei den Antennen innerhalb der Larvenstufen keine Regeneration stattfand, schließen sich diese an das Verhalten der Beine an.

Am 27. IV. wurden zwei Primärlarven, h und i, die rechte Antenne dicht hinter der Basis amputiert. Eine derselben wurde am 19. V., die andere am 22. V. zur Nymphe und zwar machten die an der Nymphe regenerierten Antennen anscheinend einen ganz normalen Eindruck, desgleichen bei den am 28. V. und 31. V. erscheinenden Imagines. Die genauere mikroskopische Untersuchung der letzteren Imago (die erstere wurde leider nicht konserviert) ergab jedoch am Regenerat bemerkenswerte Eigentümlichkeiten.

Während die normale linke Antenne 5 mm Länge besitzt, erreicht die regenerierte rechte nur $4\frac{1}{3}$ mm Länge, besitzt aber sonst die normale Gliederzahl. Eine interessante Reduktionserscheinung zeigte sich dagegen an der Fühlerkeule, die bekanntlich aus drei Gliedern besteht, welche durch kurze Stielchen scharf gegeneinander abgesetzt sind. Am Regenerat ist das 1. Glied der Keule normal gegen das 2. abgesetzt, das 2. und 3. Glied dagegen sind breit zusammengewachsen, nur durch eine ringförmige Einschnürung gegeneinander abgesetzt, so daß also das trennende Stielchen ganz in Wegfall gekommen ist. Die dichte Masse von Haaren, welche die Keulenglieder bekleidet, geht also ohne Grenze vom 2. auf das 3. Glied über.

Als am 22. V. einer Nymphe die linke Antenne gleich hinter dem Grunde amputiert wurde, zeigte sich an der am 28. V. erscheinenden Imago keine Regeneration.

c) Elytrenregeneration.

Daß die Paratergite, d. h. die großen flügelartigen Seitenteile der Tergite, welche gerade bei den „asselartigen“ Silphinen-

Larven mehr oder weniger stark entwickelt sind, entwicklungs-
geschichtlich die Vorläufer der Elytren und Flügel darstellen, wissen
wir schon lange aus der Ontogenie der hemimetabolen Insekten.
Man kann das aber ferner aus einem Vergleich der Larven mit
den Nymphen der Käfer erschließen, denn die Elytren- und Flügel-
anlagen der letzteren erscheinen wie nach unten herabgekrümmte,
vergrößerte Paratergite, während dieselben an den übrigen Rumpf-
segmenten im Gegenteil mehr oder weniger verkleinert sind. Die
Elytren- und Flügelanlagen der Nymphen als vergrößerte Paratergite
betrachtet, kehren also zeitweise wieder in eine ähnliche, nämlich
herabgekrümmte Lage zurück, wie sie sie schon beim älteren Embryo
innehatten. Wenn nun noch irgendein Zweifel bestehen sollte, ob
wirklich die Paratergite die ontogenetischen Vorläufer der Elytren
und Flügel seien, so wird er völlig beseitigt durch die einschlägigen
Regenerationsversuche.

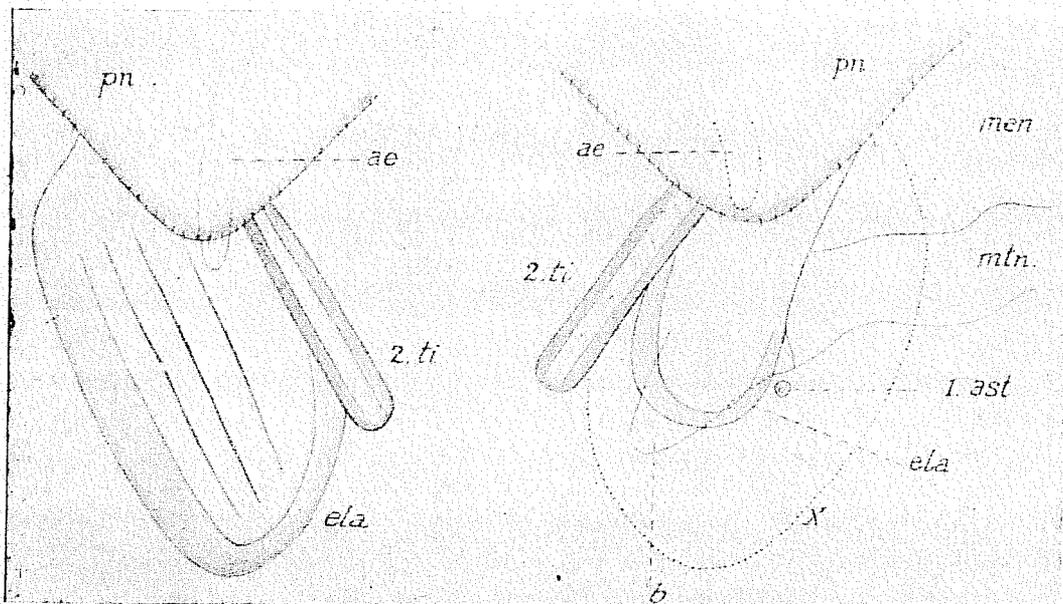


Fig. 5.

Fig. 6.

Am 29. V. wurde einer Larve, welche am Tage vorher ins
III. Stadium eingetreten war, das linke Mesonotum-Para-
tergite abgeschnitten, wobei eine ziemlich starke Blutung eintrat.
Trotzdem befand sich diese Larve um den 5.—11. VI. im Prä-
nymphalzustand und wurde am 12. VI. Nymphe.

Hier ist nach Verlauf von 14 Tagen eine zwar unvoll-
ständige, aber trotzdem entschiedene Elytrenregeneration er-
folgt, wie man aus dem Vergleich von Abb. 5 und 6 ersieht.

Die normale Elytrenanlage (Abb. 5) ragt nicht nur über
das Ende der Tibia des 2. Beinpaars hinaus, sondern verdeckt

auch vollständig das 1. abdominale Stigma und die Flügelanlage. Die drei abgekürzten Rippen, welche für die Flügeldecken der entwickelten *Phosphuga atrata* ebenso charakteristisch sind wie eine tiefe, riemenartige Längsgrube neben dem Außenrande, sind an der nymphalen Elytrenanlage schon sehr deutlich ausgeprägt.

Am Elytrenregenerat dagegen (Abb. 6), welches hinter dem Ende der Tibia des 2. Beinpaars zurückbleibt und Flügelspitze sowie 1. abdominales Stigma (1. ast) freiläßt, ist zwar die rinnenartige Längsgrube vorhanden, aber deutliche Rippen sind nicht zu erkennen¹⁾.

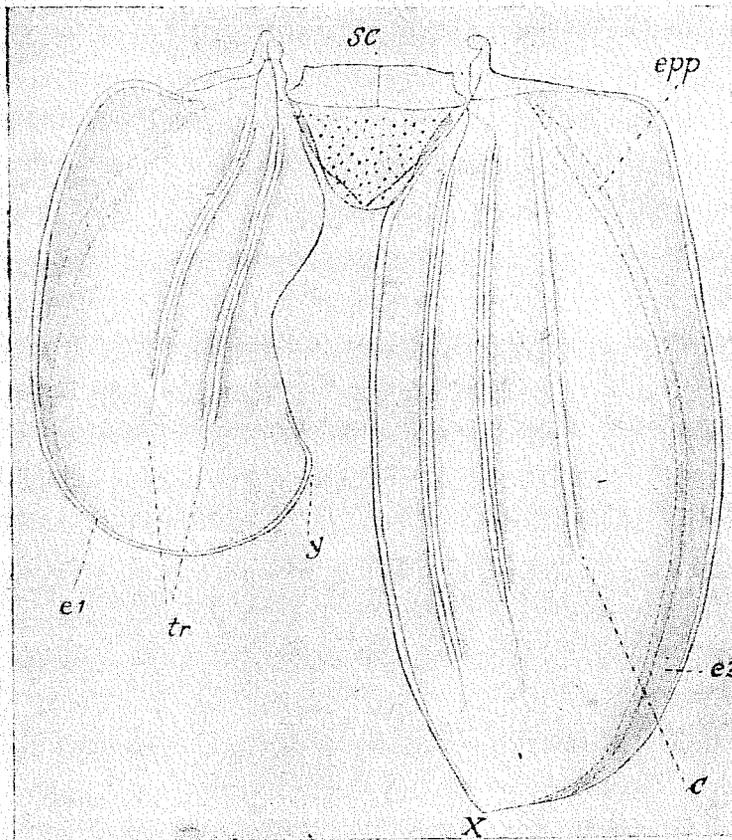


Fig. 7.

Die am 22. VI. erscheinende Imago zeigte an ihren beiden Elytren ungefähr dasselbe Größenverhältnis (Abb. 7) wie die Nymphe, im übrigen gab aber die mikroskopische Prüfung der noch nicht pigmentierten Flügeldecken einen genaueren Aufschluß:

¹⁾ Derselben Larve wurde übrigens im I. Stadium auch die linke Antenne amputiert, und nachdem sie während der Larvenstufen ohne Regeneration blieb, bei der Nymphe plötzlich vollkommen wiederhergestellt, blieb nur ein Weniges kürzer. Daher ragt das Antennenende in Abb. 5 (ae) etwas vor, während es in Abb. 6 verdeckt bleibt unter dem Pronotum (pe).

Die Regeneratflügeldecke von etwa $\frac{2}{3}$ der normalen Größe besitzt sonst die meisten wesentlichen Eigenschaften der normalen Elytren, insbesondere auch Schulterecke, Epipleure und Längsgrube neben dem Seitenrand, auch einen Anschluß an den Skutellumfalz. Dagegen fehlt ihr von den drei normalen Längsrippen eine. Daß diese die äußere ist, läßt sich leicht daraus erkennen, daß von den drei normalen Längsrippen eine Haupttrachee nur der mittleren und hinteren zukommt, während die vordere derselben entbehrt. Die beiden großen Tracheen der Elytrenfläche ziehen also der mittleren und hinteren Rippe entlang, während in das Gebiet der vorderen (äußeren) nur kleine Nebentracheen einmünden (c). Da nun an der Regeneratflügeldecke den beiden Rippen die beiden Haupttracheen (tr) zukommen, eine andere Rippe aber nicht vorhanden ist, so wurde die vordere (äußere) Rippe bei dieser unterdrückt. Die Verkrümmung des Regenerates, welche sich in einer Einbuchtung am Innenrande zeigt und in einer Verschiebung der Elytronspitze (y) nach innen, entspricht der mangelnden Aneinanderpassung beider Flügeldecken in der Mediane.

Diese Verkrümmung der Regeneratelytre ist aber in folgender Weise zu erklären:

Die bei weitem stärkste Trachee der Elytren ist die Epipleuraltrachee, welche also dem Außenrande der Elytren entlangzieht. Während diese in Abb. 7 an sich nicht eingezeichnete große Trachee als ein stärker kalibriges Rohr an der normalen Flügeldecke ungefähr bei e2 endigt, also weit vor der Spitze derselben, reicht sie in derselben Stärke an der Regeneratelytre nur bis e1, d. h. bis zu einem Punkte, welcher mit der stark eingekrümmten Elytrenspitze y ungefähr in einer Ebene liegt, welche senkrecht auf der Körperlängsachse steht. Dieses verschiedene Lageverhältnis von Elytrenspitze und Epipleuraltrachee an beiden Elytren, zusammen mit der starken Herausbiegung des Hinterendes der Regeneratelytre beweist aber, daß deren ungewöhnliche Gestalt dadurch entstanden ist, daß das Innenrandgebiet in seiner Entwicklung bedeutend hinter dem durch die große Epipleuraltrachee begünstigten Außenrandgebiet zurückgeblieben ist. Die hierdurch entstandene Spannung bewirkte sowohl die Einknickung des Innenrandes als auch die Verschiebung der Elytrenspitze nach innen und die starke Umbiegung der Hinterhälfte der Epipleure nach innen.

Im Gegensatz zu dieser Elytrenregeneration nach Entfernung des ganzen Paratergites bei der III. Larve steht folgendes:

Am 22. V. wurde einer erst zwei Tage alten Nymphe die linke Elytre zur Hälfte durch Querschnitt amputiert. Die am 28. V. erscheinende Imago zeigte keine eigentliche Regeneration, aber die Wunde war zugewachsen und der Schnitttrand abgerundet, also am Innen- und Außenrand eine leichte Verkürzung eingetreten.

19. Regeneration bei *Silpha obscura*.

a) Regeneration eines Segmentes oder einer Segmenthälfte.

Nachdem sich *Phosphuga atrata* für Regenerationsversuche so günstig erwiesen hatte, benutzte ich die zahlreichen 1918 von mir gezüchteten *Silpha obscura*-Larven, um die Ergebnisse an jener Form nachzuprüfen und durch neue Versuche zu erweitern. Insbesondere schienen mir diese Larven schon mit Rücksicht auf ihr stark abgeplattetes Abdomen geeignet zu Versuchen über Segmentregeneration. Diese wurden auf zweierlei Weise unternommen, indem mit einem scharfen Skalpell durch senkrechten Querschnitt

1. ein bis zwei Drittel des 10. Abdominalsegmentes und damit gleichzeitig die Hälfte bis zwei Drittel der Pseudocerci amputiert wurden (ich bezeichne diese Amputation kurz als Schnitt a),
2. wurden ein Drittel bis zwei Drittel des 9. Abdominalsegmentes und damit natürlich zugleich die ganzen Pseudocerci abgetrennt, Schnitt b.

Ausschließlich habe ich frisch geschlüpfte Primärlarven zur Amputation benutzt, zumal dieselben noch keine Nahrung aufgenommen haben, daher besonders stark abgeplatteten Körper besitzen und dadurch bei den Querschnitten sich die Möglichkeit einer leichteren Vernarbung ergibt. Bei der großen Lebhaftigkeit dieser Larven erfordert die Operation einige Geduld. Sie gelang unter dem Präpariermikroskop am besten, wenn die mittels der Beine und des Nachschiebers sich heftig sträubende Larve durch die linke Hand mit einer feinen Pinzette auf den Rücken gelegt und durch vorsichtigen Druck von unten gegen einige Paratergite festgehalten wurde, während mit der rechten Hand durch das Skalpell das Abdomen zunächst zurückgebogen und dann der Schnitt schnell vollzogen wurde, sobald das Hinterleibsende die erwünschte Lage flach auf einem Objektträger eingenommen hatte.

Der Umstand, daß alle Primärlarven vor der Amputation aus dem After einen farblosen Tropfen als Saft der Rektaldrüsen absondern, nach der Amputation dagegen eine nur schwache Blutung

und überhaupt schwacher Ausfluß erfolgt, namentlich bei Schnitt a, beweist in Übereinstimmung mit dem anatomischen Befund, daß zwischen Mittel- und Enddarm noch kein Durchgang besteht (man vgl. den Abschnitt A 5). Wäre ein solcher vorhanden, dann müßten bei dem hohen Druck, unter welchen der Mitteldarm der geschlüpften I. Larven steht, bei der Operation ein viel größerer Darmausfluß erfolgen und damit der sichere Tod eintreten. Bei mehreren mit Schnitt a operierten Larven konnte nach der Operation genau der schaumige Darminhalt ganz wie an unverletzten Larven beobachtet werden. Bei mehreren durch Schnitt b behandelten Larven (nicht bei allen übrigens) dagegen erfolgte ein mehr oder weniger stärkeres Hervorquellen des Darmschaumes, namentlich dann, wenn vom 9. Abdominalsegment nicht ein schmaler hinterer Querstreifen, sondern das hintere Drittel oder gar die Hälfte abgetrennt worden war. In solchen Fällen war also, gemäß den in Abschnitt A 5 schon erörterten Verhältnissen, das Hinterende des Mitteldarmes mehr oder weniger verletzt worden und damit die Wirkung der verschluckten Luft illusorisch gemacht. In allen solchen Fällen gingen die operierten Larven schon in kurzer Zeit zugrunde. Es ist aber überhaupt niemals gelungen, eine mit Schnitt b verletzte Larve zur Weiterentwicklung zu bringen. Wenn nämlich auch eine Verletzung des Mitteldarmes vermieden wurde, so war doch die Wundstelle so groß und der Mitteldarm ihr so genähert, daß keine genügende Vernarbung erfolgte, einerlei, ob die am ersten Tage in einer reinen Glaskapsel isolierten Larven gefüttert wurden oder nicht. Es wurden für die Versuche mit Schnitt b über zwanzig Primärlarven geopfert. Obwohl diese zum Teil ihre schwächeren Genossen anfraßen, gingen sie trotzdem bald darauf zugrunde.

Anders dagegen verhielten sich die 13 Larven mit Schnitt a, indem ich drei derselben mehr oder weniger zur Weiterentwicklung bringen konnte.

a) Von 6 Primärlarven, welche am 20. VI. mit Schnitt a amputiert wurden, trat am 29. VI. eine ins II. Larvenstadium. Hierbei erfolgte keine Regeneration, weder der Hinterhälfte des 10. Abdominalsegmentes, noch der Hinterhälfte der Pseudocerci, aber es fand eine vollständige Schnittverheilung mit Bildung eines neuen Afters statt, aus welchem Fäzes, wenn auch anscheinend schwieriger, wie unter normalen Verhältnissen, abgegeben wurden. Außerdem konnte dieses verheilte, unvollständige Endsegment als Nachschieber verwendet werden, wobei sich

deutlich auf Glas das Anpressen der neuen Analhaut feststellen ließ. Als am 6./7. VII. der Übergang ins III. Larvenstadium erfolgt war, zeigte sich dasselbe Bild wie vorher, also keine Regeneration der verlorenen Teile, nur war die Analhaut etwas vergrößert, so daß der Nachschieber in der gewohnten Weise aus- und eingestülpt werden konnte. Am 12. VII grub sich diese Larve in die Erde ein und lag am 14. VII. als lebhaft rollende Pränymphe in ihrem Kämmerchen.

17. VII. ergab sich mit der Nymphe eine völlige Regeneration der verlorenen Abdominalteile, denn es zeigte sich nicht der geringste Unterschied von einer Normalnymphe, insbesondere waren auch die Pseudocerci völlig regeneriert. (Leider ging die Nymphe zugrunde infolge einer an ihr vorgenommenen neuen Amputation.)

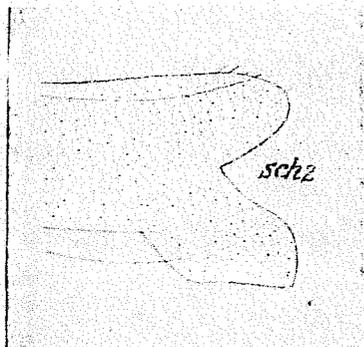


Fig. 8.

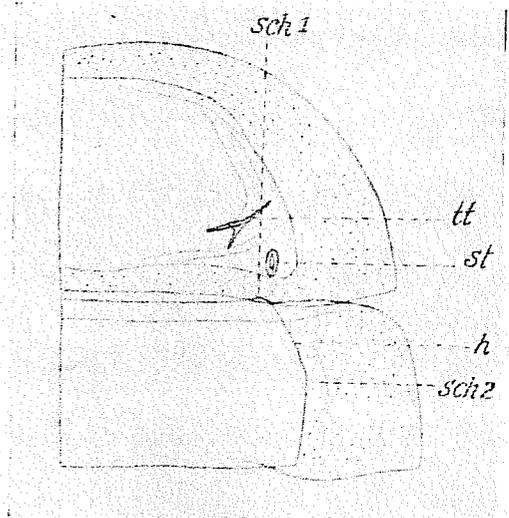


Fig. 9.

b) Von zwei Primärlarven, welche am 28. VI. mit Schnitt a behandelt wurden, trat am 5. VII. durch Häutung eine ins II. Larvenstadium und zeigte dabei ganz dasselbe Verhalten wie die soeben besprochene Larve. Auch mit dem am 12. VII. erfolgenden Übergang ins III. Stadium erfolgte keine eigentliche Regeneration. Am 20. VII. beobachtete ich die Pränymphe, welche dann nach zwei Tagen abstarb.

c) Von 4 Primärlarven, welche am 11. VII. mit Schnitt a amputiert wurden, gelangte eine am 16. VII. ins II. und am 20. VII. schon ins III. Stadium. Am 26. beobachtete ich sie noch als Wanderlarve und am 28. VII. als Pränymphe. Leider blieb die Verwandlung zur Nymphe abermals aus.

Unter etwa 3 Dutzend mit Schnitt a und b operierten Larven sind also im ganzen nur drei zur Wundheilung und von diesen nur eine zur Regeneration gebracht worden.

b) Können Stigmen regeneriert werden?

Die Amputationsversuche meiner Vorgänger haben sich, soweit sie mir bekannt geworden sind, niemals auf die Atemöffnungen der Käfer erstreckt, ein Umstand, welcher sich hauptsächlich dadurch erklären läßt, daß die meistens versteckte Lage derselben eine Operation sehr erschwert. Die *Silpha*-Larven sind aber auch in

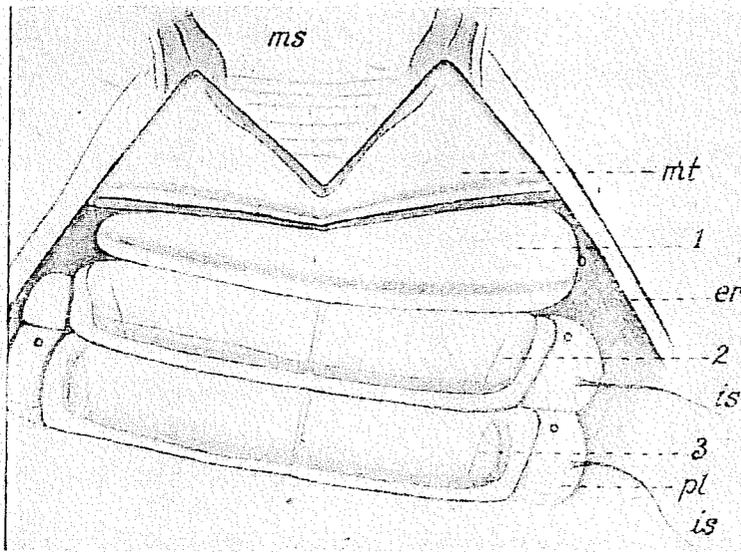


Fig. 10.

dieser Hinsicht besonders günstige Objekte, denn die Stigmen liegen am Grunde der Paratergite, da, wo diese flacheren Gebilde in die dickeren Abschnitte der Rumpfmittle übergehen (st Abb. 9 und 11). Man kann daher durch der Körperlängsachse parallele Schnitte mit feinem Skalpell an einem bestimmten Segment ein Stigma und das zugehörige Paratergit unschwer abtrennen, wenn man die Larve auf den Rücken legt und den Schnitt möglichst nahe innen, neben dem Stigma, vorbeiführt, den benachbarten Teil der Rumpfwand zugleich etwas niederdrückt, um eine Verletzung des Darmes zu verhindern. In Abb. 9 zeigt die Linie sch 1 an, wie ein solcher Schnitt in sagittaler Richtung z. B. am Prothorax von mir ausgeführt wurde. Diese Stigmenamputationen unternahm ich sowohl an I. als auch an III. Larven. Schon die stärkeren Blutungen der letzteren zeigten jedoch, daß die Primärlarven auch für diese Operationen die günstigeren sind.

Wenn auch, wie wir sehen werden, eine völlige Regeneration verlorener Stigmen in keinem Falle erfolgt ist, so sind diese Versuche doch schon deshalb bedeutungsvoll, weil sie uns eine Antwort geben auf die Frage, ob und in welcher Weise durch die Entfernung eines Stigmas ein Einfluß auf das Wachstum und die Symmetrie des Körpers ausgeübt wird, zumal mit der Amputation eines solchen die Funktion eines beträchtlichen Teiles des Tracheensystems teils vollständig zerstört, teils stark beeinträchtigt wird.

Am 2. VII. und 4. VII. wurde 5 frisch geschlüpften Larven auf der rechten Seite des Prothorax Paratergit und Stigma durch den Schnitt schl Abb. 9 entfernt. Bis zum 15. VII. waren sie ins II. und bis zum 20. VII. die meisten auch ins III. Stadium getreten. Es erfolgten stets nur Wundverwachsungen, aber

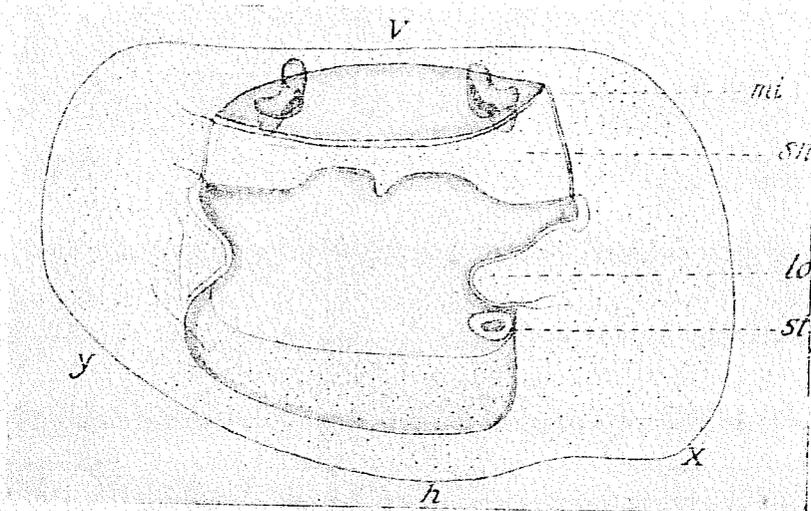


Fig. 11.

keine Regenerationen. Nur eine Larve brachte es am 24. VII. zur Pränymphe und am 26. VII. zur Nymphe. Bei ihr zeigte sich das rechte Prothoraxparatergit zwar regeneriert, aber doch gleichzeitig dadurch ausgezeichnet, daß

1. der Hinterlappen fehlte (entsprechend Abb. 11, y),
2. die Beborstung nicht ausgebildet war und
3. auch der äußere der beiden rechten Isolatoren fehlte.

Diesem Zustande ganz entsprechend verhält sich der Prothorax (Abb. 11) der am 5. VIII. geschlüpften Imago; obwohl an ihr die Beborstung ziemlich regelrecht ausgeprägt worden ist, zeigt sich doch das Pronotum stark asymmetrisch verbildet. Das rechte Paratergit ist in seiner Vorderhälfte wenig verändert, desto mehr aber in der Hinterhälfte, indem diese nicht nur die Breite der

normalen nicht erreicht, sondern auch der Hinterlappen vollständig fehlt. Ferner ist der rechte Teil des Sternits verkleinert, der rechte Pleurallappen, welcher die Hüfte schützt, und die Hinterrandduplikatur krümmt sich rechts schneller nach vorn als links. Das große prothorakale Stigma ist links hinter dem Pleurallappen normal entwickelt (st), rechts aber ist an seiner Stelle nur eine Lücke in den feinen Wärzchen der Zwischenhaut zu bemerken, vom Stigma dagegen keine Spur zu finden.

Durch das Fehlen des rechten Pronotumhinterlappens ist auch die im übrigen normale rechte Elytre insofern beeinflusst worden, als sie mangels der normalen Basalstütze schräg nach außen absteht.

Am 10. VII. amputierte ich 3 frisch geschlüpften Larven links das Paratergit des 1. und 2. Abdominalsegmentes, einschließlich des Stigma. Die Verwandlungen zur II. und III. Larve brachten wieder nur Wundverwachsung, aber keine Regeneration. Nur eine Larve wurde am 2. VIII. Pränymphe und am 4. VIII. Nymphe (Abb. 10). Weil das 1. Abdominaltergit an der linken Seite kürzer geblieben ist als an der rechten, sitzt das ganze Abdomen etwas schief am Thorax. Die Pleure des 2. Abdominalsegmentes ist zwar regeneriert, aber doch entschieden kleiner geblieben als die rechte.

Das 1. und 2. linke Stigma des Abdomens sind ausgeblieben. Es ist ferner bemerkenswert, daß der Isolator links weder am 2. noch 3. Abdominalsegment ausgebildet worden ist.

Die am 16. VIII. erscheinende Imago bestätigte nur den vorgenannten Nymphalzustand, insbesondere auch das völlige Fehlen der amputierten Stigmen, doch hatte sich die Haltung des Abdomens durch den Einfluß der normal entwickelten Elytren wieder gebessert, d. h. das Abdomen war wieder in die Richtung der Körperlängsachse zurechtgeschoben.

Zum Vergleich mit den vorigen Amputationen an den Primärlarven wurden am Prothorax durch den Schnitt sch I (Abb. 9) am 19. VIII. zwei III. Larven rechts Paratergit nebst Stigma entfernt, aber nach 2 und 4 Tagen gingen beide zugrunde. Besseren Erfolg hatten zwei Versuche mit abdominalen Stigmen.

Am 19. VIII. wurde einer III. Larve links das 2. und 3. abdominale Paratergit nebst Stigmen bei ziemlich starker Blutung genommen. Schon am 23. VIII. wühlte sich die Larve ein und war am 25. VIII. im Pränympalzustand. An der am 28. VIII. erscheinenden Nymphe fehlten links am 2. und 3. Abdominalsegment sowohl die Isolatoren als auch die Stigmen. Auch die am 8. IX.

sich entwickelnde Imago besaß keine Spur von diesen Stigmen, obwohl das Abdomen sonst an der linken Seite nichts Ungewöhnliches erkennen ließ.

Am 20. VIII. wurde einer III. Larve links das 4. abdominale Paratergit nebst Stigma amputiert. Sie befand sich am 26. VIII. im Pränympchalzustand und wurde am 28. VIII. Nymphe. Die linke Pleure des 4. Abdominalsegmentes ragt mit der seitlichen Rundung etwas weniger vor als normal ist, auch fehlt der Isolator und das Stigma. An der am 8. IX. erscheinenden Imago aber ergab die genaue mikroskopische Prüfung, im Gegensatz zu den übrigen Fällen, daß eine Stigmagrube von normaler Größe links am 4. Abdominalsegment regeneriert worden war, jedoch kein Verschlößbügel und überhaupt keine Verbindung mit Tracheen zustande gekommen war. Diese Stigmagrube besitzt die zahlreichen, charakteristischen Felderchen mit winzigen Knötchen und z. T. auch äußerst feinen Härchen, aber obwohl die rundliche Form gegeben ist, zeigt sich das Peritrema doch nur einseitig als unvollständiger Halbkreis ausgebildet. Ein Stigmaspalt fehlt natürlich ebenfalls, aber eine grubige Einsenkung zeigt die Stelle an, wo er liegen müßte.

Erst weitere Versuche, für welche mir heuer die Gelegenheit fehlt, können über die Möglichkeit der Stigmenregeneration genauere Aufklärung bringen. Ich möchte jedoch die Vermutung aussprechen, daß eine Stigmenregeneration überhaupt nur dann möglich ist (wenigstens bei Formen, welche sich so schnell entwickeln wie *Silpha* und *Phosphuga*), wenn der Schnitt nicht das Stigma und seine Umgebung völlig entfernt, sondern durch das Stigma selbst hindurchgeht, so daß noch ein Teil desselben stehen bleibt.

c) Regeneration der Paratergite. (Elytren.)

Daß Paratergite regeneriert werden können, diese Regeneration aber ebenfalls erst mit dem Nympphenstadium zur Erscheinung gelangt, habe ich im vorigen Abschnitt schon mitgeteilt. Nachdem dort aber stets gleichzeitig auch ein oder zwei Stigmen derselben Körperseite entfernt wurden, wollen wir jetzt die Regeneration von Paratergiten ohne gleichzeitige Stigmenverletzung erörtern. Da die Regenerationen erst an den Nympphen zu erkennen sind, die Nympphen und Imagines aber nur am Prothorax große Paratergite im eigentlichen Sinne besitzen, so ist auch die Regeneration dieser zum Vergleich mit den Ergebnissen des vorigen Kapitels besonders bedeutsam. Leider sind die am Prothorax der Paratergite beraubten

Larven nicht zur Entwicklung gelangt, eine Lücke, welche jedoch erst in einem späteren Jahre eventuell ausgefüllt werden kann.

Die zur Entwicklung gebrachten Larven zeigten, in völliger Übereinstimmung mit den im vorigen Abschnitt besprochenen, nach der Amputation im I. Stadium im II. und III. Larvenstadium wieder stets nur Wundverwachsungen, aber keine Regenerationen. Hierbei ergaben sich, übrigens in interessanter Ähnlichkeit mit entsprechenden Versuchen, welche ich bei Landisopoden unternahm, zweierlei Fälle von bemerkenswerter Verschiedenheit:

α) Wenn ich durch einen sagittalen oder schrägen Schnitt einen kleineren oder größeren Teil eines Paratergits bei der I. Larve entfernte, erfolgte bei der II. und III. Larve eine einfache Wundverwachsung ohne Besonderheit, so also z. B. bei einem Schnitt, welcher sch 1 der Abb. 9 parallel, aber außerhalb des Stigmas geführt wurde.

β) Im Gegensatz zu diesen Abschnitten der Paratergite stehen Einschnitte in dieselben, z. B. gemäß der Linie sch 2 der Abb. 9. Obwohl hier kein eigentlicher Organverlust eintritt, indem kein Stück des betr. Paratergites wegfällt, ist doch die Wirkung insofern eine größere, als durch den Einschnitt nicht eine, sondern zwei Wundflächen entstehen. Man könnte vielleicht von vornherein vermuten, daß ein Einschnitt durch die nächste Häutung einfach durch Zuwachsung desselben wieder zum Verschwinden gebracht werden würde. Dies habe ich jedoch niemals beobachtet. Es erfolgt im Gegenteil mit der nächsten Häutung insofern eine Vergrößerung der Verletzung, als an Stelle des schmalen Einschnittes eine breite, nach innen dreieckig auslaufende Bucht entsteht.

Diese rezessive Verheilung von Einschnitten an flügelartigen Paratergiten tritt ganz gesetzmäßig auf und wurde von mir ebenfalls in einer ganzen Reihe von Fällen in entsprechender Weise bei Isopoden beobachtet.

Die Erklärung für diese anfänglich überraschende Erscheinung ergibt sich aus folgenden Umständen:

Durch den Einschnitt wird eine kleine Klaffung des chitinigen (oder bei den Isopoden chitinig-kalkigen) Hautskelettes hervorgerufen und dadurch der in der Hypodermis entstandene Spalt noch vergrößert. Das Hautskelett schützt aber die Hypodermis vor Austrocknung. Fällt nun zu beiden Seiten des Einschnittes dieser Schutz fort, wenigstens anfänglich, solange noch kein Wundpfropf gebildet worden ist, so stirbt die Hypodermis auch noch in

der Nachbarschaft des Einschnittes ab und zwar in einer von innen nach außen zunehmenden Breite, weil einerseits der Zustrom von Leibesflüssigkeit nach außen hin abnimmt und andererseits auch die Paratergite nach außen hin immer schmaler werden, gemäß ihrer im Querschnitt keilförmigen Gestalt.

Diese Umstände erklären es also, weshalb auf einen Einschnitt im Sinne von sch 2 der Abb. 9 bei der I. Larve eine dreieckige Ausbuchtung des Paratergits bei der II. und III. Larve folgt, wie sie z. B. in Abb. 8 dargestellt worden ist.

Interessant erscheint im Vergleich mit der rezessiven Verheilung der Einschnitte bei den älteren Larven, daß eine I. Larve, welche von vornherein mit einem dreieckigen Ausschnitt, ähnlich dem der Abb. 8, behandelt wurde, nach dem Übergang ins II. Stadium fast genau dasselbe Bild der Verheilung zeigt, wie diejenigen II. Larven, welche auf I. Larven mit einfachem Querschnitt folgen.

Ich gebe nunmehr die einzelnen Beispiele an von Larven, welche an einem oder mehreren Paratergiten amputiert wurden:

Einer am 17. VI. geschlüpften Larve wurde links das I. bis III. Paratergit des Thorax, sowie das 1. und 2. Paratergit des Abdomens entfernt. Sie ging am 23. VI. ins II. und am 30. VI. ins III. Larvenstadium über, ohne daß eine Regeneration erfolgte. Im Pränympfenzustand gestorben. Ähnlich verhielt sich eine Larve, welcher rechts das II. und III. Thoraxparatergit genommen wurde. 17. VI. wurde einer frisch geschlüpften Larve rechts das II. und III. Thoraxparatergit quer gespalten (gemäß Schnitt sch 2 der Abb. 9). Sowohl die am 29. VI. erscheinende II. als auch die am 30. VI. erscheinende III. Larve besaßen einen dreieckigen Ausschnitt ähnlich Abb. 8 sch 2. Pränymphe tot.

Einer am 17. VI. geschlüpften Larve g wurde rechts das II. Thoraxparatergit halb amputiert, schräg von vorn innen, nach hinten außen, so daß die Hinterecke noch knapp stehen blieb. An der am 25. VI. erscheinenden II. Larve zeigte sich keine Regeneration, nur die Hinterecke etwas nach vorn umgebogen. Der am 4. VII. erschienenen III. Larve wurde am 9. VII. links das II. Thoraxparatergit halb amputiert. Trotzdem zeigte sich am 16. und 17. die Pränymphe lebhaft und am 18. VII. die Nymphe: Die rechte Elytre ist vollkommen normal regeneriert, die linke dagegen nur als ein kleiner halbkreisförmiger Lappen angelegt, welcher nach hinten nicht über den Hinterrand des Metanotum reicht. Infolge dieser Kürze der linke Elytre ist auch der Druck der Gliedmaßen gegeneinander verändert und dadurch bewirkt worden, daß die Antennen,

welche normal zwischen Pronotum sowie I. und II. Beinen eingeklemmt liegen (Abb. 5 und 6), sich frei außerhalb der Beine befinden. Auch an der am 25. VII. erschienenen Imago ist die linke Elytre nur ein kleiner Lappen geblieben, die rechte zeigt sich dagegen ganz normal.

Anders verhielt sich eine am 18. VI. geschlüpfte Larve (h) welcher rechts wieder das II. Thoraxparatergit halb amputiert wurde, und zwar schräg von vorn außen nach hinten innen, so daß die Vorderecke noch eben stehen blieb. An den am 24. VI. und 2. VII. ohne Regeneration erscheinenden Larven II und III zeigte sich nichts Besonderes. Am 2. VII. wurde links das II. Thoraxparatergit hinter dem vordersten Drittel quer eingeschnitten. Am 16. und 17. beobachtete ich den Pränymphalzustand, am 18. VII. erschien die Nymphe, deren Elytren zwar beide ein wenig kürzer waren als bei der typischen Nymphe, sonst aber trotz sehr verschiedener Beeinflussung sich als vollkommen regeneriert und gleich gebildet erwiesen. — (Imago nicht entwickelt.)

An einer am 18. VI. geschlüpfen Larve (i) wurde links im II. Thoraxparatergit ein tiefer, dreieckiger Ausschnitt geführt, ähnlich Abb. 8, aber noch etwas tiefer, also bis an die Paratergitbasis. 24. VI. die II. und 1. VII. die III. Larve ohne Regeneration erschienen. Bei der am 16. VII. entwickelten Nymphe sind vollkommen gleiche Elytren angelegt, also erfolgte völlige Regeneration ohne Spur eines Schnittes, demgemäß besaß auch die am 23. VII. erschienene Imago durchaus normale Elytren.

Am 22. VI. wurde einer Primärlarve (o) — ganz wie bei der im vorigen mit h bezeichneten Larve — rechts die Hälfte des II. Thoraxparatergit amputiert. Bei dem Übergang ins II. Stadium am 2. VII. und ins III. Stadium am 9. VII. keine Regeneration, dagegen zeigten sich an der am 20. VII. entwickelten Nymphe die beiden Elytren ganz gleich gebildet, so daß also völlige Regeneration erfolgt ist, was die am 28. VII. erschienene Imago lediglich bestätigte.

Einer frisch geschlüpfen Larve wurde am 26. VI. rechts das II. Thoraxparatergit quer eingeschnitten. Bei der II. Larve zeigte sich am 5. VII. wieder der recessive dreieckige Ausschnitt, desgleichen bei der am 12. VII. entwickelten III. Larve, doch war bei ihr der dreieckige Ausschnitt etwas weniger tief, also ein wenig wieder ausgewachsen, während der Vorder- und Hinterlappen des Paratergits stärker auseinanderwichen. An der am 22. VII. erschienenen Nymphe und der am 31. VII. entwickelten

Imago waren beide Elytren vollkommen gleich gebildet, so daß also eine völlige Regeneration erfolgte. (Bei der Imago war nur die rechte Elytre kaum merklich kürzer.)

Drei weitere am Mesothorax amputierte Larven, welche im II. und III. Stadium sich den übrigen Fällen gemäß verhielten, gingen im Pränymphalzustand zugrunde. Eine derselben, welcher an beiden II. Thoraxparatergiten ein querer Einschnitt beigebracht wurde, erhielt natürlich auch im II. Larvenstadium beiderseits die rezessive dreieckige Ausbuchtung.

Zum Vergleich mit den bisherigen Fällen, in welchen schon dem I. Larvenstadium eine Verletzung beigebracht wurde, nenne ich jetzt noch einige weitere, bei welchen erst die III. Larve amputiert wurde.

Am 9. VIII. wurden links am II. Thoraxparatergit der III. Larve (aa) etwa zwei Drittel desselben entfernt, aber an der am 21. VIII. erschienenen Nymphe zeigten sich bereits beide Elytren gleich und normal, also erfolgte nach 12 Tagen völlige Regeneration. Auch bei der am 29. VIII. entwickelten Imago waren beide Elytren durchaus normal gebaut.

Am 9. VIII. wurde einer andern III. Larve (cc) das rechte II. Thoraxparatergit entfernt, worauf Nymphe und Imago genau dieselbe Entwicklung zeigten wie bei der vorigen, die rechte Elytre eine Kleinigkeit kürzer blieb, aber sonst ganz normal.

Erheblich abweichend verhielt sich dagegen eine weitere III. Larve, welcher am 14. VIII. links das II. Thoraxparatergit genommen wurde (dd). Nachdem ich sie am 19. als Pränymphe beobachtet, erschien am 21. VIII. die Nymphe, deren linke Elytre etwa zwei Drittel der normalen Größe erreicht hat, aber eine etwas unregelmäßig gerunzelte Oberfläche besitzt. Auch die linke Elytre der am 29. VIII. entwickelten Imago besitzt etwa zwei Drittel von der Größe der normalen rechten.

Die Elytren von *Silpha obscura* werden (in einer *Phosphuga* ähnlichen Weise) von drei Haupttracheen durchzogen, nämlich einer besonders dicken epipleuralen und zwei andern von wenig schwächerem Kaliber, welche der inneren und mittleren Rippe entlang ziehen. Die äußere Rippe wird von sehr viel kleineren Nebentracheen begleitet, nämlich vorn einer, welche von der Epipleuraltrachee abzweigt und vor der Mitte von einer zweiten, welche schräg von der Trachee der Mittelrippe abgeht.

Die Regeneratelytre nimmt eine Größe ein, welche ungefähr die Mitte hält zwischen den beiden in Abb. 7 dargestellten Elytren.

An ihr sind die Tracheen der inneren und mittleren Rippe wenig schwächer als an der normalen, mehr abgeschwächt ist dagegen die Epipleuraltrachee, welche ich nur an der Wurzel deutlich verfolgen konnte.

Während an der normalen rechten Elytre die innere und mittlere Rippe fast bis zur Spitze reichen, die äußere aber erst ein Viertel der Deckenlänge vor deren Spitze erlischt, reicht an der linken Regenerat-Elytre die innere Rippe etwa durch zwei Drittel, die mittlere durch drei Viertel der Elytrenlänge, während die äußere Rippe vollkommen fehlt, eine sehr beachtenswerte Übereinstimmung mit dem durch Abb. 7 erläuterten und oben genauer erörterten Fall bei *Phosphuga atrata*.

Während es aber dort aus den besprochenen Gründen zu einer Verkrümmung der Regeneratelytre gekommen ist, scheint dieselbe im vorliegenden Falle, von der Größe und dem abweichenden Verhalten der beschriebenen Rippen abgesehen, sich normal zu verhalten. Wenn nun auch jene eigentümliche Verkrümmung nicht vorliegt, so zeigen sich doch noch einige andere Besonderheiten:

Die Epipleura reicht nämlich an der normalen Elytre bis zu der starken Umbiegung am Hinterende, welche dieses etwas abgestutzt erscheinen läßt, während der Nahtrand bis zur Spitze beinahe gerade verläuft. Die Regeneratelytre dagegen läuft hinten als ein abgerundet-dreieckiger Lappen aus, d. h. die Abstützung fehlt, die Epipleura ist etwas kürzer als sie der Elytrenlänge proportional sein müßte, und der Nahtrand biegt im hintersten Viertel unter stumpfem Winkel schräg nach hinten und außen ab. Übrigens sind auch die die Epipleura begleitenden Säulen entschieden schwächer als an der normalen Elytre, was besonders in der Vorderhälfte sich auffallend bemerklich macht.

Ein Nahtschluß der beiden Elytren ist möglich, denn von der Abbiegung des Nahtrandes im hintersten Viertel des Regenerates abgesehen, verläuft er fast gerade.

Wenn sich auch schon aus dem Fall der Larve k ergeben hat, daß Paratergitverletzungen, welche der III. Larve beigebracht werden, ebensogut regenerieren können, wie die an der I. Larve vollzogenen, so wird das doch noch entschiedener bestärkt durch die vorigen Fälle aa und cc, in welchen das ganz oder größtenteils amputierte Mesothoraxparatergit der III. Larve sich in den Elytren als völlig regeneriert herausstellte und somit in nichts den Regenerationen der schon an den I. Larven vorgenommenen Verletzungen nachstand. Wir erfahren also auch

hieraus wieder die große pränympmale Regenerationskraft im Gegensatz zu der geringfügigen larvalen.

Wir müssen hier noch einmal auf den Fall g zurückkommen, weil sich das Elytrenregenerat, nämlich ein kleiner Lappen, durch seine Schwäche auffallend von allen übrigen ähnlichen Fällen unterscheidet, namentlich auch von den sonst besonders ähnlich behandelten Larven i und k. In diesen drei Fällen, nämlich g, i und k, fand eine zweimalige Amputation statt, zuerst bei der I. und dann bei der III. Larve, und zwar wurde bei g und k in beiden Fällen ein Mesothoraxparatergit entfernt, bei i dagegen im III. Larvenstadium ein Bein amputiert, wovon noch weiterhin die Rede sein wird. Man sollte nun meinen, daß, wenn bei i und k völlige Regeneration auch der Verletzung im III. Stadium erfolgte, bei g dagegen nur ein sehr schwaches, kümmerliches Lappenregenerat gebildet wurde, im letzteren Falle die Amputation viel später erfolgt sei. Tatsächlich ist eher das Gegenteil der Fall, denn es verflossen von der Amputation bis zum Erscheinen der Imago bei g 16 Tage, bei i 14 Tage und bei k 15 Tage. Die Ursache der ungewöhnlich schwachen Regeneration von g kann ich daher nur darin erblicken, daß hier das Paratergit breiter als sonst amputiert wurde und daher auch eine ungewöhnlich starke Blutung erfolgte.

Die vollständigen Elytrenregenerationen in den Fällen i und k nach den Amputationen im III. Larvenstadium führen mich zurück zur Beurteilung des durch Abb. 11 erläuterten Falles.

Sehen wir nämlich, daß einerseits schon auf Amputation der Paratergite bei der III. Larve eine völlige Regeneration folgen kann, andererseits dagegen, trotz der schon bei der I. Larve vorgenommenen Amputation, nicht nur eine unvollständige Regeneration, sondern auch eine starke Asymmetrie erfolgt, weil gleichzeitig einseitig ein Stigma entfernt wurde, so kann die schon oben aufgeworfene Frage nach dem Einfluß des letzteren Defektes nur dahin beantwortet werden, daß wirklich in Fällen wie dem durch Abb. 11 erläuterten unvollständige Regeneration und starke Asymmetrie die Folge des einseitigen Stigmamangels sind, indem die durch die Stigmawegnahme gestörte Tätigkeit eines Teiles des Tracheensystems eine Hemmung in der Entwicklung des betreffenden Körperbezirkes herbeigeführt hat.

d) Antennenregeneration.

17. VII. wurde 4 Larven I die rechte Antenne und ein mehr oder weniger großes Stück der benachbarten Kopfwand amputiert.

22. VII. gingen zwei ins II. Stadium über, am 25. VII. noch eine 3. Larve. Nur eine Larve gelangte 28. VII. ins III. Stadium und wurde erst am 14. VIII. als Pränymphe beobachtet. Keine Larve entwickelte sich zur Nymphe und in keinem Falle wurde Regeneration der Antenne beobachtet, es erfolgte nur eine Verwachsung der angeschnittenen rechten Kopfseite.

20. VIII. wurde einer III. Larve die rechte Antenne bis auf die Hälfte des Grundgliedes amputiert. 26. VIII. beobachtete ich die Pränymphe und am 28. VIII. erschien die Nymphe. Ihre regenerierte rechte Antenne ragte unter dem Pronotumhinterlappen nicht ganz so weit heraus wie die linke. An der am 8. IX.

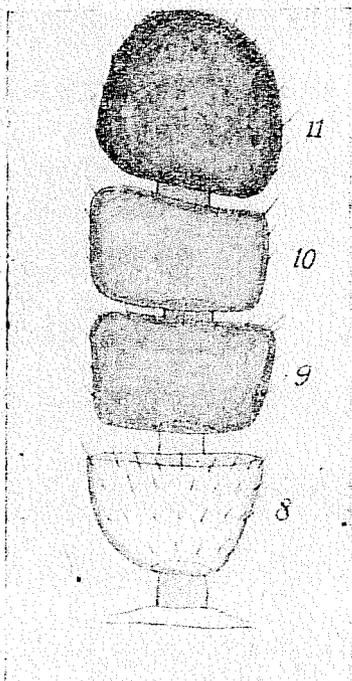


Fig. 12a.

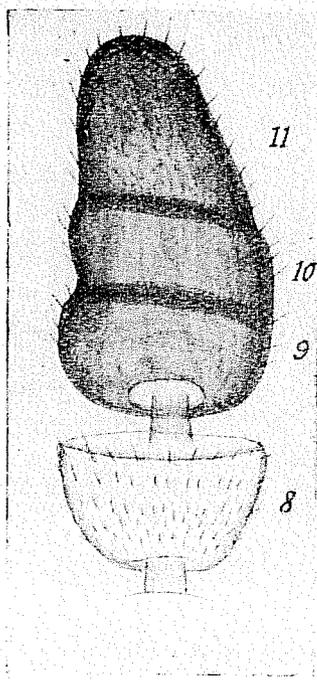


Fig. 12b.

entwickelten Imago zeigte sich die rechte Antenne nur wenig kürzer als die linke, überhaupt ist das Regenerat normal bis auf die drei Keulenglieder, welche nicht voneinander durch Zwischenstiele getrennt sind. Diese eine überaus tiefe und scharfe Gliederung verursachenden Zwischenstiele (Abb. 12a) der normalen Antenne verlaufen in der Richtung der Antennenachse und sind in kleine häutige Grübchen zentral am Grund und Ende der Glieder eingesenkt. Während sie sich an der normalen Antenne zwischen sämtlichen Gliedern vorfinden, sind sie am Regenerat zwischen den drei Keulengliedern erloschen. Diese letzteren (Abb. 12b) sind überhaupt miteinander verwachsen, so daß auch keine Zwischenhäute

mehr zu erkennen sind. Die Verwachsung des Grund- und Mittigliedes ist vollständiger als die des Mittel- und Endgliedes. Trotzdem sind die ursprünglichen Glieder noch unverkennbar durch bogige Einschnürungen angedeutet.

20. VIII. wurde einer andern III. Larve die linke Antenne bis auf ein Drittel des Grundgliedes amputiert. Ganz entsprechend dem vorigen Individuum erschien am 28. VIII. die Nymphe mit regenerierter Antenne und am 8. IX. wieder die Imago. Auch bei ihr ist die Regeneratantenne nur unbedeutend kürzer als die normale, überhaupt normal gebaut bis auf die Keule. An dieser sind jedoch nicht alle drei Glieder verwachsen, sondern nur die zwei letzten. Das Grundglied der Keule nebst dem auf es folgenden Zwischenstiel ist normal gebildet.

In beiden Fällen erfolgte also bei der Nymphe die Regeneration der Antenne schon acht Tage nach der Amputation.

e) Beinregeneration.

a) Amputationen der I. Larven.

17. VII. wurde an sechs frisch geschlüpften Larven das 3. linke Bein einschließlich eines mehr oder weniger großen Stückes der Hüfte amputiert, gleichzeitig auch das linke Metathoraxparatergit. Am 21. und 22. traten drei Larven ins II. und am 26. VII. zwei Larven ins III. Stadium, während die übrigen zugrunde gingen. An den II. und III. Larven zeigte sich wiederum keine Regeneration, bei der einen fehlte die Hüfte ganz, bei der andern zeigte sich nur ein Stummel derselben, natürlich sind die Wunden an sich verwachsen. Vom 4.—7. VIII. beobachtete ich bei den Tieren den Pränymphalzustand, 8. VIII. verwandelten sich beide zur Nymphe.

Bei der einen derselben, x, erscheinen die 3. Beine von oben gesehen ganz gleich, von unten her betrachtet zeigt sich, daß das 3. linke Bein am Tibia und Tarsus nur drei Viertel der normalen Größe erreicht hat, auch ist der Tarsus leicht verbogen. An der am 19. VIII. erscheinenden Imago sind beide Elytren ganz normal, das 3. linke Bein ebenfalls, nur ist es um etwa ein Achtel kleiner als das rechte. Bei der andern Nymphe, y, ist das 3. linke Bein in etwa drei Fünftel Größe regeneriert, es zeigt sich schon von oben her ein Unterschied, indem das Knie des linken Beines nur halb so weit vorragt wie das des rechten, im übrigen ist der Tarsus etwas verbogen. Wieder zeigen sich beide Elytren an der am 18. VIII. erschienenen Imago vollkommen normal, auch das 3. linke Bein in allen Teilen regelrecht ausgebildet, aber nur von etwa drei

Fünftel der normalen Größe. Die genauere Untersuchung ergab folgendes:

Normales Bein: Femur $3\frac{1}{2}$ mm; Tibia $3\frac{1}{3}$ mm; Tarsus 3 mm ($9\frac{5}{6}$ mm).

Regenerat: Femur 3 mm; Tibia $2\frac{2}{3}$ mm; Tarsus $1\frac{1}{2}$ mm ($7\frac{1}{6}$ mm).

Am Tarsus ist das Krallenpaar verhältnißlich am stärksten ausgebildet, denn es erreicht am normalen Bein nur die halbe Länge des 5. Tarsalgliedes, während es am Regenerat dessen Länge ungefähr gleichkommt.

Ähnlich steht es auch mit dem großen Tibialendsporn, denn er erreicht am normalen Bein nur drei Fünftel der Länge des 1. Tarsusgliedes, während er am Regenerat dessen Länge fast gleichkommt.

Hüfte und Trochanter des Regenerats bleiben nur wenig hinter dem Normalzustand zurück, und doch ist ein Einfluß sogar am inneren coxalen Basalgelenk zu erkennen, indem dieses am Regenerat eine Kleinigkeit weiter zurückliegt.

β) Amputationen der III. Larven.

9. VII. wurde links das 2. Beintelopodit amputiert, worauf die Larve (i) die ausfließende Flüssigkeit mit den Mundteilen aufzog. An der am 16. VII. erscheinenden Nymphe zeigte sich das verlorene Bein nicht nur vollkommen regeneriert, sondern es blieb auch nur um etwa die Länge eines Tarsusgliedes kürzer. Am Beinregenerat der am 23. VII. entwickelten Imago ist überhaupt nichts abweichendes festzustellen. — Mit der Nymphe ist also eine Regeneration schon nach 7 Tagen eingetreten.

18. VII. wurde einer Pränymphe (o) links das Telopodit des 3. Beines amputiert, also das ganze Femur eingeschlossen. Der Erfolg war ein a priori von mir nicht für möglich gehaltener!

Als nämlich am 20. VII. — mithin nur zwei Tage später! — die Nymphe erschien, zeigte sich bereits eine teilweise Regeneration, und zwar war nur das Femur neugebildet, dessen Ende gerade noch etwas über die Elytre vorragt. Wenn es somit auch ein gut Stück kürzer geblieben ist als das Femur des normalen Beines (eine genaue Messung war natürlich ohne neue Beschädigung der Nymphe nicht möglich), so ist doch dieses Regenerat in derartig kurzer Zeit das überraschendste, was man nach dieser Richtung überhaupt beobachten kann. Statt der Tibia und des Tarsus war nur ein winziges Zäpfchen zu erkennen. Um jede

Täuschung hinsichtlich dieses merkwürdigen Regenerates auszuschließen, habe ich übrigens die Elytrenanlage umgebogen, wobei die Nymphe eine außerordentliche Lebhaftigkeit zeigte und zeitweise einen wahren Tanz aufführte.

Als am 28. VII. die Imago erschien, zeigte sich genau dasselbe Bild wie bei der Nymphe, d. h. also, es war ein Femur von $2\frac{1}{2}$ mm Länge entwickelt, während das normale Femur $3\frac{1}{3}$ mm erreicht. Auf das Femurregenerat folgte kein weiteres Glied, sondern es war am Ende nur in einen kleinen dreieckigen Lappen ausgezogen. Das normale Femur ist unten gleichmäßig beborstet, oben nur vor dem Knie zerstreut beborstet. Am Regeneratfemur zeigte sich unten nur die Grundhälfte zerstreut beborstet, die Endhälfte vorwiegend nackt, während oben die Beborstung fast vollständig fehlt. Im Regeneratfemur sind ferner Flexor und Extensor (obwohl funktionslos) kräftig entwickelt, wenn auch erheblich schwächer als im normalen Femur. In der Grundhälfte des Regenerat erstreckt sich ferner oben ein ziemlich kräftiger Längsmuskel, welcher wahrscheinlich einen funktionslosen und sehnenlosen Krallenmuskel vorstellt. Das Femurregenerat enthält ferner nur eine große Längstrachee, während deren drei im normalen Femur entlang ziehen.

9. VIII. entfernte ich einer III. Larve (bb) das Telopodit des rechten 2. Beines, und beobachtete am 17. VIII. den Pränymphalzustand. An der am 21. VIII. erschienenen Nymphe zeigte sich das verlorene Bein regeneriert, nur der Tarsus ein wenig kürzer als am normalen Gegenstück. Die am 29. VIII. erschienene Imago besitzt scheinbar ganz gleiche 2. Beine, erst die genauere Untersuchung zeigt, daß der Tarsus des rechten Beines eine Kleinigkeit zu kurz geraten ist, was insbesondere dadurch erkennbar wird, daß das 5. Tarsalglied und die Krallen nur ungefähr drei Viertel der Norm erreicht haben und ersteres ein wenig verbogen ist.

Mit Einschluß von etwa ein Drittel der Coxa wurde 14. VIII. der III. Larve (ee) rechts das 3. Bein amputiert, 19. VIII. sah ich die Pränymphe, 21. VIII. entwickelte sich die Nymphe, deren Regenerat stark verkümmert erscheint, indem über das undeutliche Bein nur ein kleines, hakig verkrümmtes Gebilde herausragt. An der am 29. VIII. erschienenen Imago zeigen sich Coxa, Trochanter und Femur regeneriert, auch sind die beiden ersteren gegen die normale Extremität nur wenig kleiner geblieben. Das Femur hat $2\frac{1}{2}$ mm Länge erreicht (das normale $3\frac{1}{2}$ mm), ist zugleich schmaler geblieben und unten eingedrückt, sonst aber mit

Einschluß der Muskulatur normal. Auf das Femur folgt eine Vförmig umgeknickte, sehr kleine und muskellose Tibia als ein stark verkümmert gebliebenes Glied, an dessen Ende ein rudimentärer Tarsus abgerissen zu sein scheint.

Die Regeneration dieser Larve ee hat also eine gewisse Ähnlichkeit mit der vorbesprochenen o, namentlich wenn man berücksichtigt, daß von der Amputation bis zum Erscheinen der Nymphe

bei o nur zwei Tage vergangen sind,

bei ee dagegen sieben Tage.

Es entspricht das bei ee weiter fortgeschrittene Regenerat also durchaus dem früheren Zeitpunkt der Amputation.

23. VIII. wurde einer III. Larve links das 3. Bein, einschließlich des Endviertels der Coxa amputiert (starke Blutung). 28. VIII. wurde die Pränymphe beobachtet, 31. VIII. entwickelte sich die Nymphe, deren 3. linkes Bein vollkommen regeneriert war, also nach 8 Tagen. Der Tarsus besitzt die normale Gliederzahl, im übrigen ist das Regenerat ein wenig kürzer geblieben und das von oben her sichtbare Knie zeigt nur etwa drei Viertel der normalen Stärke.

An der am 11. IX. erschienenen Imago zeigte sich die Regeneration bestätigt, es ließ sich nur der folgende Unterschied feststellen:

Normales 3. Bein: Tibia 3 mm; Tarsus $2\frac{3}{5}$ mm lang.

Regenerat: Tibia $2\frac{3}{4}$ mm; Tarsus 2 mm lang.

20. Zusammenfassende Beurteilung der Regenerationsversuche.

Die an *Silpha obscura* und *Phosphuga atrata* ausgeführten Amputationen haben, soweit bei beiden Versuche hinsichtlich derselben Körperteile unternommen worden sind, zu vollständig übereinstimmenden Regenerationen geführt, so daß ich sie hier in der zusammenfassenden Darstellung gemeinsam beurteilen kann. Als wichtigste Ergebnisse meiner Experimente mögen folgende hervorgehoben werden:

1. Innerhalb der drei Larvenstufen, namentlich also nach dem Übergang vom I. zum II. und vom II. zum III. Larvenstadium, erfolgt eine Wundverheilung, aber niemals eine eigentliche Regeneration.

2. Auch auf Amputationen, welche an den Nymphen vorgenommen werden, erfolgt bei der Entwicklung der Imagines nur eine Wundverheilung, niemals eine Regeneration.

3. Alle ausgesprochenen Regenerationen sind gebunden an den Übergang vom III. Larvenstadium zur Nymphe.

4. Da die III. Larve sich anfänglich nicht wesentlich von der I. und II. Larve unterscheidet, ein tiefgreifender innerer Umbau der III. Larve vielmehr erst mit ihrem Übergang in den Pränymphalzustand eintritt, so folgt, daß die regenerative Kraft in der Pränymphe konzentriert ist.

5. Aus dem Vergleich der Silphinenversuche mit den Versuchen, welche an Vertretern anderer Käferfamilien unternommen worden sind, ergibt sich, daß die pränympmale Konzentrierung der regenerativen Kraft eine allgemeine Erscheinung bei den Käfern ist.

6. Die pränympmale Konzentrierung der regenerativen Kraft ist aber um so stärker ausgeprägt, je schneller die Entwicklung der einzelnen Arten verläuft, sie ist also besonders auffällig bei *Silpha* und *Phosphuga*, welche eben durch eine besonders schnelle Entwicklung ausgezeichnet sind. Umgekehrt verteilt sich die regenerative Kraft um so mehr auf die Larvenstufen, je länger deren Entwicklung dauert.

7. Starke Asymmetrie infolge unvollständiger Regeneration, erstere erzeugt durch einseitige Stigmaamputation, beweist, daß eine lokale Entwicklungshemmung eintritt, weil mit dem Stigmawegfall ein Teil des anschließenden Tracheensystems in seiner Tätigkeit gestört ist.

8. In Übereinstimmung mit den Sätzen Nr. 1, 3 und 4 haben meine Versuche ergeben, daß völlige Regenerationen verschiedener Körperteile sich ebensogut abwickeln können, wenn die Amputation im III. Larvenstadium, wie wenn sie im I. Larvenstadium erfolgte. Dies wird durch die folgenden Gegenüberstellungen bewiesen, welche Auszüge sind aus meinen obigen genaueren Auseinandersetzungen:

- a) Bei *Phosphuga atrata* erfolgte auf Amputation eines Beintelopodits völlige Regeneration in gleicher Weise
 - a) bei Amputierung an der I. Larve nach 31 Tagen,
 - β) bei Amputierung an der III. Larve nach 11—14 Tagen.
- b) Bei *Silpha obscura* erfolgte auf Paratergitverletzung des Mesonotums (und zwar teilweise Abschnitt, teilweise Einschnitt) völlige Regeneration der Elytren
 - a) bei Amputierung an der I. Larve nach 26—31 Tagen,
 - β) bei Amputierung an der III. Larve nach 8—16 Tagen.

- c) Bei *Silpha obscura* erfolgte auf Amputation eines Beines einschließlich eines Hüftstückes fast völlige Regeneration
- a) bei Amputierung an der I. Larve nach 22 Tagen,
 β) bei Amputierung an der III. Larve nach 8 Tagen.
- d) Die Amputation einer Antenne ergab fast völlige Regeneration
- a) an der I. Larve von *Phosphuga atrata* nach 24 Tagen,
 β) an der III. Larve von *Silpha obscura* nach 8 Tagen.

Bei diesen vier Gruppen von Fällen wurde demnach ein bestimmtes Organ in derselben Weise teils den I. Larven, teils den III. Larven amputiert und bei beiden an den Nymphen dasselbe Regenerat erzielt.

Hieraus ergibt sich also, daß die nach den Amputationen auf das I. und II. Larvenstadium entfallende Zeit für die Erzeugung des Regenerates bedeutungslos ist, d. h. daß das Auswachsen des Regenerates erst innerhalb des III. Larvenstadiums beginnt, einerlei, ob die Verletzung im I., II. oder III. Stadium erfolgte.

9. Wir müssen scharf unterscheiden zwischen Wundheilung und Organregeneration. Während die Wundheilung lediglich ein Zuwachsen der Schnittstelle im Bereich der Hypodermis und des Hautskelettes bedeutet, stellt die Regeneration ein Auswachsen dar, durch welches der verlorene Körperteil mehr oder weniger vollständig ersetzt wird.

Wundheilung kann nicht nur innerhalb jedes Entwicklungsstadiums stattfinden, sondern auch noch bei den Imagines, ohne neue Häutung¹⁾, während die Regeneration bei *Silpha* und *Phosphuga* fast ganz auf den Pränympchalzustand beschränkt ist.

10. Ansätze zur Regeneration lassen sich aber auch bei *Silpha* und *Phosphuga* für die Larvenstadien nicht verkennen, und zwar einmal in der Ausbildung eines Afters, bei Amputation der Hinterhälfte des 10. Abdominalsegmentes und dann darin, daß bisweilen die dreieckige Bucht, welche nach Paratergiteinschnitt der I. Larve beim Übergang zur II. Larve entsteht, beim Übergang zur III. Larve verkleinert sein kann. Ansätze zur Regeneration kommen aber auch durch folgenden Gegensatz zum Ausdruck:

¹⁾ Man vgl. meinen Artikel „Über Wundheilung bei *Carabus*“, in welchem ich die imaginale Wundheilung nachwies, Zoolog. Anzeiger, 1896, Nr. 496.

Wenn nämlich, wie unter Nr. 8 besprochen wurde, die auf das I. und II. Larvenstadium entfallende Zeit für die Regeneration bedeutungslos ist oder jedenfalls zu sein scheint, so darf doch eine latente Vorbereitung der Hypodermis für die spätere Regeneration in Betracht gezogen werden. Hierauf deuten insbesondere die Versuche, welche mit Amputation von Mesonotum-Paratergiten gemacht wurden. Während nämlich nach Amputation bei der I. Larve stets völlige Regeneration der betr. Elytre erfolgte, trat dieselbe nach Amputation bei der III. Larve meistens aber nicht immer ein, wie sich aus folgenden Fällen bei *Silpha obscura* ergibt:

- Nach 16 Tagen erfolgte (auf Querschnitt) mit der Nymphe völlige Regeneration,
- nach 12 Tagen erfolgte (auf Abschnitt) mit der Nymphe völlige Regeneration (in zwei Fällen),
- nach 9 Tagen erfolgte die Erzeugung einer nur sehr kurzen Lappenelytre,
- nach 8 Tagen erfolgte (auf Querschnitt) völlige Regeneration,
- nach 7 Tagen erfolgte (auf Abschnitt) eine Regeneration in Zweidrittelgröße unter Ausbleiben der äußeren Rippe.

11. Der Unterschied zwischen Wundverheilung und Organregeneration oder zwischen Zuwachsen und Auswachsen wird auch durch die oben besprochene rezessive Verheilung von Einschnitten an flügelartigen Paratergiten verdeutlicht. Diese Fälle zeigen nämlich die reine Wundverheilung insofern besonders auffallend, als im schroffsten Gegensatze zum Auswachsen dieser Organe ein Einwachsen derselben aus den schon erörterten Gründen erfolgt.

12. Die von mir erzielten völligen Regenerationen sind die schnellsten bisher bei Käfern beobachteten, und zwar beträgt die kürzeste Zeit, innerhalb welcher vollständige Regeneration erfolgte, bei *Phosphuga atrata* 11 Tage (bei Regeneration eines Beintelopodits) und bei *Silpha obscura* 7 Tage (ebenfalls bei Regeneration eines Beintelopodits).

Im übrigen schwankte die Zeit, innerhalb welcher bei diesen beiden Arten völlige Regeneration eintrat, bei *Phosphuga atrata* von 11—30 Tagen und bei *Silpha obscura* von 7—31 Tagen.

Zu den überraschendsten Ergebnissen meiner Versuche gehört die Erzielung eines Femurregenerates schon nach zwei Tagen (*Silpha obscura*).

13. Der Unterschied, ob bei der Beinamputation nur das Telopodit entfernt wurde, oder auch noch $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{2}$ der Hüfte, hatte auf die Schnelligkeit der Regeneration nur wenig Einfluß, denn bei *Silpha obscura* erfolgte völlige Regeneration auf Telopoditamputation bei der III. Larve nach 7 Tagen und fast völlige Regeneration auf Amputation des Beines einschließlich des Hüftendrittels bei der III. Larve nach 8 Tagen.

21. Kritische Betrachtung der Regenerationsversuche an andern Coleopteren.

Ein Vergleich meiner Zuchtergebnisse mit denjenigen meiner Vorgänger ist, wie schon eingangs erwähnt wurde, dadurch erschwert, daß dieselben einerseits den Pränympchalzustand nicht genügend berücksichtigt und andererseits meistens keine Angaben darüber gemacht haben, wie lange die ganze nachembryonale Entwicklung der benutzten Käferarten dauert. Diese Entwicklungsdauer ist aber schon mit Rücksicht auf die größere oder geringere Konzentrierung der Regenerationskraft von besonderer Bedeutung. Bei meinen Vorgängern fehlt meistens auch eine exakte Angabe über das amputierte Larvenstadium, d. h. es wird wohl angegeben, ob es sich um eine ältere oder jüngere Larve handelt, nicht aber, ob das I., II., III. oder wievielte Stadium vorliegt. Meine Versuchsobjekte wurden alle aus dem Ei gezogen, während meine Vorgänger über den Termin des Schlüpfens aus dem Ei meistens im unklaren sind. Daher zählt z. B. Tornier die Amputationstermine bei *Tenebrio* nach dem Abstände von der Nymphe, während über den Pränympchalzustand Unklarheit herrscht. Von diesen Ungewißheiten muß also abgesehen werden, wenn ich zum Vergleich mit den oben angegebenen schnellen Regenerationen der Silphen eine Reihe von Regenerationen bei anderen Käfern zusammenstelle.

Bei *Tenebrio molitor* erfolgte nach Tornier a. a. O. mit der Nymphe:

12 Tage nach der Beinamputation	keine Regeneration.
25 „ „ „ „	ein Zwergbeinchen mit normalgliedrigem Tarsus.
31 „ „ „ „	ebenso.
56 „ „ „ „	sind bei drei Nymphen immer noch „die Hinterschienen etwas zu kurz“.

Nach Megušars angeführter Arbeit notiere ich folgende Fälle:

Bei *Rhagium indagator* wurde der vorletzten Larvenstufe ein Bein entfernt. Mit dem Übergang in die letzte Larvenstufe ergab sich nach 32 Tagen „ein kleines, zartes Stummelbein“ und mit der Nymphe nach 43 Tagen ein fast normales Regenerat.

Larven von *Tenebrio molitor*, welche sich nach der Beschreibung anscheinend im Pränymphalzustand befanden, wurde ein Bein einschließlich Hüfte amputiert. Nach 27 Tagen zeigten zwei Nymphen keine Regeneration, nach 30 Tagen eine dritte Nymphe ein Miniaturbeinchen.

Einer jüngeren Larve von *T. molitor* wurde ebenfalls ein Bein einschließlich Hüfte entfernt, aber auf Häutung nach 32 Tagen zeigte sich keine Regeneration, während nach 46 Tagen mit dem Erscheinen der Nymphe „sich ein Miniaturbeinchen zeigte“.

Einer anderen Larve des Mehlkäfers im vorletzten Stadium wurden drei Beine extirpiert. Mit dem Eintritt ins letzte Larvenstadium ergab sich nach 18 Tagen keine Regeneration, höchstens „ein ungegliederter Regenerationsstummel“. Mit der Nymphe erschienen nach 35 Tagen „proportionale Zwergbildungen“ mit normaler Tarsenzahl. (An den Mittelbeinen Tibia + Tarsus normal $5\frac{1}{2}$ mm, am Regenerat 4 mm.)

Eine „ziemlich ausgewachsene“ *Tenebrio*-Larve, welcher ein Mesothorax-Paratergit entfernt wurde, erwarb mit dem Übergang zur Nymphe nach 24 Tagen ein „etwa 1 mm kürzeres“ Flügelregenerat. (Am entwickelten Käfer war die normale Elytre 11 mm, das Regenerat 10 mm lang.)

Eine andere, ebenso behandelte Mehlkäferlarve erzeugte mit dem Übergang zur Nymphe nach 21 Tagen ein auf $\frac{2}{3}$ der Norm verkürztes Regenerat, d. h. der normale Flügel erreicht 6 mm, der regenerierte dagegen nur 4 mm Länge.

Einer älteren Larve von *Oryctes nasicornis* wurde ein Bein einschließlich Hüfte genommen und nach 20 Tagen mit der Nymphe ein stark verkleinertes Regenerat erzielt. Während Tibia + Tarsus am normalen Bein 10 mm Länge erreichten, sind diese Glieder am Regenerat nur 6 mm lang, zugleich ist der Tarsus nur zweigliedrig geworden.

Eine zweite, ähnlich behandelte *Oryctes*-Larve wurde nach 33 Tagen zur Nymphe und erhielt ebenfalls ein stark verkleinertes Regenerat. Während nämlich Femur + Tibia + Tarsus am normalen Bein 23 mm lang sind, erreichen sie am Regenerat nur $9\frac{1}{3}$ mm Länge, außerdem besitzt der Tarsus statt 5 nur 4 Glieder.

Anders verliefen Versuche mit jüngeren *Oryctes*-Larven:

Eine fast elf Monate nach der Beinamputation untersuchte und inzwischen gehäutete Larve besaß auf der Coxa ein „etwa $2\frac{1}{2}$ mm langes Gebilde, das in zwei Abschnitte gegliedert erscheint“. Das normale gegenüberliegende Beintelopodit dagegen ist $8\frac{1}{3}$ mm lang.

Bei einer anderen Larve zeigte sich unter denselben Verhältnissen als Regenerat „ein etwa $1\frac{1}{2}$ mm langer Stummel, der ebenfalls zwei deutliche Glieder unterscheiden läßt“, während das normale Beintelopodit 7 mm erreicht.

Trotz der langen Zeit, welche zum Auswachsen zur Verfügung stand, sind also nur schwache Regenerate an den Larven zustande gekommen.

Cetonia aurata: Einer älteren Larve wurde ein vollständiges Bein amputiert, welches nach $4\frac{1}{3}$ Monaten mit der Nymphe fast vollständig regeneriert wurde, nämlich in 13 mm Länge, während das normale Bein $14\frac{1}{2}$ mm erreicht hat.

Hydrocharis caraboides: Einer erwachsenen Larve wurde ein Bein „nahe an der Basis“ amputiert. Mit der Nymphe zeigte sich schon nach 15 Tagen ein normalgliedriges, nur wenig verkleinertes Regenerat. (Tibia + Tarsus $5\frac{1}{3}$ mm lang und am normalen Bein $5\frac{1}{3}$ mm.)

Eine andere, ebenso behandelte Larve verwandelte sich 21 Tage nach der Amputation in die Nymphe und zeigte am übrigen normalgliedrigen Regenerat nur den Tarsus um 1 mm verkürzt.

Hydrophilus aterrimus: Mehreren Larven des I. Stadiums wurde ein Bein abgenommen, aber es erfolgte weder bei dem Übergang ins II. Stadium (nach acht Tagen), noch bei dem ins III. (nach 23 Tagen) eine Regeneratbildung, also ganz übereinstimmend mit meinen Silphen-Versuchen.

Hydrophilus piceus: Es wurde einer älteren Larve ein Vorderbein vollständig amputiert und mit dem Übergang zur Nymphe nach 44 Tagen ein normalgliedriges, aber an Tibia und Tarsus um je 1 mm verkürztes Regenerat erzeugt. Auch das einer anderen Larve genommene Hinterbein wurde mit dem Erscheinen der Nymphe nach 36 Tagen regeneriert, und zwar ergab sich ein normalgliedriges, nur wenig verkürztes Regenerat. (An der Imago erreichte das normale Bein 30 mm, das Regenerat 26 mm Länge.)

Eine jüngere Larve, welcher ein Vorderbein genommen wurde, ging nach 38 Tagen ins Nymphenstadium über mit vollständiger Regeneration, nachdem bei der älteren Larve keine Regeneration stattgefunden hatte.

S. 202 erklärt Megušar hieran anschließend: „Der Versuch ergab, daß Larven, denen die Beine unmittelbar nach der ersten Häutung amputiert werden, während ihres Larvenlebens nicht in der Lage sind, jene zu restituieren. Eine Wiedererzeugung der entfernten Beine kann erst im Puppenstadium erfolgen, und zwar erreichen hier die Regenerate ungefähr jene Größe, die das normale Bein besitzt.“ Megušar kommt also für *Hydrophilus* zu einem Schlusse, welcher in völligem Einklang steht mit meinen Versuchen an Silphen, er hat sich jedoch falsch ausgedrückt¹⁾, denn nicht im Nymphenstadium erfolgt die „Wiedererzeugung der entfernten Beine“, sondern bereits vor demselben im Prä-nymphalzustand! Megušar hätte also das Ergebnis seiner Versuche ausdrücken müssen etwa mit den Worten: Eine Wiedererzeugung der entfernten Beine kann erst mit dem Erscheinen der Nymphe erkannt werden. —

Versuche mit frisch geschlüpften *Hydrophilus piceus*-Larven, denen ein Vorderbein genommen wurde, führten zu denselben Ergebnissen, nämlich Erzeugung einer „Regenerationsknospe“ bei den älteren Larven aber völliger Regeneration mit dem Erscheinen der Nymphe, und zwar nach 42 Tagen.

Cybister roeselii schließt sich ebenfalls an das Verhalten von *Hydrophilus* und *Silpha* an, indem auf Beinamputation nach zwei Larvenhäutungen keine Regeneration erfolgte, während mit der Nymphe nach 48 Tagen ein verkleinertes Regenerat erschien, Tibia + Tarsus 6 mm lang, statt der $6\frac{2}{3}$ mm langen Normalglieder.

Dytiscus marginalis: Zwei älteren Larven wurde ein Vorderbein amputiert. Die eine derselben wurde nach 16 Tagen zur Nymphe, ohne daß eine Regeneration erfolgt wäre, die andere trat nach 41 Tagen ins Nymphenstadium mit einem normalgliedrigen, aber verkleinerten Regenerat.

Einer ebenfalls älteren Larve wurde ein Vorderbein amputiert, welches sich an der nach 15 Tagen erscheinenden Nymphe als ein sehr kleines Beinchen regeneriert zeigte, wobei der Tarsus auf nur drei Glieder reduziert wurde. (An der Imago besaß das Normalbein $17\frac{2}{3}$ mm Länge, während das Regenerat nur $11\frac{1}{2}$ mm erreichte.)

¹⁾ Der Schlußsatz auf S. 218: 1. „Regeneration tritt erst an Puppe und Käfer ein“, ist also ebenfalls unrichtig und mußte heißen:

Regeneration tritt vor der Puppe durch den Prä-nymphalzustand ein!

Mit diesen kurzen Auszügen habe ich eine Reihe der zum Vergleich mit meinen Silphen-Versuchen wichtigsten Fälle aus anderen Familien zusammengestellt und wir sehen, daß bei verschiedenen Formen:

- a) nach 8, 12, 16, 18, 23, 27 und 32 Tagen keine Regeneration erfolgte, während
- b) nach 15, 20, 21, 24, 25, 30, 32, 33, 35, 36, 38, 41, 42, 43, 44, 46 und 48 Tagen oder auch erst nach vier bis elf Monaten eine mehr oder weniger vollständige Regeneration erzielt worden ist.

Die kürzeste von Megušar festgestellte Regenerationszeit, nämlich 15 Tage, betrifft *Hydrocharis caraboides* und *Dytiscus marginalis*. Man hätte leicht zu der Annahme kommen können, daß diese verhältnißlich schnelle Regeneration damit zusammenhänge, daß es sich um Wasserkäfer und die Folgen von deren besonders starker Freßgier handelt. Daß eine solche Annahme nicht ganz richtig sein würde, zeigen meine Silphen-Versuche, denn mit 11 oder gar 7 Tagen erreichen diese Landkerfe, trotz ihrer jedenfalls im Vergleich mit *Dytiscus marginalis* entschieden geringeren Nahrungsaufnahme, die schnellste von Käfern festgestellte Regeneration.

Megušar hat insbesondere bei *Tenebrio molitor* „die wechselseitige Beziehung der Flügel zu den Beinen konstatiert“, und zwar einerseits „Reduktion des Beines bei Flügelregeneration“ und andererseits „Reduktion des Flügels bei der Beinregeneration“. Er fand also z. B., daß „das Hinterbein der entsprechenden Körperseite durch die Flügeloperation in der Größe stark beeinflußt worden ist“, so daß Tibia + Tarsus im Vergleich mit dem normalen Bein um etwa 1 mm zu kurz gerieten.

Es kann auch als ein Ausdruck der bedeutenden Regenerationskraft der Silphen betrachtet werden, daß mir bei ihnen derartige Einflüsse des Defektes eines Organes auf das Wachstum eines anderen benachbarten nicht vorgekommen sind, ausgenommen die schon besprochenen Einflüsse von Stigmenamputationen auf ihre Nachbarschaft. Abgesehen wird hierbei ferner von den Lagebeeinflussungen irgendeiner Gliedmasse durch Fehlen oder Verkürzen einer derselben.

Gegenüber Werber und Kämmerer betonte Megušar, daß bei seinen „Regeneraten vom Zeitpunkt des Erscheinens jedes merkliche Wachstum fehlt, denn ein Ausgleich der Größenunterschiede kam weder während des Puppenstadiums noch während des Imago-Lebens zustande, sondern das an der Puppe konstatierte Größenverhältnis kehrte beim Käfer wieder.“

Dieser Satz steht in völligem Einklang mit den Sätzen Nr. 2 und 3 meines 20. Kapitels.

Hinsichtlich der Frage nach der Homologisierung von Larven- und Imaginalorganen bei den Holometabolen schrieb Megušar auf S. 224 folgendes: „Ebenso wie gegen die Anpassungstheorie in der Regenerationslehre muß ich mich auch gegen die von Kellogg vertretene Ansicht wenden, daß die Imaginalorgane der Insekten mit den Larvenorganen nichts zu tun hätten, sondern aus eigenen Anlagen, vollständig neuen Zentren, den sogenannten Imaginalscheiben, entstehen. Beschädigungen der Larvenextremitäten könnten also nur dann noch bei denen der Imago irgendeine Konsequenzerscheinung zeigen, wenn sie an älteren Larven erfolgten und dann bereits zugleich die Imaginalscheiben betrafen. Im Gegensatz hierzu geht jedoch aus mehreren meiner Versuche hervor, daß auch Verletzungen, an ganz jungen Larven beigebracht, wenn sie nur tiefgreifend genug waren, an der Imago in Form ausgesprochener Regenerativbildungen wahrzunehmen sind. So aus dem Versuche betreffend Regeneration der Beine an ganz jungen *Tenebrio*- und *Hydrophilus*-Larven und aus dem in der Natur vorgefundenen Fall einer Abdominalverbildung bei einer jungen *Tenebrio*-Larve, die bis zur Metamorphose weiter beobachtet wurde und die analoge Verbildung (richtiger homologe!) an Puppe und Imago wiederholte.“ —

Im allgemeinen bin ich hinsichtlich dieser Gesichtspunkte durchaus mit Megušar in Übereinstimmung, es muß jedoch das angeführte Beispiel vom „Fall einer Abdominalverbildung“ insofern eliminiert werden, als es nicht zu den Regenerationserscheinungen gehört, wie ich bereits im 17. Kapitel bewiesen habe, unter Erörterung der Entstehung des analogen Falles bei *Phosphuga atrata*.

Was nun die Regeneration der Beine betrifft, so kann sie nur dann gegen die zitierte Anschauung von Kellogg zeugen, wenn lediglich die Telopodite oder Teile derselben regeneriert wurden und die Regenerate als solche an den Nymphen sicher erkennbar sind. Werden nämlich die Hüften oder Teile derselben mit amputiert, so kann man den Einwurf erheben, daß Imaginalscheiben oder deren Anlagen bereits verletzt seien und das Regenerat aus diesen hervorgegangen sei. Handelt es sich dagegen um aus Telopoditen oder deren Teilen entstehende Regenerate, so kann eine Entstehung aus Imaginalscheiben nicht in Betracht kommen.

Die Homologie der Larvenorgane mit den imaginalen bzw. nymphalen wird übrigens durch die im 17. Kapitel besprochenen Fälle der abnormen Verwachsung von Segment- oder Tergithälften und ihre genaue Übertragung von den jüngsten Larven bis auf die Imagines entschieden bezeugt, jedenfalls hinsichtlich der Segment-Hauptsklerite, desgleichen durch die Stigmenamputationen. Wenn nämlich eigenartige imaginale (nymphale) Stigmen zustande kämen, dann hätte man erst recht ihre Regeneration bzw. Neubildung erwarten müssen. Ihr Ausbleiben bezeugt dagegen wiederum die Homologie der larvalen und nymphalen Organe.

In seiner Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere (Jena 1891) spricht sich E. Korschelt über die „Entwicklung des Imago-Zustandes“ also aus: (S. 859) „Bei den holometabolen Insektenordnungen vollzieht sich der Übergang der letzten Larvenstadien in die ausgebildete Form unter Einschiebung eines Ruhezustandes (der Puppe), an welchem die Nahrungsaufnahme und meist auch die Lokomotion unterdrückt ist, während die gesamte Lebenstätigkeit des Organismus wichtigen und komplizierten inneren Entwicklungsvorgängen zugewendet erscheint, welche als ein fast vollständiger Untergang vieler Organe der Larve und eine Erneuerung derselben von gewissen, schon in der Larve vorhandenen Anlagen (Imaginalscheiben) aus sich darstellen. Nur wenige Organe der Larve werden nämlich direkt in die Puppe und den Imagokörper übernommen. Hierher sind die Anlagen des Genitalsystems zu rechnen. Auch das Herz und der zentrale Teil des Nervensystems erleiden nur geringfügige innere Umwandlungen. Dagegen werden die meisten übrigen Organe der Larve, die Hypodermis, die meisten Muskeln, der Darmkanal und die Speicheldrüsen vollständig zerstört, indem ihre Zellen unter Einwirkung der Blutkörperchen (Leucocyten) die hier als Phagocyten wirken, in Teile zerfallen, welche von den ersteren aufgenommen und verdaut werden, während gleichzeitig mit diesem Zerstörungsprozeß der Neuaufbau der Organe von den schon im Embryo angelegten Bildungsherden (Imaginalscheiben) aus sich in der Weise vollzieht, daß die Kontinuität des Organs in den meisten Fällen gewahrt bleibt.

Wir werden diese Umwandlungsvorgänge nur dann verstehen können, wenn wir sie als einen extremen Fall jener oben für die *Homomorpha* erwähnten Regenerationsvorgänge der Organe betrachten. Wir werden dann annehmen müssen, daß von der

embryonalen Anlage eines Organs zunächst nur ein Teil für den Gebrauch der Larve zur Ausbildung und Funktion gelangt, welcher sich während des Larvenlebens erschöpft, so daß er zu weiteren Umbildungen nicht mehr fähig ist und demnach zugrunde geht, während ein zweiter Teil der Embryonalanlage, zunächst in unentwickeltem Zustande, als Imaginalscheibe persistiert, um während des Puppenzustandes die Regeneration des Organs zu übernehmen.“ —

Korschelt bezieht sich bei diesen Ausführungen (wie auch aus seiner Erklärung auf S. 860 hervorgeht) hauptsächlich auf Dipteren, namentlich Musciden, während sie auf Coleopteren nur teilweise Anwendung finden können. Trotzdem spricht er auch für Musciden von einer „Kontinuität“ der Organe, womit doch lediglich die Homologie zwischen Larve und Nymphe sowie Imago gemeint sein kann, also eine Anschauung, welche mit der meinigen und derjenigen Megušars ebenfalls ganz übereinstimmt. Daß die larvalen Organanlagen sich mit dem Ende des Larvenlebens nicht zu „erschöpfen“ brauchen, zeigt sich bei der Entwicklung der Silphen sehr deutlich in den *Pseudocerci*, denn wir haben aus den Versuchen in Kapitel 19a erfahren, daß dieselben nach Amputation bei der jüngsten Larve mit dem Erscheinen der Nymphe sich völlig regeneriert erweisen, obwohl sie bei den Imagines vollkommen fehlen.

Gegen die Homologie oder Kontinuität der Organe der Larven und derjenigen der Nymphen und Imagines ließe sich, auch für die Fälle, in welchen an den jüngsten Larven vorgenommene Operationen sich an den charakteristischen Nymphen-Regeneraten bestimmt erkennen lassen, immer noch der Einwand erheben, die abweichende Beschaffenheit der Regenerate sei nicht die Folge der Homologie und Kontinuität, sondern lediglich ein Ausdruck des Substanzverlustes, welcher durch die Amputation eingetreten ist. Man könnte in dieser Hinsicht besonders auf die von Megušar angeführten und oben erwähnten Fälle „wechselseitiger Beziehung“ zwischen Bein und Flügel hinweisen. Wenn nämlich etwa eine Gliedmaßenverkürzung um einen Millimeter bei der Nymphe ebensogut als Folge einer Amputation desselben Organs bei der Larve sich zeigen kann, wie als Folge einer Amputation eines benachbarten Organes, d. h. wenn ein und derselbe Mangel auf verschiedene Weise erzeugt werden kann, dann spricht das entschieden dafür, daß dieser Defekt nur durch den allgemeinen Einfluß des örtlichen Substanzverlustes verursacht worden ist.

Es gibt jedoch andere Erscheinungen, welche zeigen, daß diese an und für sich berechtigten Einwände die besprochene Homologie nicht erschüttern können. Würden nämlich für die prä-nymphal-nymphalen Regenerate nur Imaginalscheiben maßgebend sein, dann müßten an jenen auftretende Defekte sich auf Größenunterschiede beschränken, die Regenerate müßten aber im übrigen durchaus proportionale Verhältnisse aufweisen. Tatsächlich ist aber aus zahlreichen Versuchen, die von meinen Vorgängern und mir unternommen wurden, mit aller Deutlichkeit hervorgegangen, daß Störungen in den Organproportionen häufig auftreten und damit Mängel, welche nicht durch eine Schwächung in der Ernährung von Imaginalscheiben erklärt werden können, sondern nur durch den Umstand, daß die mehr oder weniger schwere Verletzung, welche das Larvenorgan getroffen hat, auch auf das prä-nymphal-nymphale Organ so kontinuierlich übertragen worden ist, daß dieses in seinem Aufbau dadurch beeinflußt werden mußte, einerlei ob von einer Imaginalscheibe die Rede sein kann oder nicht.

Störungen in den Organproportionen haben sich aber besonders deutlich an Beinen und Antennen gezeigt, indem die Gliederzahl namentlich des Tarsus oder der Fühlerkeule verkürzt wurde. Käme lediglich ein von den Larvenstufen unabhängiges, prä-nymphal-nymphales Organentstehen aus Imaginalscheiben in Betracht, dann könnte eine Antenne z. B. kleiner werden als normal, infolge eingetretenen Substanz- und Blutverlustes, aber es wäre unverständlich, weshalb die Keulenglieder verschmelzen sollten.

Unproportional und damit larval beeinflußt sind ferner alle jene Fälle, in welchen der Regenerattarsus statt der normalen fünf Glieder nur 4, 3 oder 2 erhielt oder ungegliedert blieb.

Selbst bei den Elytren habe ich den unproportionalen Bau (der Regenerate) in zwei Fällen nachgewiesen, indem bei reduzierter Größe zugleich die äußere¹⁾ Rippe in Fortfall kam. Trotzdem könnten die Elytren (Flügel) am ehesten als aus von den Larven unabhängigen Imaginalscheiben hervorgegangen betrachtet werden, weil alle an den I. Larven von *Silpha obscura* vorgenommenen Amputationen der Paratergite an den entsprechenden Elytren keine namhaften Spuren hinterließen, vielmehr normale

¹⁾ Der Wegfall der äußeren Rippe harmoniert damit, daß das larvale Paratergit bis auf ein mehr oder weniger breites Innenstück amputiert wurde, also außen größtenteils entfernt.

Organe zustande kamen. In dieser Richtung müßten aber noch weitere Versuche unternommen werden.

Der Annahme einer Unabhängigkeit pränympthal-nymphaler Anlagen von den larvalen ist auch die völlige Regenerationsunfähigkeit der Nymphen keineswegs günstig. Wenn nämlich mit den Pränympphen latente embryonale Herde so zur Entfaltung gelangen sollten, daß damit die larvalen Anlagen ausgelöscht würden, könnte man erwarten, daß diese neu hervortretende Kraft wenigstens im Nymphenstadium noch regenerativ wirksam wäre.

Einige Versuche an *Rhagium inquisitor* L.-Nymphen, über welche schließlich noch einige Bemerkungen angefügt werden mögen, bestätigten ebenfalls die Unfähigkeit derselben, irgendein Regenerat zu erzeugen.

Am 8. IX. wurden vier Nymphen amputiert, von welchen zwei weiß sind bis auf die geschwärzten Augen und Mandibelspitzen, die zwei anderen weiß, nur mit gebräunten Augen. Zweien wurde eine Antenne amputiert, worauf am 11. IX. und 20. IX. die Imagines erschienen, einer wurde ein Hinterbein in der Femurmitte, und der vierten die auswärtigen $\frac{2}{5}$ einer Elytre abgetrennt, worauf die erstere starb, die letztere am 20. IX. sich zur Imago verwandelte. Am 11. IX. amputierte ich abermals vier weiße Nymphen mit leicht gebräunten Augen, und zwar wurde zweien eine Tibia + Tarsus entfernt, worauf am 19. und 20. IX. Imagines erschienen, einer dritten die rechte Antenne dicht an der Wurzel, der vierten die Spitze einer Elytre, worauf am 18. und 20. IX. die Imagines sich entwickelten. Sämtliche acht Imagines besaßen nur eine Wundverheilung, aber keine Spur von Regeneration.

Interessant war das Verhalten der beiden Nymphen, denen eine Antenne amputiert wurde, und zwar der einen ganz am Grunde, der anderen dicht hinter demselben. Anfangs zeigte sich nämlich keine Blutung, aber als deutlicher Beleg für den vom Abdomen ausgehenden Blutdruck ergab sich folgendes:

Hin und wieder machte das nymphale Abdomen die bekannten, seitlichen, langsamen Krümmungen, wobei sich das abdominale Hinterende wiederholt abstoßend gegen den Untergrund stemmte. Bei jeder dieser Krümmungen quoll aus der Wunde des antennalen Stumpfes ein großer, wasserheller Tropfen hervor und zog sich nach Beendigung der Bewegung, d. h. wenn die Nymphe wieder ihre normale Haltung eingenommen hatte, zur Hälfte zurück oder auch vollständig. Erst als diese Bewegungen einige Zeit fortgesetzt wurden, blieb der Tropfen dauernd vorge-

quellen. Ein Abtropfen von Blut erfolgt aber nicht, außer wenn die Nymphe mit dem Tropfen an einen Gegenstand stößt. Durch Eintrocknen dieses Tropfens entsteht der Wundpfropfen und dieser scheidet schließlich den chitinösen Wundverschluß ab.

Erklärung der Abbildungen.

Abb. 1—3. *Silpha obscura*.

1. Ei mit Embryonalanlage, d Dotter, oc Ocellen, z Eizähnen, $\times 12$. S. 48.
2. Ansicht von oben auf eine Primärlarve, deren Ausfärbung begonnen hat, $\times 10$. S. 49.
3. Mandibeln (md), Labrum (la), Labiopoden (lp) und Eizähnen (z), kurz vor dem Ausschlüpfen des Embryos, $\times 125$. S. 49.

Abb. 4—7. *Phosphuga atrata*.

4. Das 2.—4. Abdominaltergit einer 2. Larve mit abnormer Tergithälftenverwachsung, $\times 10$. S. 75.
5. Linke Hinterecke des Pronotums (pn), Ende der linken Antenne (ae), linke Tibia des 2. Beinpaars (2. ti) und linke normale Elytronanlage (ela) der Nymphe, $\times 10$. S. 81.
6. Dieselben Teile der rechten Seite des Thorax von derselben Nymphe mit der regenerierten und verkürzten Elytronanlage (ela). Die punktierte Linie x zeigt an, wie groß die normale Elytronanlage sein müßte, a Flügelanlage, 1. ast das unbedeckt gebliebene 1. Abdominalstigma, mn Mesonotum, mt Metanotum, $\times 10$. S. 81.
7. Die Elytren der unausgefärbten Imago, welche aus den beiden in Abb. 5 und 6 dargestellten nymphalen Anlagen entstanden sind, tr Haupttracheen der beiden inneren Rippen, c sekundäre äußere Rippe ohne Haupttrachee, sc Skutellum, epp durchscheinender Rand der Epipleure. $\times 10$. S. 82.

Abb. 8—13. *Silpha obscura*.

8. Rechtes Mesonotum drittel einer III. Larve (k) mit Ausschnitt (sch 2), entstanden durch queren Einschnitt (sch 2. Abb. 9) bei der I. Larve, $\times 10$. S. 86.
9. Linke Hälfte des Pro- und Mesonotums einer II. Larve von unten gesehen, tt Trochantin, st Stigma, h Pleuralhaut, $\times 10$. S. 86.
10. Mesonotum (ms), Metanotum (mt) und 1.—3. Abdominaltergit (1, 2, 3) einer Nymphe (B) von oben gesehen, er Elytrenrand, pl Pleuralwülste, is Isolatoren, Abdomen schief an den Thorax angewachsen, links fehlt das 1. und 2. abdominale Stigma, $\times 10$. S. 87.

11. Pronotum einer Imago von unten gesehen, v Vorder-, h Hinterrand, ni Halssklerite, sn Sternit, lo Pleurallappen, st linkes Stigma (das rechte fehlt), x linker Hinterlappen (der rechte, y, fehlt). Diese Imago wurde aus einer I. Larve (t) erzogen, nachdem durch den Schnitt sch 1 (Abb. 9) das rechte Paratergit nebst Stigma amputiert worden war. $\times 10$. S. 88.

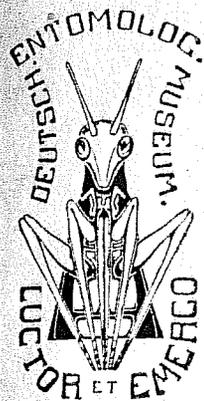
12a. Das 8.—11. Glied einer normalen Imago-Antenne, $\times 80$.

12b. Das 8.—11. Glied einer imaginalen Regenerat-Antenne, $\times 80$. S. 97.

13. Schematische Querschnitte: A durch die Mittelbrust einer frisch geschlüpften Weißlarve mit hochgewölbtem Rücken.

B durch die Mittelbrust einer ausgefärbten jungen Primärlarve. S. 55.





Nr. 8

15. Juli 1919

Supplementa Entomologica

Herausgegeben mit Unterstützung der Jagor-Stiftung vom
Deutschen Entomologischen Museum

[Redaktion: S. Schenkling]

10 APR 1922

INHALT

van Emden, Frits, Versuch einer Aufstellung von Gattungsbestimmungstabellen der Carabidenlarven (Col.). (Mit 49 Textfig.)	p. 1
van Emden, Frits, Beschreibung der Larve von <i>Pheropsophus hispanicus</i> Dej. (Col. Carab.). (Mit Tafel I)	p. 34
Verhoeff, Karl W., Zur Lebens- und Entwicklungsgeschichte sowie Regeneration der <i>Silpha obscura</i> und <i>Phosphuga atrata</i> (Col.). (Mit 12 Textfig.)	p. 41

Berlin-Dahlem
Göbler-Str. 20

Preis im Buchhandel 11 Mark