

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Beiträge zur Biologie von *Phyllium bioculatum* G. R. GRAY (Phasmidae).

Von

Georg Grimpe, Leipzig.

Mit Tafel 13 und 6 Abbildungen im Text.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Systematische Vorbemerkung	227
I. Autokatalepsie bei <i>Phyllium</i>	229
II. Über die Färbung von <i>Phyllium</i>	237
III. Über die Nahrung und über sonstige Eigentümlichkeiten aus der Biologie von <i>Phyllium bioculatum</i>	
a) Nahrung	242
b) Heranwachsen	244
c) Begattung	246
d) Die Eiablage	248
e) Die Eier	249
f) Das Schlüpfen	251
IV. Parthenogenese	251
Zusammenfassung	260

Systematische Vorbemerkung.

In der Jenaischen Zeitschrift hat PLATE einige interessante biologische Beobachtungen an *Phyllium pulchrifolium* SERV. mitgeteilt. Da ich mich schon seit einigen Jahren mit der Biologie von *Phyllium bioculatum* (*scythe*) G. R. GRAY befasse, kann ich PLATE's Angaben

in manchen Punkten vervollständigen und ergänzen. Allerdings bedarf es der Hervorhebung, daß meine Beobachtungen ausschließlich an in Gefangenschaft gehaltenen Tieren gemacht wurden. Da sie sich hier aber offensichtlich sehr wohl fühlen und teilweise schon die vierte Generation erreicht haben, so ist anzunehmen, daß sich in ihren Lebensgewohnheiten wenige Veränderungen gegenüber denen der freilebenden Tiere zeigen dürften. Daß es sich bei meinen Beobachtungen um eine andere Art als bei denen PLATE's handelt (vgl. p. 24, Anm.), scheint ziemlich nebensächlich, weil das von ihm berichtete nicht nur in beinahe allen Punkten auch für *Phyllium bioculatum* zutrifft, sondern beide Arten nahe miteinander verwandt sind, sich wesentlich überhaupt nicht unterscheiden und deshalb von GRIFFINI mit einer dritten Art (*Phyll. gelonus* G. R. GRAY) zum Subgenus *Pulchriphyllum* vereinigt wurden. Bezüglich der Artbestimmung meiner Tiere stellten sich zunächst einige Schwierigkeiten in den Weg. Sie waren als Exemplare der Art *Phyllium siccifolium* L. gekauft. Jedoch schon das Studium der GRAY'schen Arbeit (II, p. 122 bis 123) und des WESTWOOD'schen British Museums Catalogue (p. 171, 177—178) überzeugte mich, daß ich Stücke der Species *Phyllium scythe* vor mir haben mußte. BRUNNER v. WATTENWYL u. REDTENBACHER (p. 174) haben diese Art jedoch eingezogen und sie mit *Phyllium bioculatum* GRAY (I, p. 191, tab. 63, fig. 3) vereinigt. Dieses Vorgehen wird von jenen Autoren damit begründet, daß bezüglich Abdomenform, Flügellänge und Gestalt der Lappen an den Schenkeln diese Species stark variiert. Deshalb können sie eine Trennung in zwei Arten auf Grund dieser Merkmale nicht anerkennen. Ob diese Vereinigung wirklich den tatsächlichen Verhältnissen entspricht, bleibe dahingestellt. Jedoch sei erwähnt, daß die Eier meiner Exemplare in ihrer Gestalt nicht völlig mit denen übereinstimmen, die MURRAY (tab. 6, fig. 1—4) abgebildet hat (vgl. hierzu Taf. 13, Fig. 3), — ob völlig richtig läßt sich allerdings nicht entscheiden. Deshalb beuge ich mich der Autorität der genannten Entomologen und betrachte meine Tiere als zu *Phyllium bioculatum* gehörig.

Neben den sehr eingehenden und ausgezeichneten Beobachtungen PLATE's über die Biologie von *Phyllium* liegen noch einige ältere, mehr oder minder zuverlässige und meist nichts Neues bringende Arbeiten über diesen Stoff vor. Sehr zahlreich und gut ist hingegen die Literatur, die über andere Phasmiden herangewachsen ist. Auch andere, den unsrigen in ihren Lebensgewohnheiten und besonders

bezüglich ihrer mimetischen Erscheinungen verwandte Orthopteren fanden vorzügliche Beobachter. Trotzdem ist die Biologie der Phasmiden noch lange nicht so völlig durchforscht, wie es ihre Bedeutung für die Mimikrytheorie wohl erfordert. Meine Arbeit soll nur ein kleiner Beitrag zur Ergänzung unseres bisherigen Wissens über dieses Gebiet sein; die Lösung dieser in jeder Hinsicht schwierigen und wichtigen Probleme sei der Zukunft vorbehalten.

I. Autokatalepsie bei *Phyllium*.

Unter Autokatalepsie im Sinne P. SCHMIDT's (1913) versteht man einen durch innere Ursachen einer spezifischen Nervenerregung hervorgerufenen Zustand der mit Gefühllosigkeit verbundenen Unbeweglichkeit. Diese bei Phasmiden scheinbar allgemein verbreitete „Starre“ unterscheidet sich von tetanusähnlichen Erscheinungen nur durch die Plastizität, welche die Muskeln während der Dauer dieses Zustandes beibehalten (flexibilitas cerea). Vom biologischen Standpunkte aus betrachtet, stellen diese „Starre“-Zustände (nach SCHMIDT, 1913, p. 207) weiter nichts dar, als eine spezifische Anpassungsform des Nerven- und damit Muskelsystems an den Zweck, unbewegliche Pflanzenteile (im Falle *Phyllium*: Laubblätter) nachzuahmen. Ob sich diese ziemlich kategorisch aufgestellte Behauptung SCHMIDT's in allen Einzelheiten als zutreffend erweisen wird, wage ich nicht zu entscheiden. Wahr ist jedoch, daß sowohl die Beobachtungen SCHMIDT's und anderer bei Stabheuschrecken als auch die von PLATE und mir an *Phyllium* sehr zu dieser Annahme verlocken. Die Katalepsie ist bei Phasmiden schon seit langer Zeit bekannt, wenn auch nicht in ihrer eigentlichen Bedeutung. Die älteren Autoren erblickten in diesen Zuständen nur eine besondere Art des „Sichtotstellens“. MEISSNER (p. 61) kam beim Nachdenken über ihren Zweck zu der Annahme, daß dieser Erscheinung bei *Carausius morosus* nur die Bedeutung einer Schreckstellung zukäme. Er versteht darunter, wie aus seinen Äußerungen (p. 88) unzweideutig hervorgeht, eine Maßnahme zur Abschreckung der Feinde. Es dünkt mich sehr zweifelhaft, daß die Stellung, die *Carausius* in Katalepsie normalerweise einnimmt, dazu geeignet erscheint, „abschreckend“ auf Feinde zu wirken. Wenigstens sprechen hiergegen Versuche, die ich unternahm, indem ich ältere Larven von *Carausius* an Chamaeleonten und Fangheuschrecken fütterte. Befinden sich die Tiere in Katalepsie, so bemerken weder die Reptilien

noch die Insecten, daß sie etwas Genießbares vor sich haben. Sobald die Phasmiden sich aber bewegen, werden sie bemerkt und sofort gefressen, daß gar keine Zeit bleibt, erst die „Schreckstellung“ anzunehmen. STOCKARD (Vol. 1, p. 47) hat ähnliche Versuche mit Hühnern und dem auf den Tortugas-Inseln häufigen *Haplopus mayeri* CAUDELL angestellt. MEISSNER scheint sich über die Bedeutung des Begriffs „Schreckstellung“ aber nicht völlig klar gewesen zu sein; denn gleich darauf meint er, daß das Anziehen der Beine nur in der Absicht erfolge, beim Herunterfallen vom Ast möglichst wenig Gelegenheit zum Hängenbleiben an darunter befindlichem Gezweig zu finden. Diese jede mimetische Bedeutung ausschaltende Annahme MEISSNER's kann für breite Formen, wie es z. B. die Phyllidenarten sind, nicht zutreffen. SCHLEIP (p. 49 ff.) gebraucht für das „Sichtotstellen“ den Ausdruck „Schutzstellung“, und deutet damit ohne weiteres an, daß er, ebenso wie STOCKARD und SCHMIDT, dieser Erscheinung eine hohe Bedeutung für die Schutzanpassung zumißt. Die neuesten Versuche über die Katalepsie bei Phasmiden stammen von PLATE, der mit verschiedenen Arten experimentierte und als erster auch die Katalepsie von *Phyllium pulchrifolium* eingehender studierte. Wie seine und meine Beobachtungen dartun, lassen sich derartige Versuche mit beiden Geschlechtern und selbst mit Larven anstellen. Es sei jedoch bemerkt, daß mit zunehmendem Alter auch die Neigung zur Katalepsie steigt, deshalb konnte ich sie besonders gut bei vollausgewachsenen Männchen und Weibchen beobachten (vgl. Taf. 13, Fig. 1, 5, 6). PLATE gibt an (p. 29), daß die Katalepsie bei *Phyllium pulchrifolium* weniger gut als bei stabförmigen Phasmiden ausgebildet sei. Besonders sprechen hierfür diesbezügliche Experimente, die PLATE ausführte, und nach denen ceylonische Eidechsenarten zuerst die „Wandelnden Blätter“, dann erst die „Wandelnden Stäbe“ fanden. Er begründet das damit, daß die ersteren sich mehr und eher bewegen, und daran schließt er die Folgerung, daß bei den Phylliden dieser mimetische Schutz noch nicht sein Maximum erreicht hätte. Die Versuche sind zu überzeugend, als daß daran gezweifelt werden könnte. Immerhin bedarf es der Hervorhebung, daß bei *Phyllium bioculatum* auch sehr lange kataleptische Zustände zu beobachten sind, in denen das Tier 8 Stunden und länger in der einmal eingenommenen Lage verharret. Tagsüber ist eine kataleptische Schutzstellung sogar das normale, bei *Phyllium* sowohl als bei anderen Phasmiden (besonders *Carausius*, vgl. SCHLEIP). Temperatur und Verdunkelung am Tage haben auf die Dauer der Zustände keinen

Einfluß, wie ich verschiedentlich beobachtete. Bemerkenswert ist auch, daß selbst während der Begattung das Weibchen in völliger Katalepsie verharret (vgl. hierzu weiter unten S. 246).

Für Experimente, wie sie SCHMIDT an *Carausius morosus* ausführte, eignet sich *Phyllium* seiner andersartigen Gestalt wegen weniger gut. Es läßt sich während der Katalepsie nicht in die abenteuerlichen und sonderbaren Stellungen bringen, wie sie SCHMIDT beschreibt und abbildet (fig. 4, p. 197; fig. 8, p. 202). Die Versuche aber, die er über die Spannungsverhältnisse der Extremitätenmuskeln anstellte, ließen sich leicht an *Phyllium* wiederholen. Femur, Tibia und Tarsus stehen beim normalen kataleptischen Zustand, wie er in Fig. A, S. 234 dargestellt ist, in bestimmten Winkeln zueinander. Es kostet eine gewisse Kraft, diese Winkel zu verändern. Einmal in eine andere Lage gebracht, behalten die Glieder diese bei, solange die Katalepsie anhält. MEISSNER und SCHMIDT haben über die Ursachen, die den kataleptischen Zustand aufheben, eingehend berichtet. Ihre Angaben treffen auch für *Phyllium* zu; doch sei hervorgehoben, daß oft schon ein sehr geringer Anstoß genügt, um die Tiere zur Aufgabe der Schutzstellung zu bewegen. Zuweilen erweckt schon ein leichtes Blasen oder Anhauchen die Tiere aus ihrer Lethargie. Während nun aber die Stabheuschrecken nach erfolgter Aufhebung der Katalepsie gewöhnlich eiligst das Weite suchen, beginnt *Phyllium* zunächst rhythmisch zu wackeln. Es ließ sich zeigen, daß während dieses Zustandes die Gefühllosigkeit noch anhält, wenigstens fanden auf sonst schmerzbringende Reize keine Reaktionen statt. Auf das rhythmische Hin- und Herpendeln haben schon verschiedene Autoren aufmerksam gemacht, besonders MEISSNER (p. 88) und STOCKARD (I., p. 48; II., p. 241) bei zwei Stabheuschrecken. Ersterer rechnet diese Erscheinung auch zu den sogenannten Abschreckmitteln; im übrigen erwähnen beide nur, daß sie häufig zu beobachten sei, die Tiere dabei selbst herumlaufen und sogar fressen (MEISSNER, p. 88). Das Pendeln während des Kletterns an seiner Futterpflanze geschieht auch bei *Phyllium*, — jedoch verhältnismäßig selten. Fressen sah ich es hierbei nie; jedoch liegen mir über *Phyllium* keine Beobachtungen bei Nacht, wo es fast ausschließlich frißt, vor. Bei Larven aber, die bestimmt auch tags fressen, habe ich etwas derartiges nicht sehen können.

Es ist bemerkenswert, das zwischen den beiden Arten des Pendelns — in der Ruhe und beim Marschieren — offenbar ein erheblicher Unterschied bezüglich des Grades des kataleptischen Ver-

haltens besteht. Im Gehen angetroffene pendelnde Phyllien reagieren auf schmerzbringende Reize. Es ist demnach anzunehmen, daß auf die Katalepsie zunächst ein Zustand beginnender Bewegungsfähigkeit, aber ohne Verlust der Anästhesie folgt, bis schließlich auch letztere schwindet.

Es wurde schon hervorgehoben, daß die Katalepsie vom biologischen Standpunkte aus als höchst wertvoll für den mimetischen Schutz der Tiere betrachtet wird. Dieser erfährt durch die pendelnde Bewegung eine bemerkenswerte Verbesserung. PLATE hat auf den möglichen mimetischen Wert dieser Einrichtung hingewiesen (p. 26). Man könnte sie „Windmimikry“ nennen. Beobachtungen und Versuche lehren, daß mitsamt ihrer Futterpflanze in den Luftzug gestellte Phyllien viel stärker pendeln als im zugdicht geschlossenen Insectenhaus. Die Ausschläge wachsen, wie deutlich wahrzunehmen ist, mit der Stärke des Luftzuges. Zunächst sind sie stets erheblich größer als die Bewegungen, welche die Blätter der Futterpflanze im Winde zeigen. Erst allmählich passen sich die Pendelbewegungen in der Schnelligkeit denen des Laubes an; sie werden mit der Zeit offenbar passiv. Das Pendeln wird schließlich aber noch langsamer, und es macht den Eindruck, als ob das Tier in eine gegensinnige, auf die Schwingungen des Laubblattes wie eine Bremse wirkende, Bewegung verfiere. Diese Beobachtung gelang mir zwar selten (zweimal, 23./9. und 1./10. 1915), konnte aber ziemlich einwandfrei festgestellt werden. Doch ist eine scharfe Grenze zwischen aktiver und passiver Bewegung wegen der Unstetigkeit des Pendelns nicht zu ziehen.

Daß irgendein „mimetischer Wille“ vorläge, wird schon dadurch hinfällig, daß *Phyllium* auch an völlig kahl gefressenen Stöcken oder am Stamme kriechend im Winde zu pendeln beginnt. Auch in solchen Fällen hören nach einiger Zeit die aktiven Schwankungen auf, selbst bei nicht unbedeutendem Zuge. Passive, durch den Wind hervorgerufene Schwankungen sind aber selbst dann weiter zu beobachten. Allmählich verfällt das Tier auch hier in Katalepsie (es liegen nur Tagesbeobachtungen vor). Ist Katalepsie eingetreten, was durch Reizversuch, etwa durch Kneifen mit der Pinzette, leicht festgestellt werden kann, so hat offenbar jede aktive Bewegung aufgehört. Das aktive Pendeln geschieht also wohl nur so lange, bis die Bewegungsschnelligkeit des Blattes, an dessen Unterseite *Phyllium* typischerweise sitzt, von dem Tier perzipiert

worden ist. Mimetisch wertvoll könnte selbstverständlich nur ein gleich schnelles (bzw. passives) Pendeln sein.

In der Tat ist denn auch *Phyllium*, wenn es nicht gerade unter einem völlig anders geformten (Eiche) oder stark angefressenen Blatte sitzt, von der Blattoberseite aus (Vogelperspektive) kaum wahrzunehmen. Inwiefern sonst *Phyllium bioculatum* durch seine eigentümlichen Körperformen an bestimmte Blattsorten angepaßt ist, möchte ich hier aus mehreren Gründen nicht erörtern. Erstens ist die eigentliche Futterpflanze dieser Art nicht genau bekannt; zweitens sind, der Autoren und meiner Erfahrung nach, die Phyllien durchaus nicht wählerisch bezüglich ihres Futters. Infolgedessen werden sie häufig an Pflanzen sitzen, deren Blätter nicht die geringste Ähnlichkeit mit dem Insect haben. Jedoch möchte ich nicht verfehlen, hier auf BRUNNER v. WATTENWYL (p. 12, tab. 8, fig. 97 a und b) zu verweisen; dort steht, daß das Blatt der Futterpflanze von *Phyllium pulchrifolium* SERV. (*Psidium guyava*) „an der Spitze die gleiche Einschnürung wie das darauf lebende Insect am Hinterleib“ zeigt. — Unverständlich bleibt dann aber trotz alledem der starke Sexualdimorphismus. Es drängt sich sofort die Frage auf, warum das Weibchen und das Männchen nicht ein und derselben Blattsorte angepaßt sind? Sie in einem für die Mimikrytheorie günstigen Sinne zu lösen, erscheint fast aussichtslos. —

Wie für die Stabhenschrecken ist auch für *Phyllium bioculatum* in Katalepsie das Vorstrecken und dichte Aneinanderlegen der Vorderbeine charakteristisch (vgl. MEISSNER, p. 61; SCHMIDT, p. 194). Wegen der Lappen, die bei *Phyllium* an den Schenkeln auftreten, können diese selbst nicht unmittelbar aneinander gelegt werden. Es fehlt deshalb auch die für Stabhenschrecken beschriebene Einkerbung an der Innenseite der Vorderschenkel. Um so bemerkenswerter ist die Ausbildung der genannten Lappen an der Innenseite der Vorderschenkel. Der Platz für den Kopf ist in den Lappen ausgespart und zwar so, daß sogar die Fühler einen kleinen Spielraum haben (vgl. Fig. A). Die Haltung der übrigen Beinpaare ist weniger typisch; deshalb erscheint hier eine eingehende Besprechung ihrer lappigen Anhänge nebensächlicher. Nur auf zwei solche Stellen sei hingewiesen. Der konvex gekrümmte Hautlappen an der Innenseite der vorderen Tibia paßt häufig genau in die Konkavität am Vorderrande des Innenlappens des entsprechenden Femur (Fig. B). (Das soll für *Phyllium gelonius* GRAY charakteristisch sein; es bleibt jedoch fraglich, ob das eine „gute“ Art ist.) Oft überschneidet aber der Innenlappen

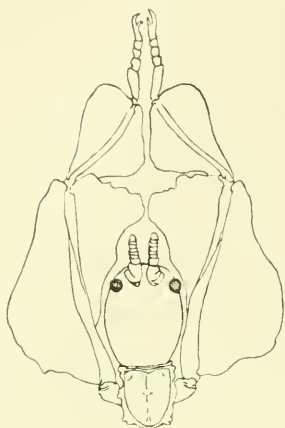


Fig. A.

Phyllium bioculatum, ♀, Vorderkörper.
— Die typische Haltung der Vorderbeine in Autokatalepsie.

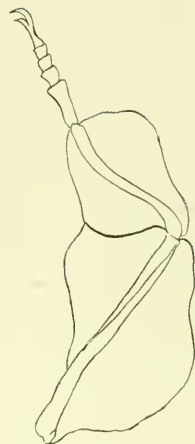


Fig. B.

Rechtes Vorderbein von *Phyllium* (?*gelonus* GRAY), um die aneinanderpassenden Lappen vom Femur und Tibia zu zeigen.

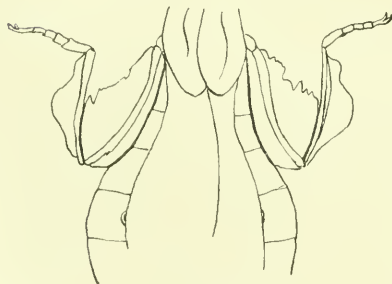


Fig. C.

Ph. bioculatum, ♂, Abdomen und drittes Beinpaar. — Zeigt, wie der Außenlappen des Hinterschenkels genau in die Konkavität des Abdomens hineinpaßt.



Fig. D.

Junge Larven von *Phyllium* an jungen *Psidium*blättern.

des Femurs den der Tibia, und es kommt auf diese Weise bei entsprechender Haltung der Beinglieder auch zu einem völligen Verschuß des Raumes zwischen beiden. Eine ähnlich auffällige Beziehung besteht zwischen den Außenlappen des hinteren Femurs und der entsprechend ausgeschnittenen Linie des Hinterleibes, so daß, falls das Bein schräg nach hinten gestreckt wird, beide kontinuierlich ineinander³ überzugehen scheinen (Fig. C). Diese Verhältnisse sind besonders deutlich bei männlichen Tieren; ihnen einen größeren Wert

für die Mimetik beizulegen, erscheint bei der großen Variabilität, der die Lappenbildung unterworfen ist, nicht erlaubt. Trotzdem sind alle diese Erscheinungen, zumal in Verbindung mit Autokatalepsie außerordentlich geeignet, die Ähnlichkeit mit einem Blatte zu erhöhen (vgl. hierzu auch PLATE, p. 23).

Die Stellung des Männchens in Katalepsie weicht von der des Weibchens nicht erheblich ab. Nur die andere Gestalt der Fühler hat eine andere Ausbildung der Innenseite der Vorderschenkel hervorgerufen. Sie schließen dicht aneinander, da die Fühler im kataleptischen Zustande (wie auch sonst) hier nicht zwischen ihnen, sondern stets annähernd parallel zueinander schräg nach hinten gehalten werden (vgl. hierzu Fig. E und Taf. 13, Fig. 2, 5, 7). Das zu



Fig. E.

Haltung des ♂ bei der Copula. —
(*Phyllium bioculatum* G. R. GRAY)
(vgl. Taf. 13, Fig. 2).

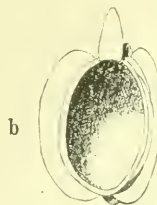


Fig. F.

Ei von *Phyllium bioculatum*.
a Querschnitt, b Längsschnitt.
5:1.

erwähnen scheint nötig, weil in fast sämtlichen Abbildungen, die mir zu Gesicht kamen (z. B. auch BREHM, 4. Aufl., tab. gegenüber p. 83) die Fühlerhaltung der Männchen falsch dargestellt wurde. Ich habe nie beobachtet, daß die Antennen nach vorn divergierend getragen werden. (Offenbar waren genadelte Sammlungsexemplare die Modelle zu jenen Abbildungen.)

Bei seinem Sitzen an der Unterseite der Blätter hält sich *Phyllium* fast stets mit den Krallen der letzten Tarsalglieder der Beine am Außenrand der Blätter fest. Der Hinterleib zeigt dabei eine sanfte Krümmung nach oben (morphologisch). Diese Haltung entspricht so der Krümmung der Blätter nach unten. Eine mimetische Bedeutung kommt dieser Haltung des Abdomens nur dann zu, wenn das Tier so sitzt, daß sein Hinterleib nach der Blattspitze weist, — wie es denn tagsüber meist zu beobachten ist.

Wie alle Autoren einstimmig angeben, läßt sich die Krümmung des Abdomens besonders häufig und stark ausgesprochen bei den jüngsten Larven aller Phasmiden beobachten. SCHLEIP (p. 51) gibt sogar an, daß nachts diese Krümmung auch bei älteren Tieren zu beobachten ist, sofern nicht ein zu großer Eivorrat den Hinterleib zu schwer hierfür macht.

MEISSNER sieht hierin wieder eine Drohbewegung, für die SCHLEIP jedoch nicht den geringsten Anhalt findet. Auch gegen den von ihm selbst angegebenen möglichen Zweck dieser Erscheinung (p. 54), daß die Hinterleibskrümmung ein zu leichtes Herabfallen vom Gezweig verhindere, führt er verschiedene Einwände an. Bei *Phyllium*-Larven hat PLATE diese merkwürdige, übrigens schon MURRAY (p. 107) bekannte Körperhaltung eingehend betrachtet. Er glaubt nicht, an die Möglichkeit einer mimetischen Beziehung zwischen der Hinterleibskrümmung und dem eingerollten Zustande der jungen Blätter denken zu dürfen (p. 25). In Verbindung mit dem negativen Geotropismus, den alle jungen Phasmidenlarven zeigen, hat diese Vermutung zwar ziemlich viel Bestechendes an sich. Kritisch betrachtet steht sie aber auf recht tönernen Füßen. Denn erstens ist die Krümmung des Hinterleibes eine ungleichsinnige zu der des jungen Blattes (Fig. D).¹⁾ (Regelmäßig habe ich beobachtet, daß die Larven, wenn sie unter eben der Knospe entsprossenen Blättern sitzen, ihren

1) Hier könnte entgegengehalten werden, daß bei *Theobroma cacao* (vgl. GOEBEL, p. 94), der wohl als eigentlich anzusprechenden Futterpflanze von *Phyllium*, die jungen Blätter eine auffallende Abwärtsbiegung zeigen, die nicht durch schlaffes Herabhängen, sondern durch eine „durch Gelenke bewirkte Krümmung“ hervorgerufen wird. GOEBEL's fig. 20 (auf p. 94) lehrt aber auf den ersten Blick, daß die Jungblätter der Kakao-pflanze sehr stark, fast vertikal, nach unten hängen und in dieser — übrigens nur zeitweisen — Lage nicht die geringste Ähnlichkeit mit der jungen *Phyllium*-Larve (weder was Gestalt noch Hinterleibskrümmung anlangt) haben.

Hinterleib gerade entgegengesetzt zu den Blättern krümmen.) Zweitens: Selbst wenn die von PLATE bezweifelte Vermutung für *Phyllium* zuträfe, so entstände dann doch die neue Frage, warum die Stabhenschrecken dieselbe Angewohnheit haben. —

Phyllium setzt einer Entfernung aus seiner Lage an der Unterseite der Blätter heftigen Widerstand entgegen und opfert leicht ein oder mehrere Beine. Doch scheint eine besondere Neigung zu Autotomie nicht vorzuliegen. Bezüglich der Regeneration verloren gegangener Glieder wüßte ich nichts Neues hinzuzufügen (vgl. PRZIBRAM, MEISSNER und S. 243).

Stabhenschrecken haben die Gewohnheit, sich in Katalepsie vom Gezweig auf den Boden fallen zu lassen („dropping reaction“, STOCKARD, I., p. 49). Durch ihre längliche Gestalt sind sie hierzu ja auch sehr gut geeignet. Zweck dieser Erscheinung soll sein, sich möglichst rasch den Blicken eines Feindes zu entziehen. Welche Bedeutung diese „dropping reaction“ für *Phyllium* haben könnte, ist nicht einleuchtend. Am Boden würde der Feind ein blattähnliches Tier leichter wahrnehmen, als am belaubten Baum. Tatsächlich existiert eine typische „dropping reaction“ bei *Phyllium* auch nicht. Bringt man ein Wandelndes Blatt künstlich zu Fall, so weiß es sich mit Hilfe der Elytren in Kürze so zu drehen, daß es stets mit den Füßen auf dem Boden ankommt, dort also eine Lage einnimmt, die seiner gewöhnlichen Stellung an den Blättern gerade entgegengesetzt ist. Selbst wenn das Tier beim Fall in kataleptischem Zustande ist, findet diese Wendung statt, so daß die Tätigkeit der Elytren hierbei wohl kaum als aktiv anzusprechen ist. Andererseits ist es aber leicht möglich, das in Katalepsie befindliche Tier in Rückenlage zu bringen, in der es unter Umständen stundenlang verharren kann.

Besonders interessant ist endlich noch, daß es mehrmals gelang, eine nur einseitige Autokatalepsie bei *Phyllium* hervorzurufen (Fig. 7).

II. Über die Färbung von *Phyllium*.

Bei der blattartigen Gestalt, die allen Phyllien eigen ist, liegt es sehr nahe, daß die Farbe dieser Tiere grün sein muß. Farbenvariationen kommen bei *Phyllium* allerdings zuweilen vor. Den älteren Autoren (z. B. STOLL) haben wohl meist tote Objekte vorgelegen. Da konservierende Mittel und auch das Trocknen die Farbe

sehr schnell und stark verändern, sind solche Abbildungen bezüglich der Färbung oft wenig lebenswahr. Aus einem derartigen auf Farbänderung beruhenden Irrtum ist wohl auch LINNÉ's Namengebung (*Gryllus siccifolius*, p. 425) zu verstehen. (Jedes konservierte Wandelnde Blatt macht in der Sammlung stets einen mehr oder minder „vertrockneten“ Eindruck.) PLATE bildet auf tab. 9 (fig. 4) ein völlig rehbraunes Exemplar von *Phyllium pulchrifolium* ab. Diese Farbe habe ich bei meiner Art auch mehrmals beobachtet. Häufiger treten dagegen völlig schwefelgelbe Exemplare auf; jedoch sind totale Farbvarietäten bei *Ph. bioculatum* scheinbar noch seltener als bei der PLATE'schen Art. Unter etwa 300 von mir beobachteten Stücken befanden sich nur zwei ganz gelbe, ein ganz braunes und ein ganz rotes. Partielle Gelbfärbungen sind hingegen viel häufiger, während rote Flecken (wenigstens bei meiner Species) durchaus nicht die Regel zu sein scheinen, wie man nach den meisten Buntabbildungen (z. B. auch BREHM, 4. Aufl., tab. ggbr. p. 83) annehmen möchte. Immerhin ist die von PLATE (p. 27) bezweifelte Angabe seines ceylonischen Sammlers, daß die Art der Futterpflanze mitbestimmend auf die Verteilung der Färbung einwirke, nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen, wenn daraus auch nicht gleich Schlüsse auf eine Anpassung zu ziehen sind. Man könnte das Erscheinen der roten oder braunen Flecke vielleicht rein physiologisch aus der anderen Nahrung (Theobroma-Futter) erklären. Mimetisch eher bedeutungsvoll scheint mir hingegen, daß bei fast allen Exemplaren, die mir zu Gesicht kamen, besonders am blattförmig verbreiterten Hinterleib und an den Beinlappen, randständig (und häufig symmetrisch) bräunlich-graue, unregelmäßige Flecken auftreten, gleichsam als ob es für den Schutz der Tiere darauf ankäme, auch krankhaft verunstaltete Blätter „nachzuahmen“.

Die Hauptfärbung der älteren Larven und der Imagines ist aber stets ein sattes Grün auf der Unterseite, während die Oberseite und, wo solche vorhanden, auch die Elytren lichter gefärbt sind. Das zu erwähnen und damit die von PLATE ausgesprochene Vermutung zu bestätigen, erscheint wertvoll im Hinblick darauf, daß die Tiere — wenigstens tagsüber, wo Färbungseigentümlichkeiten allein ein mimetischer Wert beigemessen werden kann — fast ausschließlich an der Unterseite der Blätter, die wohl ausnahmslos oben dunkler als unten sind, sitzen. Die infolge dieser eigentümlichen Lebensweise nach oben weisende (m o r p h o l o g i s c h e)

Unterseite des Tiers entspricht so in der Tat bezüglich der Färbung der Blattoberseite.

Die Elytren sind beim Weibchen von gleicher Farbe wie die Oberseite des Abdomens; sie werden nicht dicht an dasselbe gepreßt, sondern zeigen sich stets mehr oder weniger locker aufliegend, wie denn auch der Hinterleib selbst nicht völlig platt, sondern stets dorsal schwach konkav ist und, namentlich am caudalen Ende, sanft geschwungene Linienführung zeigt. (Auch hierdurch wird — natürlich im Hinblick auf die eigentümliche Haltung der Tiere — die Ähnlichkeit mit einem Blatt, das fast allgemein oben konvex ist, erhöht.) Glashelle Flecken, die vielleicht nur Anzeichen einer im Larvenleben erhaltenen Verletzung darstellen, konnte ich nicht beobachten; bei *Ph. pulchrifolium* sollen solche hingegen auftreten (PLATE, p. 27). Die Flügel sind beim Weibchen völlig rudimentär und nur 4 mm lang. PLATE hat auch hierüber eingehend berichtet (p. 26, 65). Beim Männchen zeigen im Gegensatz zum Weibchen die etwas dunkler als der Hinterleib gefärbten Elytren eine weitgehende Rückbildung, während die Flügel wohl ausgebildet sind. Sie sind netzartig und fast durchsichtig, doch so dicht im zusammengelegten Zustande, daß die Farbe des Hinterleibs kaum hindurchschimmert. Im gefalteten Zustande liegt die Spitze des linken Flügels stets über der des rechten. Sie befähigen das Tier zu kurzen, schwerfälligen Flügen. Sonst werden sie so gut wie nicht bewegt, sondern bleiben, selbst bei recht seltsamen Stellungen, gerade nach hinten gestreckt (vgl. Taf. 13, Fig. 2). Schließlich unterscheidet sich das Männchen noch durch das Auftreten von kleinen, durchsichtigen Augenflecken auf dem fünften (bei Einrechnung des „Segmentum medianum“) Hinterleibssegmente. Welche Bedeutung diesen Flecken zukommen könnte, ist mir nicht bekannt. Vielleicht existiert eine Futterpflanze, die ähnliche Abzeichen auf der Blattspreite zeigt. Andererseits könnten sie aber auch als ein Abschreckmittel aufgefaßt werden. Dafür spräche, daß sie auf der Unterseite des Abdomen etwas prägnanter hervortreten als oben. Wie häufig schon erwähnt, zeigt diese in normaler Stellung nach oben.

Für das Auftreten von Farbvarietäten bei *Phyllium* läßt sich eine Vererbung nicht feststellen. Sie scheinen vielmehr ebenso sprunghaft zu verschwinden, wie sie auftauchen. Wenigstens erschienen sowohl in der ersten, als selbst in der zweiten Generation der Nachzucht eines Paares, das aus einem völlig schwefelgelben

Männchen und einem grün und gelb gescheckten Weibchen bestand, ausschließlich grüne Tiere.

Im Laufe seiner Entwicklung macht *Phyllium* einen bemerkenswerten Farbwechsel durch. Es unterscheidet sich darin aber kaum von den übrigen Gliedern seiner Familie. Dieser ontogenetische Farbwechsel wurde für *Carausius morosus* eingehend von MEISSNER beschrieben; seine Angaben hat SCHLEIP später bestätigt. Viel auffälliger als hier tritt er aber bei den Phyllinen auf. Es ist also kein Wunder, daß er von fast allen Beobachtern bemerkt wurde.

Für alle Arten wird einstimmig angegeben, daß die Larven rot- bis gelblichbraun das Ei verlassen, meist aber noch vor der ersten Häutung heller und gelblichgrün werden und nachher nur noch durch unregelmäßige bräunliche Flecken und Streifen Reste des Jugendkleides verraten. Nach der zweiten Häutung sind aber auch diese verschwunden und (bei Fütterung mit *Quercus cerris* L.) tritt dann die definitive reine Grünfärbung auf. Ein Sexualdimorphismus unter den Larven ist erst nach der vierten oder fünften Häutung wahrzunehmen. Dieser spricht sich in der etwas anderen Gestalt des Abdomens anfänglich weniger deutlich aus, als im Auftreten der oben schon besprochenen Augenflecke am fünften Hinterleibssegmente beim ♂ (nur für *Phyllium bioculatum* zutreffend?).

Während die älteren Autoren diesen im Laufe der Entwicklung sich vollziehenden Farbwechsel zwar alle beobachteten, aber über den möglichen Zweck und seine Ursachen nicht weiter nach einer Erklärung suchten, haben zuerst BECQUEREL und BROGNIART die Behauptung aufgestellt (p. 1300), daß die Farbe der Larve das Ursprüngliche sei, und das Grün erst infolge der Laubnahrung auftrete. Durch spektroskopische Untersuchung konstatierten sie, daß die zwischen den Zellen der Hypodermis auftretenden grünen Körner eine nahe Verwandtschaft zum Chlorophyll zeigen. Weitere Schlüsse haben sie hieraus meines Wissens nicht gezogen. Die einzigen Möglichkeiten, wie man sich das Auftreten von „Chlorophyll“-Körnern in der Hypodermis vorstellen könnte, wären entweder, daß das mit dem Pflanzenlaub aufgenommene Chlorophyll direkt oder wenig verändert durch die Hämolymphe dorthin gebracht wird, oder, daß das Tier selbst einen dem Chlorophyll spektroskopisch ähnlichen Körper physiologisch aufbaut. PRZIBRAM (I., p. 163/65) hat — allerdings bei *Sphodromantis* — aufs deutlichste widerlegt, daß der grüne Hautfarbstoff abhängig von chlorophyllführender Nahrung sei (Ver-

suche mit Rohrzucker, Psychodamücken und Läusen von etiolierten Pflanzen). Es besteht, wie sich allerdings nicht leugnen läßt, ein ziemlich beträchtlicher Unterschied zwischen *Mantis* und *Phyllium*, besonders deshalb, weil jene ausschließlich zoophag, dieses aber phytophag ist. Hierauf hat BROGNIART (II, p. XVI) nachdrücklich verwiesen; er behauptet, daß die grüne Farbe der *Mantis* an ein Pigment, das er nicht zu analysieren vermochte, gebunden sei, während bei *Phyllium* eben ein dem Chlorophyll (fast) identischer Stoff die Grünfärbung hervorriefe. Meine diesbezüglichen Versuche (Fütterung der Phyllien mit etioliertem Eichenlaub) sind noch nicht völlig abgeschlossen; soviel ich bisher aber sehen kann, braucht dieser chlorophyllähnliche Körper durchaus nicht in einem direkten Verhältnisse zum Pflanzenchlorophyll zu stehen, sondern dürfte eine wesentlich andersartige, animalische Bildung sein.¹⁾ Für BROGNIART spricht allerdings, daß sich der grüne Farbstoff der Phyllien mit Alkohol ebenso leicht ausziehen läßt wie Blattgrün aus Pflanzen.

Beachtenswerte Erklärungen über den Zweck des dunkelfarbigem Jugendkleides bei *Phyllium* hat zuerst PLATE (p. 25) gegeben. Gewiß ist seine Annahme sehr bestechend, da sie sehr zugunsten der Mimikry spricht. Nicht nur die Ähnlichkeit der Larven mit den eben der Knospe entsprossenen Blättern bezüglich Färbung und Größe, sondern auch der hier wieder anzuführende negative Geotropismus, der die jungen Larven an die Vegetationspole der Pflanze führt, scheinen hiervon beinahe zu überzeugen. Doch bedarf es auch hier einiger Vorsicht. Um mich nicht zu wiederholen, verweise ich auf S. 236, wo ich auf den bedingten Wert, der dem negativen Geotropismus²⁾ und der merkwürdigen Körperhaltung für die Mimikry zuzusprechen sei, hindeutete. Da sich ähnliche Zweifel auch bei kritischer Betrachtung der Larvenfärbung einstellen dürften, so erscheint mir annehmbarer, was HEYMONS (p. 83) kurz über eine Beziehung zwischen Farbe des Eidotters und Larven-

1) Hier wäre vielleicht zu erwähnen, daß SEITZ (47. Ber. Senckenberg. Nat. Ges.) obenstehender Vermutung widersprechende Feststellungen für *Pharmacophaga* und *Ornithoptera* (Lepidopt.) gemacht hat, bei denen ekel-erregende Öle, die in den Futterpflanzen (Osterluzi-Arten) enthalten sind, unverändert auf Raupe und Falter übergehen.

2) Offenbar besteht der Zweck des negativen Geotropismus der Phasmidenlarven darin, die noch jungen, weniger beißkräftigen Tiere an die Spitze der Blätter, wo das zarteste Laub zu finden ist, zu treiben.

färbung sagt. Es wäre nun nachzuprüfen, ob etwa die rotbraune oder gelbrote Farbe der Larve auf noch unverarbeitete und über den ganzen Körper verteilte Reste des embryonalen Nahrungsdotters zurückzuführen ist. Zu bemerken ist hierzu schon jetzt, daß der Dotter bezüglich der Farbe in der Tat dem Larvenkleide ähnelt.

Neben dem ontogenetischen Farbwechsel tritt bei einigen Phasmen (mindestens bei der Gattung *Carausius*) auch ein physiologischer Farbwechsel auf. DE SINÉTY (p. 138) hat ihn als erster beobachtet, und SCHLEIP stellte genaueste Untersuchungen darüber an. Er beruht auf einer horizontalen und vertikalen Wanderung des gelbroten und braunen Pigments innerhalb der Hypodermiszellen. Besonders bemerkenswert erscheint dieser Farbwechsel im Hinblick auf seine Periodizität. Hier näher auf die dabei obwaltenden Umstände einzugehen, erscheint aber überflüssig, weil ein physiologischer Farbwechsel (in ähnlicher Form wie bei *Carausius*) bei *Phyllium bioculatum* bestimmt nicht nachzuweisen ist, selbst nicht unter experimentellen Bedingungen (vgl. hierzu PRZIBRAM II, p. 612). Inwiefern Futterwechsel farbändernd einwirkt, sind die Versuche noch nicht abgeschlossen. Einstweilen muß ich auf die S. 238 gegebenen Andeutungen verweisen.

III. Über die Nahrung und über sonstige Eigentümlichkeiten aus der Biologie von *Ph. bioculatum*.

a) Nahrung.

In Ceylon sollen die Larven des *Phyllium pulchrifolium* SERV. besonders an Kakaobäumen (*Theobroma kakao*) und an zwei anderen Pflanzen (Goa und Bocara der Singhalesen) vorkommen. Bei künstlicher Züchtung werden in Ceylon Guavablätter (*Psidium guyava*) gereicht. Ich möchte hier keine detaillierte Schilderung über die bisher als Futter für *Phyllium* geeignet befundenen Pflanzen geben; man vergleiche hierzu die Literatur.

Ich habe die Tiere mit dem Laub junger Topfeichen gefüttert, wobei sich herausstellte, daß besonders gern Blätter der *Quercus cerris* L. genommen und sogar denen unserer und amerikanischen Eichen vorgezogen wurden. Larven und Jungtiere verschmähen die derben Blätter der als eigentliche Futterpflanzen angegebenen Myrtaceen. Doch wurde beobachtet, daß ältere Stücke auch vom Myr-

taceenlaub fraßen, aber bald wieder, wenn die Gelegenheit dazu geboten war, zu den Eichpflanzen zurückkehrten. Die Versuche, die mit *Myrtus* sp. und *Psidium cattleyanum* (vom Bot. Garten, Berlin-Dahlem; Speciesname unverbürgt) angestellt wurden, überzeugten mich von der merkwürdigen Vorliebe des *Ph. bioculatum* für Eichenlaub.

Unschwer lassen sich Gründe für diese Vorliebe und für die Verschmähung der „eigentlichen“ Futterpflanze finden. Schon die Annahme mag zur Erklärung genügen, daß unserer Art, zumal in Anbetracht ihrer großen geographischen Verbreitung, der Genuß von Eichblättern nicht fremd sein dürfte. Zudem herrscht in unseren Insectarien nie ein so hoher Luftfeuchtigkeitsgehalt wie in den Tropen, und man möchte deshalb annehmen, daß aus Flüssigkeitsbedürfnis das saftigere Laub der Eiche den mehr lederartigen *Psidium*blättern vorgezogen wird. Für eine gedeihliche Entwicklung ist regentrocknes Futter die Hauptbedingung. PLATE hebt hervor, daß besonders die Larven sehr empfindlich sind. Das ist sicher richtig; die Sterblichkeit ist unter ihnen aber besonders hoch, wenn man statt getopfter Pflanzen geschnittene Zweige verfüttert. Auch mit Mehltau behaftete Blätter sind den Larven unzutraglich. Mit Vorliebe zehren sie aber an dem eben der Knospe entsprossenen Laub. Wie schon erwähnt, treibt sie der negative Geotropismus an die höchste Spitze der Zweige. Wie die Stabheuschrecken (*Haplopus* nach STOCKARD, I, p. 49; *Carausius* nach MEISSNER, p. 57), so frißt auch *Phyllium* sehr unökonomisch, im Gegensatz zu Heuschrecken und Schmetterlingsraupen. Larven sowohl wie Imagines beißen dort an, wo es ihnen gerade bequem erscheint, und schneiden auf diese Weise oft große Teile eines Blattes ab, die ungenützt zu Boden fallen. Die Futterpflanze wird auf diese Weise sehr rasch kahl gefressen.

Ph. bioculatum ist rein phytophag; Kannibalismus, wie er von MEISSNER bei *Carausius* beobachtet und von PLATE wegen verstümmelt aufgefundenen Exemplare von *Ph. pulchrifolium* angenommen wurde, kommt bei meiner Art bestimmt nicht vor. Tiere, die man lange hungern ließ, taten sich gegenseitig nichts, fielen aber über gereichtes Futter (selbst am Tage) gierig her. Bei längerem Futterentzug treten jedoch — offenbar in der Hauptsache aus Flüssigkeitsmangel — am Rande des Hinterleibs, der Elytren und der Beinlappen Nekrosen auf, die ohne weiteren Schaden und ohne Narbenbildung verheilen, wenn rechtzeitig die Hungerperiode beendet wird. Solche Be-

schädigungen mögen wohl den Eindruck hervorrufen, als seien sie Zeugen eines Kannibalismus (ebensogut könnten sie natürlich Fraßspuren von Feinden der Tiere sein). Sind Larven davon befallen, so zeigen sich schon nach der folgenden Häutung deutliche Regenerationspuren; nach der nächsten Häutung sind die Schäden ganz beseitigt. — Gelegentlich wurde beobachtet, daß die abgestreifte Haut, ebenso wie bei anderen Phasmiden, gleich nach der Häutung aufgefressen wird.

b) Heranwachsen.

Die Larven wachsen bei guter Fütterung (Topfeichen) und bei einer Temperatur von etwa 20°—24° C ziemlich schnell heran. Die erste Häutung findet spätestens 3—4 Wochen nach dem Schlüpfen statt. [MURRAY (p. 109) gibt unbegreiflicherweise $\frac{3}{4}$ Jahr für die Zeit bis zur ersten Häutung an. Das ist sicher falsch; zweifelsohne hat er die ersten Häutungen ganz übersehen, wie denn schon aus der geringen Zahl (3) der von ihm angegebenen Häutungen hervorgeht.] Der Zeitraum zwischen der ersten und zweiten Häutung usf. beträgt etwa 18—22 Tage. Nach 120—130 Tagen ist das Imaginalstadium erreicht, nachdem 6, in seltenen Fällen 5 Häutungen stattgefunden haben. Ähnlich genaue Angaben hierüber scheint GREEN für *Ph. pulchrifolium* gemacht zu haben; leider stand mir aber seine Arbeit nicht zur Verfügung. Ich kann mich deshalb nur an das halten, was PLATE darüber berichtet (p. 31). Demnach beträgt die Lebensdauer eines Weibchens dieser Art 243 Tage. *Ph. bioculatum* scheint — soweit sich das nach meinen Gefangenschaftsbeobachtungen überhaupt feststellen läßt — kurzlebiger zu sein; 210 Tage ist hier der Durchschnitt der Lebensdauer, maximal 223 Tage; davon entfallen 125 Tage auf das Larven-, und etwa 95 Tage auf das Imago-leben (nur für Weibchen zutreffend). PLATE gibt hierfür ähnliche Zeiten an (3 Monate).

Er hat sich über diesen Punkt überhaupt ziemlich eingehend ausgesprochen, weil er die „langsame“ Entwicklung von *Ph. pulchrifolium* für das verhältnismäßig seltene Vorkommen der Tiere trotz ihrer ausgezeichneten Schutzanpassungen verantwortlich machen zu müssen glaubt. Wenn man aber bedenkt, welch beträchtliche Größenzunahme das Wandelnde Blatt vom Larvenstadium bis zur Imago erfährt, so erscheint eine Zeit von 4 Monaten bis zum Eintritte der Geschlechtsreife durchaus nicht übermäßig lang.

Ich will hier nicht auf Einzelheiten der Wachstums- und Lebens-

dauer eingehen, weil diese doch mehr oder weniger abhängig von äußeren Bedingungen sein dürften. Nur einige biologisch nicht bedeutungslose Tatsachen seien erwähnt, da sie bei weiter unten folgenden Betrachtungen mit herangezogen werden müssen. Die männlichen Tiere wachsen schneller als die Weibchen, häuten sich im allgemeinen ein-, zuweilen zweimal weniger als diese und leben nach der Imagowerdung, von welchem Zeitpunkte an sie Nahrung überhaupt nicht mehr zu sich nehmen, nur noch recht kurze Zeit. Schon einige ($1\frac{1}{2}$ —3) Wochen nach erfolgter Begattung (oder Begattungen, vgl. hierüber S. 246) sterben die Männchen in der Regel ab. Handelt es sich um gleichzeitig aus dem Ei geschlüpfte Larven beider Geschlechter, so sind die Männchen meist schon längst tot, wenn die Weibchen endlich die Geschlechtsreife erlangt haben. Diese wachsen also bedeutend langsamer heran, leben nach Erlangung der Reife noch gut drei Monate und fressen dabei reichlich. Merkwürdig erscheint mir die Mitteilung MURRAY's, daß sein Tier 18 Monate gelebt habe. Da ein Irrtum kaum vorliegen kann, so wird angenommen, daß das ihm gereichte Futter (Fuchsie, Myrthe), vielleicht auch die Temperatur, nicht richtig zusagend waren und deshalb verzögernd auf das Wachstum eingewirkt haben mögen.

Da sich als durchschnittliche Lebensdauer eines Weibchens von *Ph. bioculatum* 7 Monate ergeben haben und davon die letzten 3 der Eiablage dienen, so ist der Rest des Jahres (5—8 Monate) als Entwicklungsdauer des Eies anzunehmen. Bei anderen Phasmiden war aufgefallen, daß diese großen Schwankungen unterworfen ist, ohne daß man bisher einleuchtende Gründe dafür geltend machen konnte. Besonders MARIE DAIBER (p. 179—180) hat hierüber Betrachtungen angestellt und über den Zweck dieser Einrichtung nachgedacht. Angestrebte Verminderung der Inzuchtmöglichkeit (wie bei gewissen Schnecken) kann bei der bei Phasmiden weit verbreiteten Parthenogenese nicht in Frage kommen. Vielleicht bezweckt aber das ungleichzeitige Ausschlüpfen, die Ernährung der Nachkommenschaft sicherzustellen, bzw. die verschiedenen schnelle Entwicklung beider Geschlechter in etwas auszugleichen. Leider machen sich infolge dieser Sachlage aber auch gewisse Schwierigkeiten bemerkbar, die nicht bedeutungslos zu sein scheinen, wie sich weiter unten zeigen wird.

c) Begattung.

Wegen der relativen Seltenheit des Auftretens der Männchen und der damit zweifellos irgendwie in Verbindung stehenden, häufig vorkommenden Parthenogenese bei Phasmiden, ist eine Begattung nur selten beobachtet worden. Meines Wissens hat nur STOCKARD (I, p. 49—58) eingehend darüber bei *Haplopus mayeri* CAUD. berichtet und interessante Experimente über den Begattungstrieb („mating instincts“) angestellt (fig. 1, p. 57; tab. 3 fig. 4—5).

Bei *Phyllium* verläuft die Begattung in ähnlicher Weise, nur ist die Körperhaltung des Männchens dabei eine wesentlich andere und wohl einzig dastehende. Ich fand hierüber in der Literatur nur eine einzige, völlig unzutreffende, ja undenkbbare Angabe bei JOLY (p. 10; accouplement „par opposition directe des parties génitales, c'est-à-dire thorax à thorax, ventre à ventre“). Männchen und Weibchen sollen sich in dieser Lage während der Begattung am Laube festhalten. Demgegenüber kann ich berichtigen und durch eine photographische Aufnahme (Taf. 13, Fig. 2) belegen, daß sich das Männchen wie bei anderen Phasmiden auf dem Rücken des Weibchens festhält. Während aber das Männchen von *Haplopus mayeri* (STOCKARD, I, und ebenso das von *Mantis*, vgl. PRZIBRAM, III, p. 148, fig. 2) mit seinem Abdomen seitlich um dasjenige des Weibchens herumgreift, um mit seinem Begattungsorgan das löffelartige Operculum zu erreichen, muß bei *Phyllium* infolge des stark verbreiterten Hinterleibs das männliche Abdomen in großem Bogen um das Hinterende des Weibchens herumgeführt werden (s. Fig. 2). Aus dieser merkwürdigen Körperhaltung resultiert, daß sich das Männchen nicht am Thorax oder an den Beinen des Weibchens festhalten kann. Es klammert sich vielmehr mit den äußersten Zehengliedern an den hinteren Rippen der blattartigen Elytren des Weibchens an und vollzieht in dieser Stellung die Copula. Aus dieser wesentlich andersartigen Haltung des Männchens bei der Begattung ist auf eine recht abweichende Ausbildung der äußeren Sexualorgane bei *Phyllium* (in beiden Geschlechtern) zu schließen. Über die Dauer der Copula liegt nur eine einzige Angabe von STOCKARD (I, p. 49) für *Haplopus* vor. Diese trifft auch für *Phyllium* zu. Doch bedarf es der Erwähnung, daß die Begattung in den meisten Fällen mehrere Stunden dauert. Sie findet durchaus nicht nur in der Nacht statt (wie JOLY, p. 10, angibt). Daß ein Männchen mehrere Weibchen begatten kann, wurde hingegen schon

von JOLY richtig bemerkt. Wie schon erwähnt, ist das Männchen kurzlebig und stirbt zwei, spätestens vier Wochen nach der Imago-
werdung.

Oben wurde bereits betont, daß das Weibchen während der Begattung gewöhnlich in völliger Katalepsie verharret. Es lassen sich bei ihm nicht die geringsten Zeichen sexueller Erregung wahrnehmen. Das weibliche Tier streckt beide Vorderbeine nach vorn, reagiert auf leichte Reize (Berührung mit dem Finger, Bewegung der Futterpflanze) absolut negativ und bleibt während der ganzen Dauer des Aktes völlig teilnahmslos, unbeweglich und ruhig. Es zeigt weder vor noch nach der Begattung jene Nervosität, wie etwa von *Mantis*-artigen Orthopteren berichtet wird (z. B. BARTELS, p. 22—24, tab. 5—6). Ein Kannibalismus liegt dem phlegmatischen *Phyllium* fern; infolgedessen vollzieht sich die Begattung auch ganz gefahrlos für das Männchen.

Dieses hingegen zeigt sich besonders vor derselben erregt, was aus nervösem Zittern der Antennen und Flügel hervorzugehen scheint. Wird ein Männchen in die Nähe eines copulierenden Paares gebracht, so zeigen beide Männchen deutliche Spuren einer nicht oberflächlichen Erregung; das Weibchen bleibt aber auch in solchen Fällen völlig gleichgültig. Wie mit Schmetterlingen machte ich auch mit *Phyllium* Versuche über die Intensität dieser Erregung. Bei beiden habe ich beobachtet, daß ein Männchen, das gewaltsam aus der Copula entfernt wurde, dann sofort und schnell wieder die Vereinigung mit dem Weibchen sucht, wenn ein anderes (bisher unbeteiligtes) Männchen in die Nähe gebracht wird. Sonst dauert es oft sehr lange oder gelingt gar nicht, das Männchen von neuem zur Begattung zu veranlassen. In einem etwas seltsamen Gegensatz hierzu stehen die Experimente, die STOCKARD (I, p. 55—56, fig. 1, p. 57; tab. 3 fig. 5) bei der Begattung von *Haplopus* anstellte. Nach ihm copulierten Männchen ein kurzes Stück eines weiblichen Hinterleibs, das an einem mit künstlichen Beinen versehenen Zweigstück befestigt war. Über den biologischen Wert solcher etwas excentrischen Experimente mag man zweierlei Meinung sein. Immerhin geht daraus mit Sicherheit hervor, daß dem Gesichtssinn gegenüber dem Geruchssinn bei Phasmiden eine sehr untergeordnete Bedeutung zukommt. Die Beobachtung STOCKARD'S (I, p. 58), daß das Männchen von *Haplopus* ein in horizontaler Lage befindliches Weibchen für die Begattung bevorzugt, trifft für *Phyllium* kaum zu.

Da das Männchen während und vor der Begattung ziemlich

nervös und empfindsam ist, konnten Experimente im Stile STOCKARD's nicht ausgeführt werden. Selbstverständlich erschienen auch Versuche, kopflose oder sonst schwer beschädigte Männchen zur Begattung heranzuziehen, von vornherein aussichtslos, während sie bei Mantis zur Beobachtung gelangten (vgl. TÜMPEL, p. 175). Nach ihm kann selbst noch ein Hinterleibsstumpf des Männchens die Befruchtung vollziehen. Bei diesen Formen erscheint die große Lebenszähigkeit solcher Fragmente als ein kleines Kompensativ gegen die Gefahren, die dem Aussterben dieser Tiere infolge des merkwürdigen Kannibalismus der Weibchen drohen. Bei den Phasmiden hingegen spielt die zweigeschlechtliche Fortpflanzung überhaupt eine mehr oder minder untergeordnete Rolle, da hier die Parthenogenese eine sehr weite Verbreitung zeigt (hierüber vgl. S. 251).

Ich habe auch beobachtet, daß ein Weibchen nacheinander von mehreren Männchen begattet wurde. Ob damit irgendeine Einwirkung auf die Zahl der abzulegenden befruchteten Eier und damit ein geschlechtsbestimmender Einfluß verbunden ist, ließ sich nicht genau ermitteln.

d) Eiablage.

Etwa 14—20 Tage nach stattgehabter Begattung beginnt das Weibchen mit der Eiablage. PLATE hat über die Zahl der Eier, die ein Weibchen ablegt, genaue Angaben gemacht (p. 31, Fußnote). *Phyllium bioculatum* ist aber scheinbar fruchtbarer als *Ph. pulchri-folium*. Die durchschnittliche Tagesleistung sind dort fast zwei, hier ein Ei. Ein Weibchen von *Ph. bioculatum* legte in 62 Tagen 117 Eier, ein anderes in 11 Tagen 21 Eier (starb dann durch unglücklichen Zufall). Das Ei wird vor der Ablage eine Zeitlang im Eiträger gehalten und dann mit einem kräftigen Schwung des Hinterleibs weit weggeschleudert. Die dazu aufgewandte Kraft muß ziemlich erheblich sein, denn oft wurden Eier mehr als $\frac{1}{2}$ m weit von dem Platze, unter dem die Eierlegende saß, aufgefunden. Dies zu erwähnen, erscheint wichtig im Hinblick auf die Tatsache, daß stabförmige Phasmiden ihre Eier einfach zu Boden fallen lassen (*Haplopus*, STOCKARD, I., p. 47; MEISSNER [p. 93] für *Carausius*). Dem bei *Phyllium* zu beobachtenden Verhalten liegt zweifellos die instinktive Absicht zugrunde, die Eier möglichst weit zu verbreiten, um der Nachkommenschaft die Ernährung sicherer zu stellen.

e) Die Eier.

Über die Eier der Phasmiden ist immer noch sehr wenig bekannt, obwohl auch ihnen ein hoher Wert für die Beurteilung der Mimikry zukommt. Vor längerer Zeit hat KAUPE (1871) eine Zusammenstellung der ihm bekannten Phasmideneier gegeben. Er beschreibt (p. 24) ein Ei von *Ph. siccifolium* L. (tab. 1 fig. 26). Mit den Eiern anderer Phyllienarten hat es aber nur sehr wenig Ähnlichkeit. Auf seiner tab. 6 bringt MURRAY eine nicht sonderlich gute Reproduktion eines Eies von *Phyllium scythe* (fig. 1—4). JOLY (tab. 4, fig. 5—13) gibt ebenfalls eine allerdings ziemlich mäßige Abbildung eines Eies, angeblich von *Ph. (crurifolium) DE HAAN*) *bioculatum* GRAY. Sie ist so undeutlich, daß auf die Species, zu der diese Eiform gehört, nicht geschlossen werden kann. Wirklich einwandfreie Abbildungen des *Phyllium*-Eies existieren meines Wissens aber noch nicht. Und deshalb gestatte ich mir, hier einige Skizzen (S. 235, Fig. F) und (in etwa natürlicher Größe gehaltene) photographische Aufnahmen (Taf. 13, Fig. 3, 4) zu geben.

Schon lange bekannt ist die auffallende Übereinstimmung, die die meisten Phasmideneier mit Pflanzensamen zeigen. Weniger typisch in diesem Sinne ausgebildet erscheint das Ei von *Carausius morosus*, mehr schon das von *Haplopus mayeri*. STOCKARD (I, p. 46, tab. 1 fig. 4a) wies nach, daß es dem Samen der Futterpflanze von *Haplopus (Suriana maritima)*, besonders was Größe und Farbe anlangt, beinahe gleiche. Wie aus meinen Abbildungen hervorgeht, trifft auch für die Eier von *Phyllium bioculatum* die große Ähnlichkeit mit Pflanzensamen zu. Bis jetzt ist es mir aber noch nicht gelungen, irgendeinen Samen zu ermitteln, der den Eiern völlig oder auch nur annähernd gleicht. MURRAY (p. 99) meint, sie wären den Samenkörnern von *Mirabilis jalapa*, denen man die Ecken entfernt habe, ähnlich. Spätere Autoren haben andere mehr oder minder treffende Vergleiche gezogen. Tatsache bleibt nur, daß die *Phyllium*-Eier einige Ähnlichkeit, aber durchaus keine völlige Übereinstimmung mit gewissen Cruciferen- und Umbelliferensamen zeigen.

Aber nicht allein durch die Form, sondern auch durch das Aussehen, und selbst bezüglich histologischer Details (vgl. JOLY, p. 11; HENNEGUY, p. 18, fig. 1) weisen die Phyllieneier bemerkenswerte Beziehungen zu pflanzlichen Gebilden auf. Kein Wunder also, daß beinahe alle Autoren in diesen Objekten durch Anpassung aufs höchste vor natürlichen Feinden geschützte Gegenstände sehen.

Diese Meinung ist aber recht schwach begründet. Überlegt man sich nämlich, was für Tiere als Feinde dieser Eier in Betracht kommen, so wird man höchstens Vögel und Schlupfwespen anführen können. Ersteren gegenüber wäre diese Schutzanpassung aber schon aus folgendem Grunde eine sehr zweifelhafte. Zwar ist sicher, daß Vögel und andere Tiere, die sich von Insecteneiern nähren, irregeleitet werden könnten. Aber andererseits ist auch das Heer der körnerfressenden Vögel nicht unbeträchtlich; sie würden sicher auch diesen vermeintlichen „Samen“ fressen, da er sich ja äußerlich rein gar nicht von Pflanzensamen unterscheidet. Etwas anderes wäre, wenn das Ei nebenbei noch durch irgendeinen chemischen Stoff geschützt wäre, der auf der Zunge des Feindes einen bitteren oder sonst unangenehmen Geschmack hervorriefe. Dann könnte man annehmen, daß erfahrungsgemäß das Fressen derartig geschützter Eier unterlassen würde. Analoge Fälle (echte Mimikry der Schmetterlinge) liegen ja in Menge vor. — Körnerfressende Vögel (Versuche mit Hühnern) picken den vermeintlichen Samen (*Carausius*- und *Phyllium*-Eier) aber stets, selbst bei wiederholten Versuchen und gleichgültig, ob gemischt mit Körnerfutter oder ohne dasselbe, sofort auf.¹⁾

Demnach käme eine Schutzanpassung eigentlich nur Schlupfwespen gegenüber in Betracht. Meines Wissens hat GÖLDI (wo, konnte ich nicht ermitteln) hierauf hingewiesen; doch liegen auch schon gegenteilige Beobachtungen vor, nach denen selbst Phasmiden-eier vor den Nachstellungen dieser Hymenopteren nicht verschont werden (v. SIEBOLD, p. 389). — Kurz, die frappante Ähnlichkeit dieser Eier mit Pflanzensamen stellt eine „Schutzanpassung“ von nur sehr zweifelhafter Bedeutung dar.

1) Wie gering der Schutz ist, den die „bestechende“ Hülle dem *Phyllium*-Ei gewährt, mag noch durch folgende Beobachtungen ergänzt werden. Die Eier werden auch von einer Menge von Nagetieren gefressen; eine südwest-asiatische Nagerart, *Acomys russatus* WAGN., die sich mit Vorliebe von Insecteneiern und -larven nährt, suchte die *Phyllium*-Eier unter Körnern stets zuerst hervor und fraß sie, ehe sie an anderes Futter ging. Neuerdings machte ich noch die Beobachtung, daß junge, eben dem Ei entschlüpfte, hungrige Raupen von *Aglia tau* L. die derbe Schale der *Phyllium*-Eier durchfraßen und sich den reichen darin aufgespeicherten Dottervorrat zu nutze machten.

f) Das Schlüpfen.

Das Schlüpfen der jungen Larven aus dem Ei zeigt bei *Phyllium* keine bemerkenswerten Besonderheiten gegenüber dem bei anderen Phasmiden. STOCKARD (II.) und MEISSNER haben hierüber ausführlich bei zwei verschiedenen Stabheuschrecken berichtet. *Phyllium* verläßt das Ei auf ganz ähnliche Weise, indem zuerst die Mitte des Thorax, dann der Kopf, das Abdomen und schließlich die Beine zum Vorschein aus dem engen, vorher durch ein Operculum verschlossenen Eiloch kommen. Ich verweise am besten auf STOCKARD'S Figur 3 (II., p. 245), die diese Verhältnisse völlig zutreffend wiedergibt. Richtig bemerkt wurde auch schon von beiden Autoren, daß die eben geschlüpfte Larve meist noch eine Zeitlang die zarte Eimembran an den Beinen mit sich herumträgt. Oft hängt auch der Eideckel, der bei *Phyllium* kegelförmige Gestalt zeigt (vgl. Fig. F), noch an dieser Haut.

IV. Parthenogenese.

Einwandfrei nachgewiesen wurde eine parthenogenetische Vermehrung bei Phasmiden nur für 5 Arten (vgl. BRUNNER v. WATTENWYL u. REDTENBACHER, p. 10, aber auch WINKLER, 1920, p. 61—63). Über diese Verhältnisse, besonders auch, was die Cytologie des Ovars und den geschlechtsbestimmenden Einfluß bei der Phasmidenparthenogenese anlangt, haben besonders DE SINÉTY und DAIBER eingehende Untersuchungen angestellt. Da beide sich aufs ausführlichste über dieses interessante Thema geäußert haben, bedarf es hier nur einiger kurzer Hinweise auf die bisherigen Resultate:

1. Aus parthenogenetisch abgelegten (unbefruchteten) Eiern der Phasmiden entwickeln sich stets nur weibliche Tiere, ganz im Gegensatze zur Honigbiene, wo gerade aus unbefruchteten (Drohn-)Eiern ausschließlich Männchen hervorgehen. (Die wenigen Fälle, in denen das ganz vereinzelt Auftauchen von Männchen in den parthenogenetischen Bruten beobachtet wurde, seien hier nicht berücksichtigt; unter normalen Bedingungen scheint das nie vorzukommen, sondern erst nach mehreren parthenogenetischen Generationen in der Gefangenschaft, vielleicht infolge pathologischer, wenigstens anomaler Veränderungen der Keimzellen). Das Spermatozoon ist bei Phasmiden also im allgemeinen notwendig, um ein Ei als männlich zu de-

terminieren, ohne daß damit zunächst aber gesagt ist, daß aus jedem mit Sperma befruchteten Ei sich nun unbedingt nur Männchen entwickeln müßten.

2. Nach einigen parthenogenetischen Generationen sollen sich bei einigen Formen (z. B. *Bacillus*) allmählich Anzeichen einer mehr oder weniger tiefgreifenden „Degeneration“ einstellen (DE SINÉTY, p. 127), die durch eine ablösende zweigeschlechtliche Zeugung notwendigerweise beseitigt werden muß, falls diese Generationsfolgen schließlich nicht einem völligen Untergange anheimfallen sollen.

3. Die Parthenogenese soll besonders häufig bei solchen Arten auftreten, wo die Verhältniszahl zwischen Männchen und Weibchen sehr zuungunsten der ersteren verschoben ist.

Am leichtesten lassen sich Stichproben auf diese drei Thesen bei *Carausius (Dixippus) morosus* machen, einer indischen Art, von der Männchen lebend überhaupt noch nicht nach Europa gebracht sein sollen, und die merkwürdigerweise noch nicht zu so eingehenden Untersuchungen über diese Materie Verwendung fand, wie sie es wohl verdient hätte. Nur MEISSNER hat sich mit dem (erst vor nicht langer Zeit importierten) *Carausius* genauer beschäftigt; neuerdings auch JEZIORSKI, LA BAUME und HAMMERSCHMIDT (vgl. WINKLER, 1920, p. 62; eingefügt bei der Korrektur, 4./2. 1921).

Zu Satz 1 sei bemerkt, daß in der Tat selbst nach vielen Generationen keine Männchen in *Carausius*-Kulturen auftreten.¹⁾ Ganz abgesehen sei von den cytologischen Befunden bei verwandten Arten, die nicht nur hiergegen sprechen, sondern ein spontanes Auftreten der Männchen unter normalen Bedingungen geradezu ausschließen. Deshalb hat diese Art der Jungfernzzeugung auch nicht das geringste mit der bei Rotatorien und Cladoceren bekannten (LANGE und WOLTERECK) zu tun, wo nach einigen parthenogenetischen (Sommer-)Generationen (aus „Subitaneiern“) plötzlich Männchen auftreten, um eine zweigeschlechtliche (Winter-)Generation aus befruchtungsbedürftigen „Dauereiern“ zu erzeugen, die wieder ausschließlich Weibchen liefern.²⁾

Zu 2. Trotzdem aus parthenogenetischen Kulturen bei Phas-

1) Nach MEISSNER, PANTEL und DE SINÉTY soll das gelegentlich doch der Fall sein; aber vgl. das oben unter 1. Gesagte.

2) Selbstverständlich ist auch die rein arrhenotoke Parthenogenese der Hymenopteren der thelytoken Phasmidenparthenogenese völlig wesensfremd.

miden also normalerweise nie männliche Tiere hervorgehen, erscheint es nahezu selbstverständlich und wird auch fast allgemein angenommen, daß eine Ablösung der (auf die Dauer wie „höchstgradige Inzucht“ wirkenden) Parthenogenese durch eine oder mehrere aufeinanderfolgende zweigeschlechtliche Generationen wie eine Entlastung wirken müßte. Diese könnte natürlich (bei Gefangenschaftsversuchen) nur durch von außen neu eingeführte Männchen vollzogen werden; in der freien Natur wird, selbst wenn die Männchen einer Art noch so selten sein sollten, rein zufällig eine solche Ablösung gelegentlich stattfinden. Möglicherweise treten nach erfolgter Fremdbefruchtung relativ viel Männchen auf (was sich sicher leicht mit geeigneten Arten feststellen ließe, und wofür ich einige Belege weiter unten bringen werde). Auf diese Weise würde das schroffe Mißverhältnis, das zwischen der Zahl der Weibchen und Männchen gemeinhin zu bestehen scheint, etwas ausgeglichen und damit der Bestand der Art sicherer gestellt.

Es ist hier nicht meine Aufgabe, diesen Fragen, soweit es sich wenigstens um Stabheuschrecken handelt, eingehend näherzutreten; ich möchte vielmehr die Aufmerksamkeit nur auf die Tatsache lenken, daß sich *Carausius morosus* schon mehr als zwanzig Generationen hindurch unter meinen Augen parthenogenetisch fortpflanzt, ohne daß deutliche Anzeichen einer Degeneration (Entstehung von Krüppeln, Hermaphroditen; Nachlassen der Fruchtbarkeit; größere Empfindlichkeit der Larven und Imagines usw.) in Erscheinung traten (dafür auch viele Belege in der Literatur). Allerdings mag vorkommen, daß nach einigen aufeinanderfolgenden parthenogenetischen Generationen — es mögen vier bis sechs sein — zuweilen der Anschein erweckt wird, die Zucht ginge mehr und mehr zurück. Bald hebt sich dieser Zustand jedoch regelmäßig wieder auf. Deshalb glaube ich, daß nach einigen aufeinanderfolgenden jungfräulichen Generationen nur ein kritischer Zustand („Depression“) glücklich überwunden werden muß, um weiteren parthenogenetischen Zuchtfolgen gewissermaßen die Bahn zu ebnen. Wie oft solche Zustände auftreten, ob ihnen eine gewisse Periodizität eigen ist, oder ob sie nach vielen Generationen ganz schwinden, ließ sich bei der verhältnismäßig geringen Zahl der von mir beobachteten Zuchtfolgen nicht genau feststellen. Auch besteht immerhin noch die Möglichkeit, daß die Tiere mit der Zeit (vielleicht auch nur durch Unzuträglichkeiten des Gefangenlebens) doch zu wenig widerstandsfähig werden, um

diese Depressionszustände weiter glücklich zu überstehen und Veranlassung zu neuen parthenogenetischen Generationsperioden zu geben. Doch scheinen für eine solche Annahme zwingende Gründe zu fehlen. Vielmehr dürfte auch für die Phasmiden die Tatsache zutreffen, daß fortgesetzte Parthenogenese unter Umständen die Vitalität erhöhen kann oder wenigstens nicht herabsetzt. In diesem Zusammenhange wäre noch zu ermitteln, ob das periodische, bzw. zufällige Erscheinen von Männchen ein Zeichen erhöhter oder herabgesetzter Vitalität darstellt; das letztere ist das wahrscheinlichere.

Es ist nicht unwesentlich, hier auf die erfolgreichen Versuche hinzuweisen, Infusorien (*Glaucoma*, *Paramaecium*) Tausende von Generationen hindurch auf konjugationslose Weise sich fortpflanzen zu lassen (ENRIQUES, CALKINS, WOODRUFF u. ERDMANN). Besonders wichtig dünkt mich, daß von den letzteren Autoren auch bestimmte, mehr oder minder periodisch sich abwickelnde Depressionszustände erwähnt werden, die durch eine tiefgreifende Umwälzung zur Schaffung eines neuen Kernapparats (*Endomixis*, WOODRUFF u. ERDMANN, p. 490) hervorgerufen werden, und nach deren Überwindung eine neue Periode regelmäßig sich folgender eingeschlechtlicher Generationen ohne merkliche celluläre Störungen eintritt. Es wäre höchst lohnend und interessant, nachzuprüfen, ob sich bei den erwähnten Depressionszuständen der Phasmiden auch an *Endomixis* erinnernde Vorgänge im Eikern abspielen. Daß sich gewisse Beziehungen werden finden lassen, und daß sich daraus überhaupt eine große Förderung unserer Erkenntnis über das Wesen der Parthenogenese ergeben wird, darf wohl ohne weiteres vorausgesetzt werden. Was schließlich die Erhöhung oder zum mindesten die Erhaltung des Status quo der Vitalität infolge fortgesetzter Parthenogenese anlangt, so ist zu erwähnen, daß es dafür Analoga gibt, z. B. bei Cladoceren und Rotatorien.

Zu Punkt 3 endlich mag noch bemerkt werden, daß, wie sich weiterhin zeigen wird, die verhältnismäßige Seltenheit der Männchen nur in beschränktem Grade für die bei Phasmiden häufig auftretende Parthenogenese verantwortlich gemacht werden kann (vgl. S. 257).

Nach diesen allgemeinen Auseinandersetzungen über die Phasmidenparthenogenese sei die Frage beantwortet, ob dieselbe auch bei *Phyllium* vorkommt. Bejahende Angaben liegen meines Wissens nur zwei vor. Die eine von GETTEL (für *Ph. siccifolium* L.), die

andere von GREEN (p. 54, fide PLATE, p. 31). Ob sich GEITEL jedoch eingehend über diese Verhältnisse geäußert hat, habe ich nicht in Erfahrung bringen können. Ich verlasse mich nur auf eine Fußnote bei LA BAUME (p. 56). PLATE berichtet eingehend über die GREENschen Mitteilungen, nach denen ein Fall (für *Ph. pulchrifolium* SERV.) erwähnt wird, in dem sich schon die zweite parthenogenetische Generation als unfruchtbar erwiesen haben soll(!?). Meine hierüber angestellten Experimente haben mich sehr im Zweifel gelassen, ob eine Parthenogenese bei *Phyllium bioculatum* überhaupt vorkommt. Die Versuche hierüber sind allerdings noch nicht völlig abgeschlossen; doch hat sich bis jetzt aus einigen bestimmten, weiter unten zu erörternden Anzeichen ergeben, daß *Phyllium bioculatum*, falls sich das Vorkommen der Jungfernzeugung bei ihm nicht nachweisen läßt, offenbar eine Art ist, die im Begriffe steht, die parthenogenetische Fortpflanzungsweise zu erwerben.

Zunächst gestatte ich mir hier, über den Hergang meiner Versuche zur Klärung dieser Verhältnisse zu berichten. Aus Eiern von zwei Weibchen, die im Larvenalter, ehe sie als Weibchen zu erkennen, und ehe geschlechtsreife Männchen überhaupt vorhanden waren, isoliert wurden, entwickelten sich keine Larven, trotz der gleichen Bedingungen, unter denen alle Eier gehalten wurden. Mit dieser Feststellung ist natürlich noch nichts erwiesen; es könnte sich bei diesen Experimenten ja ausgerechnet um zwei pathologisch veranlagte Weibchen gehandelt haben. Auch könnte die Taubheit der Eier schließlich auf eine Menge anderer Ursachen zurückzuführen sein. Doch spricht eindringlich hiergegen, und besonders gegen eine krankhafte Veranlagung der Versuchstiere, daß das eine Weibchen, nach sechswöchentlicher Jungfernschaft begattet, noch eine Anzahl (14) Eier produzierte, aus denen im kommenden Frühjahr 11 Larven schlüpften (9 Männchen, 2 Weibchen). Das Vorkommen der Parthenogenese bei *Phyllium*, wenigstens bei *Ph. bioculatum*, bleibt demnach zum mindesten zweifelhaft. Denkbar wäre höchstens, daß das Gefangenleben störend auf den Entwicklungsgang eingewirkt hätte, oder daß die parthenogenetische Vermehrungsweise bei dieser Art noch nicht Allgemeingut ist, sondern nur gelegentlich, individuell, vorkommt. Diese letztere Annahme hätte sogar einiges für sich, denn sie würde doch mehr oder minder kategorisch die Berechtigung meiner Ansicht ergeben und darauf hin-

weisen, daß sich die Parthenogenese bei *Ph. bioculatum* entweder im Werden oder Vergehen befindet. —

Trotz der Deutlichkeit, mit der meine Beobachtungen gegen das Vorkommen der Jungfernzeugung sprechen, verhalte ich mich ihnen gegenüber dennoch einigermaßen skeptisch. Wie schon erwähnt, deuten eben manche Anzeichen darauf hin, daß unsere Art im Begriffe steht, Parthenogenese erst zu erwerben. Um dies klarzustellen, bedarf es zunächst einer Erhebung über das absolute Zahlenverhältnis beider Geschlechter dieser Art. Wir erinnern uns, daß in allen Fällen, wo bei Phasmiden bisher einwandfrei Parthenogenese festgestellt wurde, sie „als eine natürliche Folge des seltenen Auftretens der Männchen“ aufgefaßt wird, mit dem Zwecke, die daraus resultierende Gefährdung der Art zu beseitigen oder wenigstens zu beschränken (Satz 3, S. 252). Für die sich bestimmt eingeschlechtlich vermehrenden Stabheuschrecken wird das beinahe als völlig erwiesen hingestellt, obwohl bei manchen Formen, die sich auch parthenogenetisch vermehren, Männchen häufig (*Leptinia*, DE SINÉTY, 1900) oder etwas seltener als die Weibchen (*Eurycnema*, v. BRUNN, 1898) sind. Auch für *Phyllium pulchrifolium* soll das offenbar zutreffen; PLATE schreibt wenigstens (p. 31), daß die Männchen fast nie zur Beobachtung kämen.

Ich bin nun der Meinung, daß das stark zuungunsten der Männchen ausfallende, absolute Zahlenverhältnis beider Geschlechter nur teilweise besteht und Ursache des Erwerbs der Parthenogenese nicht oder wenigstens nicht allein sein kann.

Bevor ich diese Behauptung begründen kann, bedarf es folgender Erwägungen: Wenn Untersuchungen zur Feststellung des absoluten Zahlenverhältnisses der Geschlechter ausschließlich an in Gefangenschaft gehaltenen Tieren vorgenommen werden, so mag zwar manche Fehlerquelle vorhanden sein. Trotzdem erscheinen mir derartige Beobachtungen wertvoller als solche aus freier Natur, weil sich dort noch leichter durch allerlei der Beachtung sich entziehende Umstände Irrtümer einstellen dürften; nur zu häufig ist bei Freiheitsbeobachtungen der Überblick getrübt. Besonders kann aus einigen gelegentlichen Einzelbeobachtungen noch kein sicherer Schluß über das absolute Zahlenverhältnis gezogen werden. Und gerade bei solchen Formen, die bei vorkommender parthenogenetischer Vermehrungsart ausschließlich Tiere eines Geschlechts produzieren, ist ganz besondere Vorsicht am Platze. Es bedarf hier

der Wiederholung, daß aus parthenogenetisch abgelegten Eiern der Phasmiden nur Weibchen hervorgehen. Sicher wird deshalb an denjenigen Stellen, wo zufällig schon mehr Weibchen vorhanden sind und die Parthenogenese darum überhand zu nehmen beginnt, die Zahl der Weibchen auch rapid zunehmen.

Aus diesen Erwägungen heraus drängte sich mir die Frage auf, ob denn überhaupt ein absolut zuungunsten der Männchen verschobenes Zahlenverhältnis der Geschlechter Ursache des Auftretens der Phasmidenparthenogenese, insbesondere einer rein thelytoken, sein kann. Ich mache hierfür vielmehr einige andere Gründe verantwortlich.

1. Auf S. 244 erwähnte ich, daß die Männchen sich viel rascher entwickeln als die Weibchen und in den meisten Fällen schon längst abgestorben sind, wenn diese die Geschlechtsreife erlangen, also nur selten zur Begattung kommen. Reife Männchen findet man deshalb im allgemeinen nicht gleichzeitig mit reifen Weibchen.

2. Aus befruchteten (oder besser gesagt: aus nach vollzogener Begattung abgelegten) Eiern von *Phyllium bioculatum* entwickeln sich fast ausschließlich Männchen. Ich bin zwar weit davon entfernt, zu behaupten, daß das Spermatozoon das Ei nun unbedingt als männlich determinieren müßte; einen Gegenbeweis kann ich aber ebensowenig erbringen.

Wenn die hierbei eine Rolle spielenden geschlechtsbestimmenden Faktoren bis jetzt auch noch nicht genau ermittelt werden konnten, so läßt sich doch schon aus vorliegenden zwei Beobachtungen mit einiger Sicherheit feststellen, daß nicht allein das (unter Umständen nur scheinbar) ungünstige Zahlenverhältnis der Geschlechter, sondern das ungleichzeitige Auftreten geschlechtsreifer Individuen und vor allem das Überhandnehmen der Männchen nach zweigeschlechtlicher Zeugung für das Auftreten der thelytoken Parthenogenese verantwortlich gemacht werden müssen.

Die Parthenogenese bei Phasmiden stellt sich somit lediglich als ein rein regulatorischer Vorgang dar, hervorgerufen durch merkwürdige, noch nicht geklärte geschlechtsbestimmende Einflüsse mit dem Zwecke, ein bestimmtes für die Erhaltung der betreffenden Art nützliches (relatives) Verhältniß der Geschlechter zu erzielen.

Ein absoluter Männchenmangel liegt also bei Phasmodiden bestimmt nicht vor. Wäre das, ganz nebenbei bemerkt, dennoch der Fall, so hätte einzig und allein der Erwerb einer arrhenotoken Parthenogenese Wert und Aussicht auf Erfolg, den Männchenmangel zu beheben (analog der parthenogenetischen Vermehrungsweise der Bienen und Wespen), aber keinesfalls eine thelytoke Parthenogenese, durch die das relative Verhältnis der Geschlechter ja immer ungünstiger werden würde. Von einer „Regulation“ dieses Verhältnisses könnte dann zum mindesten keine Rede sein.

Die Tatsache, daß sich aus nach einer Begattung abgelegten *Phyllium*-Eiern in der Hauptsache nur Männchen entwickeln, hat aber noch eine andere Bedeutung. Denn sie legt uns die überaus wichtige Frage vor, ob die Weibchen, die dann gelegentlich mit erscheinen, auch aus wirklich durch Sperma befruchteten Eiern entstammen. Ebenso gut denkbar wäre ja, daß das Weibchen imstande ist, neben befruchteten (Männchen liefernden) Eiern gleichzeitig auch parthenogenetische (ausschließlich Weibchen liefernde) Eier abzulegen. Mit cytologischen Disziplinen ließe sich diese lediglich die Ovogenese und die Geschlechtsbestimmung betreffende Frage möglicherweise leicht lösen und vielleicht sogar die Richtigkeit dieser Vermutung belegen.

Bevor aber eine diesbezügliche Entscheidung erbracht ist, neige ich mehr einer gegenteiligen Meinung zu und erblicke hierin nur Belege für meine oben ausgesprochene Annahme, daß *Phyllium bioculatum* im Begriffe steht, die parthenogenetische Vermehrungsweise zu erwerben. Durch das im Laufe der Zeit sich immer stärker ausprägende Überhandnehmen der Männchen nach einer Begattung (das wieder seine Ursache in dem ungleichzeitigem Auftreten geschlechtsreifer Individuen und wahrscheinlich auch in der damit verbundenen starken Inanspruchnahme der wenigen auf begattungsreife Weibchen stoßenden Männchen haben dürfte) macht sich eine außerordentliche Beschaffung von Weibchen notwendig. Hier schafft die rein thelytoke Parthenogenese die bequemste und einzig in Betracht kommende Abhilfe und den besten Ausgleich. Da bei *Phyllium bioculatum* nach erfolgter Begattung noch eine, wenn auch sehr geringe, Zahl von Weibchen erscheinen kann, so liegt für diese Art die unbedingte Notwendigkeit des Erwerbs der Thelytokie noch nicht vor. Nimmt diese Zahl aber weiter ab, so muß eine thelytoke Parthenogenese zur Regulation des relativen Geschlechtsverhältnisses notwendigerweise auftreten, wenn anders nicht der Bestand der Art gefährdet sein soll. *Ph. bi-*

oculatum dürfte sich nach dem oben Gesagten aber gerade in einer derartigen Zwischenstellung befinden, auf einer Stufe des beginnenden Erwerbs der Parthenogenese.

Lohnend erscheint endlich eine Betrachtung der Frage, ob die Thelytokie zeitweise, d. h. wenn ein normales relatives Geschlechterverhältnis erzielt worden ist, individuell oder total wieder verschwinden kann. Es ist klar, daß die Phasmidenparthenogenese lediglich unter dem Drucke gewisser geschlechtsbestimmender Faktoren steht, deshalb unter deren Einflusse mehr oder weniger wirksam in die Erscheinung treten kann. Auch die Möglichkeit, daß ein beständiges Oszillieren stattfindet (d. h. daß nach einigen überwiegend zur Thelytokie neigenden Generationen unter dem Drucke geschlechtsbestimmender Faktoren nach der Regulierung des jeweiligen relativen Geschlechterverhältnisses Zuchtfolgen, die vorwiegend im Zeichen der zweigeschlechtlichen Fortpflanzung stehen, auftreten), läßt sich nicht ohne weiteres von der Hand weisen, ist aber ein Problem, dessen Lösung wertvolle Anschlüsse liefern dürfte. Nur ist hier nicht der Raum für einen Versuch zu seiner Lösung; er müßte auf einer viel breiteren Basis stehen und vergleichend-biologisch begründet sein. —

Manche der übrigen Phasmidenarten verhalten sich zweifellos anders als *Phyllium bioculatum*. Offenbar liegen nicht für alle Arten genau die gleichen Bedingungen und Ursachen zum Erwerb der Parthenogenese vor. Andere Ursachen bedingen aber auch andere Wirkungen. Und so erscheint es vielleicht lohnend, am Schlusse dieser Abhandlung darauf hinzuweisen, daß sich bei den verschiedenen bis jetzt auf die Fortpflanzungsverhältnisse untersuchten Phasmidenarten eine kontinuierliche Reihe aufstellen läßt, entsprechend dem Grade, den die thelytokische Parthenogenese erfahren hat. Bei *Carausius* hat sie ihr Extrem erreicht, so daß die zweigeschlechtliche Vermehrungsweise völlig überflüssig geworden zu sein scheint. Andere Arten (hierher auch *Bacillus*, *Eurynema*, *Phasma*, vielleicht auch *Monandropoda* und *Raphiderus* [BORDAGE 1913]) pflanzen sich mehrere Generationen hindurch thelytok fort, bedürfen dann aber wieder der zweigeschlechtlichen Zeugung. Bei einer *Phyllium*-Art (*Ph. pulchrifolium*) kommt Parthenogenese vor, die aber, sofern die wenigen bisher vorliegenden Angaben nicht trügen, nicht imstande ist, generationenlang anzuhalten. (Wie sich *Ph. crurifolium* SERV. verhält, geht aus BORDAS' etwas unklaren Ausführungen nicht genau hervor.) *Ph. bioculatum* ist noch weiter zurückgeblieben; Partheno-

genese mag gelegentlich vorkommen; sie läßt sich aber nicht allgemein konstatieren. Bei *Ph. siccifolium* soll sie ganz fehlen. Schließlich ist auch für viele andere Phasmiden (z. B. wohl auch für *Haplopus*) keine andere als die zweigeschlechtliche Vermehrungsart bekannt geworden.

Diese bemerkenswerte Entwicklungsreihe der Parthenogenese bei Phasmiden deutet mit großer Wahrscheinlichkeit darauf hin, daß nicht nur *Phyllium bioculatum*, sondern sicher auch weitere Phasmidenarten, sobald sich bei ihnen die vitale Notwendigkeit zum Erwerb der Parthenogenese einstellen wird, zuerst teilweise, dann allgemein zur eingeschlechtlichen, allein Weibchen liefernden Vermehrungsweise übergehen werden.

Zusammenfassung.

1. *Phyllium bioculatum* (*scythe*) G. R. GRAY zeigt bezüglich der Autokatalepsie (im Sinne PETER SCHMIDT's) keine auffallenden Unterschiede gegenüber anderen *Phyllium*-Arten und überhaupt den daraufhin untersuchten Phasmiden. Die wesentlich abweichende Gestalt der Phyllinen macht es aber zur Unmöglichkeit, das Tier während der Katalepsie in solch abenteuerliche und sonderbare Stellungen zu bringen, wie sie SCHMIDT mit *Carausius morosus* gelangen. Kataleptische Zustände sind bei *Phyllium* etwas durchaus Alltägliches; sie können von mehrstündiger Dauer sein und werden mit zunehmendem Alter immer häufiger und länger. Beachtenswert erscheint die Tatsache, daß das Weibchen selbst während des Coitus in völliger Katalepsie verharren kann. — Die Katalepsie betrifft zuweilen nur die eine Körperseite.

2. Der Übergang vom kataleptischen zum normalen Zustande ist charakterisiert durch eigentümliche rhythmische Pendelbewegungen, die aber auch dann zu beobachten sind, wenn das Tier dem Luftzuge ausgesetzt wird. Diese mit dem (allerdings nur von gewissen Gesichtspunkten aus treffenden) Terminus „Windmimikry“ belegte Eigenschaft läßt sich als eine zunächst deutlich aktive Bewegung erkennen, die den Schwingungen im Winde bewegter Blätter gleichsinnig verläuft. Nach einigen allerdings schwer genauer zu definierenden Zwischenstufen werden die Pendelbewegungen bestimmt passiv. Bei längerer Einwirkung eines lebhaften Luftstromes tritt regelmäßig der kataleptische Zustand ein.

3. *Phyllium* macht wie viele Phasmiden einen Farbwechsel im

Laufe seiner Entwicklung durch. Ein physiologischer Farbwechsel hingegen, so wie er z. B. bei *Carausius* beobachtet wird, kommt bei *Phyllium* nicht vor. Die Hauptfarbe erwachsener Tiere ist meist ein sattes Grün auf der Unterseite; die Oberseite ist stets heller, gerade entgegengesetzt zur üblichen Färbung der Laubblätter, an deren Unterseite die Phyllien gewöhnlich mit dem Rücken nach unten sitzen. Das jugendliche Farbkleid kann ebensowenig wie die Krümmung des Abdomens als Schutzanpassung an die Farbe, resp. die Krümmung, die junge Blätter zeigen, aufgefaßt werden.

4. Die stark blattartige Verbreiterung des weiblichen Abdomens macht es unmöglich, daß die Männchen — wie die anderer Phasmiden und die der Mantodeen — während der Begattung seitlich um das Abdomen des Weibchens herumgreifen. Um diese vollziehen zu können, muß das Männchen vielmehr seinen Hinterleib in weitem Bogen um das hintere Körperende des Weibchens legen. Daraus folgt, daß die Copulationsorgane wesentlich anders gestaltet sein müssen als bei stabförmigen Phasmiden.

5. Trotz der bestechenden Ähnlichkeit einiger Phasmideneier (besonders der von *Phyllium*) mit Pflanzensamen kann an einen wirksamen Schutz dieser Gebilde vor natürlichen Feinden nicht gedacht werden.

6. Parthenogenetische Vermehrungsweise rein thelytoker Art scheint bei *Phyllium bioculatum* nicht vorzukommen, wohl aber ergibt sich aus verschiedenen Anzeichen, daß diese Species zum mindesten im Begriffe steht, die Parthenogenese zu erwerben.

7. Andauernde parthenogenetische Vermehrung setzt die Vitalität bei Phasmiden (Versuche mit *Carausius*) nicht herab. Von Zeit zu Zeit auftretende „Depressionszustände“ werden bei geeigneter Behandlung leicht überwunden. Die Notwendigkeit einer Ablösung der parthenogenetischen Fortpflanzungsweise durch eine zweigeschlechtliche, selbst nach vielen jungfräulichen Generationen, wird — wenigstens für *Carausius* — in Abrede gestellt.

8. Bei den Phasmiden lassen sich bezüglich der Parthenogenese mehrere allerdings wenig scharf abgesetzte Stufen unterscheiden. Bei einigen Arten (z. B. *Haplopus mayeri*, *Phyllium siccifolium*) kommt die Jungfernzeugung offenbar gar nicht vor; andere (z. B. *Phyllium bioculatum*) stehen im Begriff, sie zu erwerben. Wieder andere (hierher auch *Bacillus*, *Eurynema*, *Phasma*, wahrscheinlich auch *Monandroptera* und *Rhaphiderus*) zeigen nach einigen parthenogenetischen Generationen Erscheinungen krankhafter „Degeneration“, von

Erschöpfung, die nur durch eine eingeschobene zweigeschlechtliche Zeugung beseitigt werden können. Am weitesten gegangen ist die Gattung *Carausius*, wo durch noch nicht geklärte cytologische Vorgänge im Ei derartige „degenerative“ Zustände auch ohne zweigeschlechtliche Ablösung überwunden werden, so daß es zu einer offenbar unbeschränkten Zahl aufeinanderfolgender jungfräulicher (thelytoker) Zuchtfolgen kommen kann. Ob ein ursächlicher Zusammenhang solcher „Depressionen“ mit dem gelegentlichen Auftreten von Männchen in sonst rein thelytoken Bruten besteht, konnte nicht sichergestellt werden, ist aber wahrscheinlich.

9. Daß das Auftreten der thelytoken Parthenogenese bei den Phasmiden die direkte und einzige Folge der Seltenheit männlicher Tiere ist, mit dem Zwecke, die daraus resultierende Gefährdung für die betreffenden Arten zu beseitigen und ihren Bestand sicherzustellen, wird abgelehnt.

Leipzig, den 30. April 1917.

Literaturverzeichnis.

-
1907. v. BÄHR, W. B., Über die Zahl der Richtungskörper in parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von *Bacillus rossii*, in: Zool. Jahrb., Vol. 24, Anat., p. 175—192.
1911. BARTELS, G. O., Auf frischer Tat, 2. Samml., Stuttgart. [Begattung von *Mantis religiosa* L. (p. 22—24, tab. 5—6).]
1894. BECQUEREL, H. et CH. BROGNIART, La matière verte chez les Phyllies, Orthoptères de la famille des Phasmides, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 118, Paris, p. 1299—1303.
1909. BÉRENGUIER, P., Capture du véritable mâle de *Bacillus gallicus* CHARP., in: Bull. Soc. entomol. France, 1909, p. 73—75, p. 234.
1913. BORDAGE, E., Notes biologiques recueillies à l'île de la Réunion, in: Bull. sc. France Belgique, Vol. 47, p. 377—412.
1906. BORDAS, L., Contributions à l'étude de quelques points d'anatomie interne des Phyllies (*Phyllium crurifolium* SERV.), in: Ann. Inst. Colon. Marseille XIV (2), Vol. 4, p. 175—286.
1887. BROGNIART, CH., I., Note sur le développement du *Phyllium siccifolium*, in: Ann. Soc. entomol. France (6), Vol. 7, Bull. p. LXXXIV—LXXXVII.
1889. —, II., Note sur *Phyllium*, in: CR. Soc. entomol. Belg., p. XVI—XVII.
1898. v. BRUNN, M., Parthenogenese bei Phasmoden etc., in: Mitth. naturh. Mus., Vol. 15, Hamburg, p. 3—17 d. Sonderdr.
1897. BRUNNER v. WATTENWYL, C., Betrachtungen über die Färbung der Insekten, Leipzig (p. 12, tab. 8, fig. 97a, b).
1908. BRUNNER v. WATTENWYL, C., und JOS. REDTENBACHER, Die Insektenfamilie der Phasmoden, Leipzig.
1905. DAIBER, M., Beiträge zur Kenntnis der Ovarien von *Bacillus rossii* FABR., nebst einigen biologischen Bemerkungen, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 39 (N. F., Vol. 32); Biol. Teil, p. 177—183, 198.

1916. GOEBEL, K., Das Rumphiusphänomen und die primäre Bedeutung der Blattgelenke, in: Biol. Ctrbl., Vol. 36, p. 46—116.
1832. GRAY, G. R., I., Insecta II, in: GRIFFITH, Animal Kingdom, p. 191, tab. 63, fig. 3.
1843. —, II., Descriptions of several species of the genus *Phyllium*, in: Zoologist, Vol. 1, p. 117—123.
1910. GREEN, *Spolia zeylanica*, Vol. 7, p. 54 [fide PLATE, p. 31].
1898. GRIFFINI, Sur les Phyllidae, in: Misc. entomol., Vol. 6, No. 1 [fide BRUNNER v. WATTENWYL u. REDTENBACHER].
1889. GUILLOT, A., *Phyllium siccifolium* L., in: Ann. Soc. entomol. France (6), Vol. 9. Bull., p. CXIX—CXX.
1902. HANITSCH, R., On the Parthenogenetic Breeding of *Eurycnema herculeana* CHARP., in: Journ. Straits Br. Roy. Asiatic Soc., No. 38, p. 35—38 (fide WINKLER, 1920).
1890. HENNEGUY, Note sur la structure de l'enveloppe de l'oeuf des Phyllies, in: Bull. Soc. philom. Paris (8), Vol. 2, No. 1, p. 18—25.
1915. HEYMONS, R., Vielfüßler, Insekten und Spinnenkerfe, in: BREHM's Tierleben, 4. Aufl., Bd. 2, Leipzig, p. 80—84, insbesondere p. 83 und Tafel ggbr. p. 83.
1918. JEZIORSKY, L., Der Thorax von *Dixippus morosus* (Carausius), in: Z. wiss. Zool., Vol. 117, p. 727—815, tab. 17—19; Nachtrag bei der Korrektur.
1871. JOLY, N., Contribution à l'histoire naturelle et à l'anatomie de la Mouche-Feuille des îles Seychelles, in: Mém. Acad. Sc. Inscr. B.-L. Toulouse (7), Vol. 3, p. 1—30, tab. 1—4.
1871. KAUP, J. J., Ueber Eier der Phasmiden, in: Berlin. entomol. Ztschr., Vol. 15, p. 17—24 [Ei von *Ph. siccifolium* L., p. 24, tab. 1, fig. 26].
1908. LA BAUME, W., Beobachtungen an lebenden Phasmiden in Gefangenschaft, in: Z. wiss. Ins.-Biol., Vol. 4, p. 52—57.
1913. LANGE, A., Unsere gegenwärtige Kenntnis von den Fortpflanzungsverhältnissen der Rädertiere, in: Internat. Rev. ges. Hydrobiol., Vol. 6, p. 257—279, 429—452, mit umfassendem Literaturverzeichnis über diesen Gegenstand.
1758. LINNÉ, C., *Systema naturae*, 10. ed., Stockholm. Neudruck, Leipzig 1894 (p. 425).
1909. MEISSNER, O., Biologische Beobachtungen an der indischen Stabheuschrecke *Dixippus morosus*, in: Z. wiss. Ins.-Biol., Vol. 5, p. 14, 55, 87.
1911. —, Ein Männchen von *Dixippus morosus* BR., in: Intern. entomol. Ztschr., Vol. 4, p. 290.
1856. MURRAY, A., Notice of the Leaf-Insect (*Phyllium scythe*) etc., in: Edinburgh new phil. Journ. Sc. Arts (N. S.), Vol. 3, p. 96—111, tab. 6—8.
1908. PANTEL, J. et DE SINÉTY, Apparition de mâles etc. dans les pontes parthénogénétiques des Phasmes, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 147.

1916. PLATE, L., *Fauna ceylanica* etc. II., p. 1—41; III., p. 42—46, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 54 (N. F., Vol. 47), tab. 9, fig. 3—4.
1906. PRZIBRAM, H., I., Aufzucht, Farbwechsel und Regeneration einer ägyptischen Gottesanbeterin (*Sphodromantis bioculata* BURM.), in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 22, p. 149—206, tab. 6—9.
1907. —, II., Aufzucht, Farbwechsel und Regeneration unserer europäischen Gottesanbeterin, *ibid.*, Vol. 23, p. 600—614, tab. 26.
1907. —, III. Die Lebensgeschichte der Gottesanbeterinnen (Fangheuschrecken), in: Z. wiss. Ins.-Biol., Vol. 3, p. 117—123, 147—153 [fig. 2, p. 148].
1910. SCHLEIP, W., Der Farbwechsel von *Dixippus morosus*, in: Zool. Jahrb., Vol. 30, Physiol., p. 45—132, tab. 1—3.
1913. SCHMIDT, P., Katalepsie der Phasmen, in: Biol. Ctrbl., Vol. 33, p. 193—207.
1906. SCHMITZ, H., *Dixippus morosus*, eine tropische Gespensterheuschrecke, in: Natur und Offenbarung, Vol. 52, p. 385—407.
1843. v. SIEBOLD, C. TH., Bemerkungen über eine den *Bacillus rossii* bewohnende Schmarotzerlarve, in: GERMAR's Ztschr., Vol. 4, p. 389.
1901. DE SINÉTY, Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes, in: Cellule, Vol. 19, p. 117—278, 5 tab.; ferner: Bull. Soc. entomol. France, 1900, p. 195—197.
1898. STADELMANN, Über einen Fall von Parthenogenesis bei *Bacillus rossii* FBR., in: SB. Ges. naturf. Freunde Berlin, p. 153—155.
1908. STOCKARD, CH. R., I., Habits, reactions and mating instincts of the „Walking Stick“, *Aplopus mayeri*, in: Carnegie Inst. Publ., No. 103, II., Washington, p. 43—59, tab. 1—3, 1.
1909. —, II., Inheritance in the „Walking Stick“, *Aplopus mayeri*, in: Biol. Bull., Vol. 16, No. 5, p. 239—245, 3 fig.
1787. STOLL, C., Natuurlijke en naar't leeven naauwkeurig gekleurde Afbeeldingen en Beschrijvingen der Spooken, Wandelnde Bladen etc., Teil I, Amsterdam, p. 21—22, tab. 7, fig. 24—26; p. 69, tab. 23, fig. 89.
1901. TUMPEL, R., Die Geradflügler Mitteleuropas, Eisenach.
- (1920. WINKLER, H., Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis etc. Jena, p. 61—63; bei der Korrektur eingefügt.)
1911. WOLTERECK, R., Ueber Veränderung der Sexualität bei Daphniden, in: Internat. Rev. ges. Hydrobiol., Vol. 4, p. 1—47, mit umfassendem Literaturverzeichnis über diesen Gegenstand.
1914. WOODRUFF, L. L. and RH. ERDMANN, A normal periodic reorganisation process without cell fusion in *Paramecium*, in: Journ. exper. Zool., Vol. 17, No. 4, p. 425—518, mit umfassendem Literaturverzeichnis.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 13.

Fig. 1. Photographische Aufnahme eines in völliger Katalepsie befindlichen Weibchens von *Phyllium bioculatum* G. R. GRAY. ca. 1:1.

Fig. 2. Photographische Aufnahme der Begattung von *Phyllium bioculatum*. ca. 3:4.

Fig. 3. Eine Anzahl von Eiern von *Phyllium bioculatum* auf Sand. ca. 1:1.

Fig. 4. Dieselben auf weißer Unterlage.

Fig. 5. Männchen von *Ph. bioculatum* in Katalepsie. Nat. Gr. Photogr. Aufn.

Fig. 6. Dasselbe, etwas mehr von oben.

Fig. 7. Männchen in halbseitiger Katalepsie. Das Tier schreitet mit den linken Beinen humpelnd nach oben, die rechten sind starr zur Seite gehalten.

Fig. 8. Jüngste Larven von *Ph. bioculatum* an Topfeichen.

Bei der Herstellung der Photographien war mir Herr WOLFGANG HAARHAUS behilflich. Die zur Beobachtung gelangten Tiere entstammen, soweit es sich um die erste Generation handelt, teils dem Aquarium des Zoologischen Gartens in Berlin, teils einer hiesigen Handlung. Im Insectenhaus des Zoologischen Gartens zu Leipzig standen mir für die Untersuchungen ausgedehnte Räumlichkeiten und alle erdenklichen Hilfsmittel im reichsten Maße zur Verfügung.



1



2



3



4



5



6



7



8

Grünpe.

J. B. Obermeyer, München, repr.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere](#)

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [44](#)

Autor(en)/Author(s): Grimpe Georg

Artikel/Article: [Beiträge zur Biologie von Phyllium bioculatum G. R. Gray \(Phasmidae\). 227-266](#)