© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Über vergleichende Morphologie der Mundwerkzeuge der Coleopteren-Larven und -Imagines,

zugleich ein Beitrag zur Entwicklung, Biologie und Systematik der Carabus-Larven.

Von

Karl W. Verhoeff (Pasing bei München).

Mit Tafel 5—9.

A. Vorbemerkungen, embryonale Bewegungen, Schlüpfen des Embryos, Ausfärbung, Eihaut und Chorion, postembryonale Dotterperiode, Nahrungsaufnahme, erste Häutung, Larvenausfärbung, Bewegung der Larven von *Carabus*, biologische Bedeutung der Pseudocerci.

Carabus-Larven sind schon früher aus Eiern erzogen worden, z. B. diejenigen des *Carabus nemoralis* von R. Zang, worüber er in einem kleinen Aufsatz „Beiträge zur Biologie von Carabus nemoralis Müll." (in: Allg. Ztschr. Entomol., Neudamm, No. 18, Vol. 6, 1901, p. 273—276) berichtet hat. Trotzdem ist meines Wissens weder über die Embryonen und ihre Bewegungen etwas bekannt geworden noch über das Schlüpfen derselben aus der Eihaut. Die Frage, ob die jüngeren Larven sich von den älteren irgendwie unterscheiden, ist bisher ebenfalls unbeantwortet geblieben.

G. de Lapouge schrieb im Bulletin de la Soc. scient. et méd. de l'Ouest, 1905, p. 5—19 über „Méthodes d'élevage des larves de

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Carabes" und gab daselbst p. 325—345 eine (I.) „Description des larves de Carabus et de Calosoma", eine II. Fortsetzung daselbst 1906, p. 1—22, Teil III erschien daselbst 1907, p. 1—21, Teil IV, 1908, p. 1—28.

Außerdem veröffentlichte Lapouge, 1905, in: Échange, Revue linnéenne No. 248—250 (p. 159—160, 164—165, 171—173) „Tableaux de détermination des larves de Carabes et de Calosomes".

Herrn F. van Emden, welcher die Freundlichkeit hatte mir eine Abschrift der letztgenannten „Tableaux" zu überlassen, spreche ich auch an dieser Stelle meinen besonderen Dank aus.

Lapouge hat wohl die größte Reihe von *Carabus*-Larven untersucht, welche bisher einem Forscher vorgelegen hat. Um so mehr muß man es bedauern, daß seine Untersuchungen namentlich hinsichtlich der Mundwerkzeuge zu oberflächlich waren und daß seinen Aufsätzen fast gar keine Abbildungen beigegeben wurden. Indem ich hoffe in einem späteren Aufsatz auf diese Schriften von Lapouge zurückkommen zu können, möchte ich jetzt nur kurz betonen, daß meine vorliegenden Untersuchungen diejenigen von Lapouge nicht nur ergänzen, sondern sich auch zumeist auf Erscheinungen und Verhältnisse beziehen, welche von ihm überhaupt nicht berücksichtigt worden sind.

Mein schon länger gehegter Wunsch, die obige Frage nach den *Carabus*-Larvenstufen zu beantworten, fand dadurch seine Erfüllung, daß ich in meinem Garten seit mehreren Jahren dem *Carabus ulrichii* Germ. meinen Schutz angedeihen ließ, so daß es mir heuer nicht schwer wurde 4 ♀♀ und 2 ♂♂ in zwei Zuchtgläsern mit Erde zusammenzubringen. In der Gegend von München-Pasing ist *C. ulrichii* ziemlich häufig und scheint diese besonders im südöstlichen Deutschland und Österreich-Ungarn verbreitete Art auf unbewaldeten, mit Glas und Kräutern bewachsenen Flächen der oberbayrischen Voralpengelände recht gut zu gedeihen.

Von meinen Mitte April zusammengesetzten *C. ulrichii* wurde schon am 17. April das erste Ei abgelegt. Im ganzen erzielte ich bis Ende Mai von 4 ♀♀ 33 Eier, womit aber nicht gesagt sein soll, daß diese Zahl die Gesamtzahl abgebe, welche festzustellen nicht ohne erhebliche Schwierigkeiten ist, denn die Eier werden einzeln in der Erde abgelegt und müssen also aus dieser vorsichtig hervorgesucht werden. Da die Erdmenge, welche den Tieren zum Einwühlen geboten wird, nicht zu gering sein darf, kann man leicht das eine oder andere Ei übersehen, außerdem habe ich meine Zucht-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

weibchen am 20. Mai wieder in Freiheit gesetzt, und es ist unbestimmt, wieviel Eier sie vorher oder nachher noch abgelegt haben mögen. Ernährt wurden meine *C. ulrichii* mit Regenwürmern, über die sie stets mit außerordentlicher Gier herfielen, wobei ich bemerkte, daß sich die Männchen mit den Weibchen bisweilen um einen bestimmten Wurm wütend balgten, auch wenn ein anderer zur Verfügung stand. P. Born macht in seinem zusammenfassenden, gründlichen Aufsatz über „Carabus catenulatus und seine Formen" Zool. Jahrb., Vol. 39., Syst., Hft. 1, p. 49, 1915 die interessante Mitteilung, daß gewisse macrocephale mediterrane Caraben „sehr kräftige Mandibeln besitzen, welche dazu dienen, die Schneckengehäuse zu zerdrücken". Von *Carabus riffensis* berichtet er sogar über das Erklettern von Büschen, „um sich an den Schnecken gütlich zu tun". — *C. ulrichii*, obwohl zu unseren kräftigeren Arten gehörig, ist nicht imstande, größere Schneckengehäuse, wie die von *Helix arbustorum*, aufzubrechen. Er beißt wohl auf diese Schnecken ein und treibt sie dann entweder in ihr Gehäuse zurück oder jagt sie an Stellen, an welchen er sie nicht mehr erreichen kann, aber ich sah niemals, daß er eine *arbustorum* bezwungen hätte. Er muß sich vielmehr mit dem ausgeschiedenen Schleim dieser Tiere begnügen. Verletzt man dagegen durch Beklopfen mit einem Stein ein *arbustorum*-Gehäuse, so wird die Schnecke von *ulrichii* aufgezehrt.

Da die Caraben allgemein als Vertilger von Maikäfern beschrieben werden, ich erinnere z. B. an Fabre's Schriften, welche unter dem Titel „Ein Blick ins Käferleben" vom „Kosmos" herausgegeben wurden und in welchem fig. 6 (p. 16) den Angriff des *Carabus auratus* auf den Maikäfer veranschaulicht, so dürfte es nicht uninteressant sein, das Verhalten des *Carabus ulrichii* gegenüber *Rhizotrogus solstitialis* festzustellen. Obwohl der erstere dem *auratus* an Größe nicht nachsteht, letzterer dagegen viel kleiner ist als der Maikäfer, konnte *ulrichii* den *solstitialis* dennoch nicht bewältigen. 14 Stück dieser „Julikäfer", welche einem *ulrichii*-♀ beigegeben wurden, starben nach und nach, ohne von ihm bewältigt worden zu sein. *C. ulrichii* gibt sich durch Beißen mit den Mandibeln die größte Mühe, in den Leib der Rhizotrogen einzudringen, und bei der Schwächlichkeit der Elytren sollte man das auch für möglich halten, aber seine Waffen gleiten überall und immer wieder von dem elastischen und auch durch Behaarung teilweise geschützten, glatten oder gerundeten Panzer ab. Dazu kommt der Umstand, daß die Rhizotrogen viel beweglicher sind als die Maikäfer und mit ihrem

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

krabbelig-klammernden Wesen, was sie oft genug zu einem unbeabsichtigten Angriff auf den *Carabus* führt, den Gegner beunruhigen. Als übrigens einige Rhizotrogen zwischen Steinen in die Enge getrieben sich an ihren Verfolger nicht anklammern konnten, gruben sie sich so schnell und energisch in die Erde ein, daß ihnen jener nicht folgen konnte.

In der erwähnten Schrift berichtet Fabre in seiner temperamentvollen Weise auch über die Vertilgung lebender *Carabus auratus*-♂♂ durch die seit langem mit ihnen zusammengehaltenen ♀♀. Ähnliches konnte ich bei *ulrichii* ebenfalls nicht beobachten, ich sah sogar im Gegenteil, daß ein *ulrichii*-♂, welches gestorben war, tagelang von dem überlebenden ♀ ganz unberührt gelassen wurde. Hier möchte ich nicht unerwähnt lassen, daß ich sowohl hinsichtlich des *C. ulrichii* als auch anderer Arten, wie *auronitens* und *irregularis*, die Mitteilungen von Heymons (nach Ramme) auf p. 379 der Vielfüßler, Insecten und Spinnenkerfe im 2. Bd. von Brehm's Tierleben 1915 (4. Auflage) nicht bestätigen kann. Heymons schreibt: „Hochinteressant ist die Art und Weise, wie die *Carabus*-Arten ihre vorzugsweise aus Schnecken und Regenwürmern bestehende Beute überwältigen. Durch kräftige Bisse wird das unglückliche Opfer wehrlos gemacht und am Entweichen verhindert, dann aber nicht etwa verschlungen, sondern der Räuber bricht seinen Magensaft darüber aus, dessen Fermentstoffe die Weichteile der Beute rasch zersetzen und zu einem Brei verflüssigen, so daß der Käfer nachher nur die schleimige Nährmasse aufzuschlucken braucht." — Daß die *Carabus* und andere Carabiden Magensaft ausbrechen, ist zweifellos richtig, aber die Beute wird so schnell zerbissen und heruntergewürgt, daß von einem vorherigen „Zersetzen" nicht die Rede sein kann. Der Magensaft ersetzt vielmehr den Speichel und erleichtert das Verschlucken der einzelnen abgebissenen Stücke. Die Beutetiere sind übrigens meistens auch an sich schon so weich, daß ein solches „Zersetzen" vor dem Verschlucken gar nicht notwendig ist. Würde nur ein „zersetzter" und „verflüssigter Brei" hinuntergespült, dann würden die Carabiden nicht unaufhörlich mit ihren starken Mandibeln arbeiten, auch wäre es ganz unerfindlich, weshalb ihnen die Natur einen so starken Kaumagen gegeben haben sollte. Daß auch härtere Beuteobjekte ohne vorherige „Zersetzung" bewältigt werden, beobachtete ich u. a. an einer $1^1/_2$ cm langen Eulenpuppe. Nachdem deren Ringel zerbissen waren, konnte der breiige Inhalt ohne weiteres aufgeschlürft werden. Dann aber

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wurden auch die ganzen Hautteile zerbissen und größtenteils verschlungen. Wenn die „Zersetzung" der Nahrung so schnell erfolgen sollte, wie Heymons (Ramme) behaupten, dann wäre es nicht zu verstehen, daß ein *Carabus* noch 24 Stunden nach Beginn des Puppenverzehrens so aufgetrieben ist, daß hinter den Elytren das 6. und 7. Abdominaltergit, welche gewöhnlich ganz versteckt liegen, vollkommen freie Lage erhalten haben. —

Als ich einige der *Carabus ulrichii*-Eier unter dem Binokular beobachtete, fiel mir an einem derselben die Bewegung eines gelblichen Körperchens auf, welche zunächst den Eindruck erweckte, als bewege sich eine kleine Milbe an der Oberfläche des Eies. Sehr bald aber konnte ich als die wahre Ursache dieser Bewegung ein inneres Organ feststellen, und zwar zeigte sowohl die Paarigkeit desselben als seine Zusammensetzung aus 3 + 3 Körperchen an, daß es sich um die Ocellengruppen handelt, welche regelmäßige Bewegungen ausführen können; d. h. es bewegen sich natürlich nicht die Ocellen für sich allein, sondern beide Ocellengruppen gemeinsam und gleichzeitig und sind lediglich der Ausdruck einer drehenden Bewegung des Embryonalkopfes.

Ohne auf die Embryonalentwicklung näher eingehen zu wollen, möchte ich doch einige Erscheinungen der späteren Embryonalentwicklung besprechen, zumal sie wichtig sind, um zweierlei embryonale Bewegungen scharf auseinanderhalten zu können, nämlich

1. die embryonale Atmung und
2. die embryonalen Wehen.

Nach der äußerlich, d. h. am lebenden Embryo der abgelegten Eier erkennbaren Embryonalentwicklung lassen sich vier Perioden unterscheiden:

a) Jüngere Eier, an welchen sich der Keimstreif oder unfertige Embryo entweder überhaupt nicht erkennen läßt oder nur als eine gelbliche Masse, welche von dem übrigen, mehr graugelblichen Eiinhalt mehr oder weniger undeutlich abgesetzt ist.[1])

1) Da sich die Embryonen der abgelegten Eier tagelang in der Periode a befinden, kann ich Lapouge (p. 11 seiner „Méthodes d'élevage des larves des Carabes", 1905, a. a. O.) nicht beistimmen, wenn er schreibt: „Au bout de quelques heures l'embryon est en voie d'organisation et les œufs que l'on retire de la terre contiennent presque toujours des larves déjà reconnaissables." Hiernach müßte man vermuten, daß bei

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

b) Ältere Eier, deren Embryonen gelblich bis bräunlich pigmentierte Ocellengruppen erhalten haben, während sonstige Organe nicht sicher unterscheidbar sind (Fig. 1).

c) Embryonen, von welchen außer den Ocellengruppen auch bleiche Gliedmaßen, Ringe und Tracheenstränge unterscheidbar sind und

d) Embryonen, deren Organisationsentwicklung vor dem Abschluß steht, so daß zahlreiche Borsten durchschimmern, außerdem die Stigmen und die gelblich bis bräunlich gefärbten Mandibelspitzen und Beinklauen (Fig. 4).

Die Bewegungen der embryonalen Atmung sind lediglich in der Periode *b* und *c* zu verfolgen, hören aber in Periode *d* auf. Es handelt sich um Rollungen des Embryos und zwar des Kopfendes desselben, welche derart verlaufen, daß jede Ocellengruppe eine kreisende Bewegung vollführt, deren Ausdehnung, wie in Fig. 1 durch die Striche x y angedeutet worden ist, etwa die dreifache Breite des Ocellenhaufens erreicht. Wenn auch bei der Entwicklung die Ocellen von dem Zeitpunkt an, wo sie sich durch Pigment bemerkbar machen, bis zum Schlüpfen des Embryos aus der Eihaut, etwas nach hinten verschoben werden können, so ist diese Verschiebung doch geringfügig gegenüber der Variabilität in der Lage der Ocellengruppen, welche teilweise mit einer Variabilität in der Gestalt der Eier zusammenhängt. Die Extreme der von mir beobachteten Ocellengruppenlagen werden durch Fig. 1—4 veranschaulicht, d. h. die Ocellengruppen können bei Betrachtung der Eier von unten eine Lage einnehmen, welche schwankt von der Stellung dicht hinter dem oralen Pol bis zu einer solchen wenig vor der Mitte des Eies. Am häufigsten sah ich die Ocellenlage Fig. 1 b, d. h. also etwa ein Viertel der Eilänge hinter dem oralen Pol. Die verschiedene Ocellenlage ist natürlich zugleich ein Ausdruck verschieden starker Embryoeinkrümmung. Die grauweißen bis graugelblichen Eier, die bisweilen teilweise etwas trübglasig durchschimmern, sind meistens $5^1/_3$—$5^1/_2$ mm lang und 2 mm breit, doch sah ich auch größere, welche $6^1/_2$ mm Länge erreichen und dabei vorn 3 mm, hinten $2^1/_2$ mm breit sind. Schon der Umstand, daß manche Eier vorn und hinten fast gleichbreit,

manchen *Carabus*-Arten die abgelegten Eier schon weiter fortgeschrittene Embryonen enthalten. Leider hat Lapouge nichts darüber gesagt, bei welcher Art er diese Beobachtungen gemacht haben will.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

andere dagegen vorn viel breiter sind, zeigt, daß auch die Gestalt der Eier variiert. So besaß das in Fig. 4 dargestellte unsymmetrische und namentlich hinten links aufgetriebene Ei bei $6^1/_5$ mm Länge eine Breite von $2^3/_4$—$3^1/_3$ mm. Ich besaß auch ein asymmetrisches und einige Einbuchtungen zeigendes Ei, welches einen Embryo mit etwas schief gelegenen Ocellengruppen enthielt und drei buckelige Vortreibungen vor den Ocellengruppen. Trotzdem zeigte der Embryo sein Leben nicht nur im regelmäßigen Rotieren der Ocellengruppen an, sondern gelangte auch zur normalen Entwicklung. Die rhythmischen Bewegungen der Ocellen innerhalb der Perioden *b* und *c* sind auch durch die verschiedene Lage derselben insofern beeinflußt, als sie bei der durch Fig. 1a angedeuteten extremen Vorderlage der Ocellen lediglich als seitliche Bewegungen zum Ausdruck kommen, während sie bei der durch Fig. 1b oder Fig. 2—4 veranschaulichten Lage entschieden kreisende Bewegungen sind. Diesen Unterschied erkläre ich mir so, daß im ersteren Falle dem weiter vorn gelegenen Kopfe im schmäleren Polgebiet des Eies weniger Raum zur Drehung gegeben ist, während er im letzteren Falle sich viel ungehinderter umherdrehen kann.

Man darf jedoch in den rhythmischen Bewegungen nicht einen Vorgang erblicken, welcher sich etwa mit der Regelmäßigkeit von Pulsationen eines Blutgefäßsystems abspielt, vielmehr setzen diese Bewegungen zeitweise ganz aus, während sie zeitweise sich ganz regelmäßig verfolgen lassen. Auch hinsichtlich dieser Bewegungen herrscht unter den Embryonen offenbar eine nicht geringe Variabilität. Von dieser jedoch abgesehen habe ich den Eindruck gewonnen, daß

1. die rhythmischen Bewegungen von der Feuchtigkeit der Luft abhängig sind, indem ich zu wiederholten Malen feststellen konnte, daß sie aufhörten oder nachließen, wenn ich die Eier einige Zeit unter dem Mikroskop, also in der trockeneren Zimmerluft, beobachtet hatte, obwohl sie vorher ganz regelmäßige Ocellenbewegungen in dem Glasbehälter mit feuchter Erde gezeigt hatten,

2. finden die rhythmischen Bewegungen um so regelmäßiger statt, je tadelloser die betreffenden Eier erhalten sind.

Es liegt auf der Hand, daß Eier, welche einzeln in die Erde abgelegt werden und nicht ohne Mühe aus derselben hervorgesucht werden müssen, leicht irgendwelche Verletzungen größerer oder geringerer Bedeutung davontragen, welche dann hinterher wie die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ganze Entwicklung so auch die Rotationen des Embryos beeinflussen. Was nun die Häufigkeit der rhythmischen Bewegungen anbelangt, so zählte ich z. B. bei 17° C bei gesunden Embryonen 5—6 Rollungen in einer Minute. Außer dem stärkeren, regelmäßigen und nach bestimmten Richtungen auseinandergehenden Bewegungen bemerkte ich dazwischen noch kleinere und unregelmäßigere. Bei $19^1/_2{}^0$ C zählte ich in einer Minute 8 Rollungen, in einem anderen Falle bei 19° sogar 12 Rollungen, welche übrigens zu den verschiedensten Tageszeiten beobachtet werden können.

Die Vorbedingung für die rhythmischen Bewegungen ist die embryonale Flüssigkeit, in welcher der Embryo hin- und hergleitet. Indem diese mit der fortschreitenden Entwicklung allmählich aufgebraucht wird, hören auch die rhythmischen Bewegungen allmählich ganz auf. Hiermit kommen wir aber in eine neue Periode und zwar in die letzte embryonale (Periode *d*), innerhalb welcher man den Embryo normalerweise bewegungslos antrifft. Nur bisweilen kann man vereinzelte Bewegungen beobachten, die den Beginn der embryonalen Wehen anzeigen.

Diese bestehen darin, daß sich der Embryo zusammenzieht, so daß der Kopf mehrfach in der Richtung der Längsachse des Eies gegen das Abdominalende vor- und wieder zurückgeschoben wird, daher die Ocellengruppen bald vor bald hinter der Mitte bemerkt werden. Hier und da erkennt man als Ausdruck der inneren Zugkräfte an der Oberfläche eine vorübergehend auftretende Delle. Hat man das Ei in einem Uhrschälchen liegen, dann kann es durch die Pressungen schwache seitliche Bewegungen erfahren. Bisweilen sah ich am oralen Pol zwei tiefe Einstülpungen durch inneren Zug, ebenso jederseits des 10. Abdominalringes eine tiefe Einsenkung. Künstliche Eindrücke der weichen Oberfläche mit irgendeinem Gegenstande riefen keine Bewegungen des Embryos hervor. Gegen Schluß der Embryonalzeit konnte ich zuckende Bewegungen bald der ganzen Beine, bald ihrer Endklauen beobachten, auch seitliche Drehungen des Kopfes und der Hinterhälfte des Abdomens.

Schlüpfen des Embryos aus den Eihäuten.

Das Hervorschlüpfen des Embryos, welches mit einem Zerreißen[1]) des oralen Teiles der Eihaut beginnt, beobachtete ich abends 9 Uhr.

1) Hinsichtlich der „Eizähne“ oder Frontalstachel, welche die Eihäute vermittels der Schlüpfwehen von innen her aufschlitzen, sei auf den Abschnitt C verwiesen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Der noch vollständig weiße Embryo arbeitet sich dadurch heraus, daß bald der Thorax bald das Abdomen wie ein aufgeblähter Blasebalg auf die Eihaut drückt. Zieht sich das Abdomen zusammen, dann werden Kopf und Thorax wie ein Gebilde aus Gummi aufgetrieben und straff gespannt, während umgekehrt der faltig zusammengepreßte Thorax das Abdomen aufbläht. Lediglich der Kopf wird nicht zusammengepreßt, sondern biegt sich bei der Einknitterung des Thorax unter stumpfem Winkel gegen diesen etwas dorsal empor. Die Kontraktion des Abdomens ist keine gleichmäßige, sondern eine von hinten nach vorn fortschreitende, wobei die Kontraktion des hintersten Teiles zugleich ein Vorziehen und Zusammenpressen des Hinterendes der Eihaut mitbewirkt.

Der halb aus seiner Eihaut geschlüpfte Embryo hält dieselbe unten mit seinen Beinen gespreizt. Bei den Wehen spreizen sich bisweilen auch die Mandibeln, und so kann es geschehen, daß dieselben in die Eihaut unter dem Hinterende einkneifen und dadurch vorübergehend einen Halt gewinnen. Der halb geschlüpfte Embryo erinnert mich an einen in einem Schlafsack aufrecht sitzenden Menschen.

Kleinere, besonders an den Hüften und den Thoraxtergiten bemerkliche Dellen zeigen das heftige Arbeiten der Muskulatur an. Ein besonders starker, querer Eindruck macht sich am Pronotum bemerklich, welches hierdurch in zwei hintereinander gelegene Hälften abgesetzt erscheint, deren vordere wie ein halbmondförmiger Kragen den Hinterkopf umgibt. Eine besondere Mühe bereitet es dem Embryo, die Beine hervorzuziehen, da sie sich leicht festhaken, daher sah ich erst um 10,20 Uhr, daß das rechte Vorderbein frei geworden war, das linke und ein Mittelbein um 10,30 Uhr.

Jetzt machen sich auch die ersten Anzeichen der Verfärbung bemerkbar, indem sich an den Kanten der Hüften graue bis bräunliche Längsstreifen zeigen.

Auffallend groß und geweitet sind die an der Grenze von Pro- und Mesothorax gelegenen Stigmen.

Während die Eihaut mit ihrem Vorderende lange an der Basis des Abdomens haftete, wird sie mit der allmählichen Befreiung der Beine weiter nach hinten geschoben. Um 10,45 Uhr war das Hinterende der Eihaut vom Abdomen etwas losgelöst. Graue Schatten treten nun hier und da auch an anderen Körperstellen auf und schimmern von den Abdominaltergiten selbst durch die Eihaut. Die gummiartige Beschaffenheit der Körperoberfläche läßt immer noch

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

häufig hier und da Dellen und Knitterungen der Haut bemerken. Um 11 Uhr ist auch der 2. Mittelfuß befreit und das Tier macht nun krümmende Bewegungen mit dem ganzen Körper, um die anklebende Eihaut loszuwerden. Um 11,20 Uhr ist endlich nach zahlreichen Umwälzungen des ganzen Körpers mit Einschluß der Eihaut (wobei ich durch zeitweises Anhalten von Widerständen die fehlende Erdkammer etwas zu ersetzen suchte) auch das 3. Beinpaar frei geworden und damit im wesentlichen das Schlüpfen beendet, wenn auch die Eihaut noch der Hinterhälfte des Abdomens anklebt.

Das Schlüpfen dauerte also soweit etwa zwei Stunden, wobei jedoch zu berücksichtigen ist, daß das sich hervorarbeitende Lärvchen frei lag, während es unter den natürlichen Verhältnissen, die uns eine Beobachtung unmöglich machen, an den umliegenden Erdteilchen, die durch das Krümmen und Pressen zusammengedrückt werden müssen, einen dem Schlüpfen förderlichen Widerstand findet. Es ist also höchst wahrscheinlich, daß das Schlüpfen unter solchen natürlichen Verhältnissen eine kürzere Zeit in Anspruch nimmt.

Das soweit befreite Lärvchen ist immer noch vorwiegend weißlich, obwohl sich an vielen Stellen graue bis grauschwärzliche Schatten oder Wische bemerklich machen.

Am anderen Morgen um 9 Uhr fand ich die Larve am Rücken vollkommen geschwärzt, aber der Hinterhälfte des Abdomens haftete immer noch die Eihaut an. Solches mehr oder weniger ausgedehntes Ankleben der Eihaut am Abdomenende beobachtete ich bei mehreren Larven, die aber dann beim Schlüpfen durch die Erde die zusammengedrückte Eihaut schließlich vollkommen abstreifen.

Ausfärbung der Junglarve.

Auf Grund einer in der Nacht vom 2. zum 3. Mai aus der Eihaut geschlüpften Larve will ich hinsichtlich der Ausfärbung derselben noch folgendes dem vorigen hinzufügen:

Morgens 8 Uhr liegt die vollkommen von der Eihaut befreite und am Rücken vorwiegend grauschwärzlich gewordene Larve stark eingekrümmt auf der Seite, streckt sich aber schon um $^1/_2$9 Uhr und macht lebhafte Rennbewegungen. Antennen, Taster und Mandibeln sind noch grauglasig durchsichtig, die Tergite dunkelgrau mit einem Stich ins Bläulich-Schwärzliche, besonders an den Hinterrändern. Die Tergite sind immer noch so weich, daß sie an verschiedenen Stellen durch Zug oder Druck dellig oder faltig er-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

scheinen. Die ganze Unterfläche des Körpers ist noch vorwiegend grauweißlich, so daß Sternite und Pleurite nur schwach abgesetzt erscheinen.

Um $^1/_2$11 Uhr (also nach 2 Stunden) ist bereits eine bedeutende Änderung erfolgt, denn die Mandibeln sind schön bernsteingelb geworden, die Taster haben gelblichen Anflug erhalten und die fast ganz schwarzen Thorakaltergite zeigen nur noch einen grauen Anflug. Abdominaltergite dunkelgrauschwarz mit schwarzen Rändern, aber die Bauchfläche immer noch vorwiegend blaß, die Pseudocerci grauweiß mit schwärzlichem Anflug.

$^1/_2$3 Uhr nachm. ist der ganze Rücken kohlschwarz, Mundteile und Antennen bernsteingelb, Pseudocerci gelblich, Hüften vorwiegend schwarz, die übrigen Glieder braun und schwärzlich gefleckt. Unterfläche noch vorwiegend hell, doch ist der Halsbogen geschwärzt, der Unterkopf braun, während Pleurite und Sternite noch blaß erscheinen.

Abends 10 Uhr beobachtete ich dasselbe, nur die Mandibeln sind mehr gebräunt und die Pseudocerci dunkler geworden. Die Ausfärbung ist zwar im wesentlichen beendet, doch dunkeln später die Gliedmaßen und Bauchsklerite noch weiter nach. Man kann also aus diesem und einigen anderen Fällen folgern, daß die wesentlichsten Erscheinungen der Ausfärbung der Junglarve sich in etwa 12—14 Stunden vollziehen.

Verunglücktes Schlüpfen.

Aus der Umständlichkeit des oben geschilderten Schlüpfens ergibt sich schon die Möglichkeit, daß manche Embryonen diesen Vorgang nicht glücklich abzuwickeln vermögen, wie ich auch tatsächlich in einem Falle beobachtete, der einen Embryo von 5 mm Länge mit ungewöhnlich weit polar also vorn gelegenen Ocellen betraf. Außerdem zeigte sich, wohl infolge zeitweiser Trocknis, die Eihaut ungewöhnlich faltig-längsrunzelig. Diese Larve ist trotzdem den 12. Mai morgens ausgeschlüpft, hat aber nicht nur in der Hinterhälfte des Abdomens die haftende Eihaut behalten, sondern es sind zugleich alle Taster und die Antennen zu einem Strang verklebt. Obwohl sich das Tier regelrecht auf den Beinen fortbewegen konnte, war es doch nicht lebensfähig, da es den Strang nicht lösen konnte, trotz alles Schlagens mit den Vorderbeinen und heftiger Kopfbiegungen. Der Strang ist entstanden zu denken als eine Folge

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

verderblicher Austrocknung, d. h. einer vorzeitigen Erschöpfung embryonaler Flüssigkeit.

Eihaut und Chorion.

Während die Eihaut vollkommen strukturlos ist, wird das Chorion von einen dichten Gitterwerk umspannt, durch welches jene Struktur erzeugt wird, welche unter der Lupe als eine kaum wahrnehmbare Punktierung erscheint, mikroskopisch dagegen wie ein Zellgewebe (Fig. 6). Beobachtet man die Ränder abgerissener Fetzen des Chorion, dann läßt sich mit Bestimmtheit erkennen (Fig. 6a), daß einer strukturlosen Membran ein feines Gitterwerk aufliegt, da sich der zarte Membranenrand (*r*) sehr deutlich von den abgerissenen Zweiglein (*e*) des Gitterwerkes abhebt.

Die Eihäute sind überaus elastisch, so daß sie jedem Druck gummiartig nachgeben, dabei aber doch eine hohe Widerstandskraft und Zähigkeit besitzen, wie am besten daraus hervorgeht, daß aus einem Ei, welches mir vom Tische auf die Diele herabfiel, dennoch eine gesunde Larve ausschlüpfte.

Die in der Erde ruhenden Eier bedürfen, da sie einzeln abgelegt werden, also weder vom Muttertier noch von einem Neste geschützt werden, gegen Nässe, Stöße und verschiedene kleine Feinde, namentlich Schimmelpilze, in der Tat eines sehr widerstandsfähigen Chorions. Die große Leistungsfähigkeit desselben wird am besten dadurch bewiesen, daß ich etwa die Hälfte der von mir aus der Erde hervorgesuchten Eier habe zur Entwicklung bringen können.

Obwohl die Oberfläche des Chorions trocken ist, haften an ihm doch sehr leicht kleine Lehmkrümchen oder Sandkörnchen an, mit denen die hervorgeholten Eier bald mehr, bald weniger behaftet sind.

Nicht selten bemerkt man an der Oberfläche der Eier auffallend glänzende Stellen: Dieselben rühren daher, daß daselbst das Gitterwerk des Chorions fehlt. Da nun gleichzeitig an solchen Stellen die Oberfläche der Eier mehr oder weniger buckelig vorgewölbt ist, so bezeugen dieselben, daß hier Orte des geringsten Widerstandes sind gegen den Druck, welchen der Embryo auf die Eihäute ausübt. In Fig. 5 bei *g* finden sich 3 solcher glänzenden Buckel.

Die asymmetrischen Verhältnisse mancher Eier sind ebenfalls auf die ungleichmäßige Ausbildung des Chorions zurückzuführen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Man kann sich auch bei mikroskopischer Durchsicht desselben leicht überzeugen, daß das Gitterwerk nicht gleichmäßig gebildet ist. Während ein feines Gitterwerk mit größeren Maschen mehr oder weniger rundlicher Form vorherrscht (Fig. 6a), ist an manchen Stellen ein gröberes und unregelmäßigeres anzutreffen, in welchem auch die Maschen viel unregelmäßiger und z. T. äußerst klein sind (Fig. 6b).

Ich erwähnte oben schon den Einfluß der Feuchtigkeit. Eier, welche in eine austrocknende Erde gelangen, müssen zugrunde gehen, weil sie schrumpfen und dann der Embryo nicht mehr die Kraft besitzt die geschrumpfte Haut zu durchbrechen, vorausgesetzt, daß er überhaupt seine Entwicklung beenden kann. Ein Dutzend Eier, welche ich zeitweise zu trocken gehalten hatte und durch Schrumpfungen größtenteils verlor, war dennoch insofern höchst interessant als sich 2 Embryonen, nachdem ich wieder für eine feuchtere Luft gesorgt hatte, dennoch entwickelten. Hiermit verhielt es sich aber also:

Die Schrumpfungen waren bei den meisten zu trocken gehaltenen Eiern so weit gediehen, daß sie zum Absterben derselben führten. Bei denjenigen aber, welche nur mäßige Schrumpfungen erhielten, also 2 besonders kräftigen Eiern, verschwanden dieselben wieder, weil der Saftdruck des Embryos die Runzeln auszufüllen imstande war. In Fig. 5 habe ich an den mit *x* bezeichneten Stellen die Schrumpfungen infolge Trocknis angedeutet, während die punktierten Linien den späteren prallen Zustand angeben.

In meiner *ulrichii*-Zucht 1918 befanden sich am 7. Mai einige Eier, welche anfangs so auffallende Beulen zeigten und so schlaff waren, daß ich sehr zweifelhaft war, ob sie sich weiter entwickeln würden. Aber nach einigen Tagen waren sie alle wieder vollständig prall. Die Ausgleichung der Beulen geschieht nicht nur durch das Wachstum, den Saftdruck und die Bewegungen des Embryos — ich sah sogar einmal direkt wie eine feine Längsdelle durch embryonale Bewegung ausgestrichen wurde — sondern wahrscheinlich auch durch Hygroskopie der Eihäute, welche einen gewissen Wasserverlust wieder zu ersetzen vermögen, wenn die Luft feuchter geworden ist.

Hin und wieder dürften Milben (*Gamasus*), von denen ich 3mal ein Stück beobachtete, den Eiern der *Carabus* verderblich werden, indessen wird das bei den im Innern der Erde ruhenden Eiern viel

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

seltener vorkommen als bei meinen an der Erdoberfläche oder in Uhrschälchen bewahrten Objekten.

Die Größe der geschlüpften Junglarven beträgt $11^1/_2$—$15^1/_2$ mm Länge, schwankt also in beträchtlicher Weise, der Variation der Größe und Gestalt der Eier entsprechend. Da diese Junglarven, welche noch keine Nahrung von außen aufgenommen haben, mithin ungefähr die doppelte Länge der Eier erreichen, so kann man auch daraus einen Schluß auf den Druck ziehen, welchen der vorn und hinten stark eingekrümmte Embryo auf die Eihaut ausüben muß.

Postembryonale Dotterperiode.

Die Junglarve, auch wenn sie vollkommen ausgefärbt ist, verschmäht zunächst die ihr gebotene Nahrung. Einer in der Nacht vom 29. zum 30. April geschlüpften und abends 9 Uhr ausgefärbten Larve setzte ich vier Tipuliden-Larven zweier Arten vor, fand aber, daß dieselben bis abends 10 Uhr am 3./5. alle verschmäht wurden. Erst am Morgen des 4. Mai wurde eine dieser Larven, die etwa halb so schwer war wie die *Carabus*-Larve, von ihr ausgesogen. Die Aufnahme von Nahrung ist also 3—$3^1/_2$ Tage nach dem Schlüpfen aus dem Ei verweigert worden. Dasselbe beobachtete ich bei einer anderen Larve, der ich einen kleinen Lumbriciden beigesetzt hatte. Die Lösung dieses scheinbaren Rätsels bringt uns eine Untersuchung des Darmes der Junglarve, welcher noch einen beträchtlichen Vorrat Dottermasse enthält. Bei einer 12 Stunden alten, also noch nicht ganz ausgefärbten Larve zeigte sich der Darm prall angefüllt mit einer hellen, gallertartigen Dottermasse.

Nahrungsaufnahme.

Das stille, enthaltsame Wesen der Junglarven erfährt die größte Veränderung, sobald mit dem Aufzehren dieses Dottervorrates der Hunger erwacht. In zahlreichen Fällen konnte ich beobachten, daß solche hungrigen Larven den ihnen vorgesetzten Wurm entweder sofort packten oder in ganz kurzer Zeit. Sobald sich die gewaltigen, noch obendrein mit starken Innenzähnen bewehrten Mandibeln in ihr Opfer eingeschlagen haben, lassen sie geraume Zeit nicht wieder los; eher läßt sich die Larve von einem Wurm, auch wenn er sie an Körpergröße übertrifft und unter heftigen Krümmungen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mitreißt, wie ein von einem Pferde geschleifter Reiter umherwerfen. Der Wurm wird nicht nur von den Mandibeln gehalten, sondern auch zerbissen und gepreßt und die also zugerichteten, von unten her durch beide Maxillenpaare gestützten und betasteten Teile zur Aussaugung gegen die Mundöffnung gedrückt.

Die erste Häutung.

In verhältlich kurzer Zeit schon, nämlich 12—15 Tage nach Verlassen der Eihaut [1]) erfolgt die erste Larvenhäutung, welche ich noch nicht unmittelbar beobachtet habe. Aus der Beschaffenheit der frisch Gehäuteten, welche vollkommen weiß sind, ergibt sich schon, daß die schlüpfenden Larven auch weich sein müssen. Kurz nach der Häutung liegt die Exuvie in vollständigem Zusammenhang da und lehrt uns, daß beim Schlüpfen der Häutungsbeflissene durch einen dorsomedianen Riß sich hervorarbeiten muß. Dieser Häutungsspalt wird gebildet sowohl von der großen Y-förmigen Naht des Kopfes, als auch von einer Sagittalnaht in Pro-, Meso- und Metanotum. Das Herannahen einer Häutung macht sich dadurch bemerklich, daß die Larve träger wird, Nahrung verschmäht und sich in einem aufgetriebenen Zustand befindet, so daß zwischen den Tergiten weißliche Intersegmentalstreifen sichtbar werden. Letzteres ist jedoch auch nach starker Nahrungsaufnahme der Fall.

Larvenausfärbung.

Am 24./7. 1916 gelang es mir eine vom II. ins III. Stadium übergehende *ulrichii*-Larve unmittelbar nach dem Verlassen der Exuvie zu beobachten. Dieselbe war mit Ausnahme der dunkeln Ocellen vollkommen schneeweiß, nur die Spitzen der Mandibeln und Pseudocerci gelblich gefärbt. So um 12 Uhr mittags. — Um $1^1/_4$ Uhr zieht sich bereits ein grauschwarzer Hauch über alle Abdominaltergite, Metanotum und die Seiten des Mesonotum. Der Kopf ist gelblich geworden, ebenso das 9. Abdominaltergit nebst den Pseudocerci, das Pronotum teils gelblich teils grauschwärzlich, Mandibeln gelblich, Antennen und Taster noch vorwiegend weißlich. — Um $2^1/_2$ Uhr Meso- und Metanotum, 1.—8. Abdominaltergit schon vor-

1) Larven, welche in der Zeit vom 30./4.—3./5. aus dem Ei schlüpften, traten am 15./5. ins II. Larvenstadium.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wiegend schwärzlich, Pronotum außen schwärzlich, innen gelblich, ein Medianstreifen, Vorder- und Hinterrandstreifen hellgrau, Kopf und Mandibeln chitingelb, 9. Abdominalring außen schwärzlich, innen nebst Pseudocerci grauschwärzlich bis dunkel graugelblich. — $6^1/_2$ Uhr. Wie vorher, aber Kopf, Mandibeln und die Mitte des 9. Abdominalringes gelbbraun, auch die Pronotummitte. Jederseits zieht oben über den Kopf ein braunschwarzer Längswisch. Die dorsale Nackenverbindung zwischen Kopf und Thorax ist grauweißlich geblieben, Antennen und Taster bräunlich-gelb. — $9^1/_2$ Uhr abends wie vorher, aber Kopf, Mandibeln und Mitte des 9. Abdominalringes mit den Pseudocerci dunkel gelbbraun.

25./7. Morgens 11 Uhr zeigte es sich, daß die Ausfärbung immer noch nicht beendet war, da der Kopf immer noch dunkel rötlich-braun und zum Teil braunschwarz gefärbt, während das dreieckige Nackenfeld zwischen Kopf und Pronotum grauweißlich geblieben. 9. Abdominaltergit fast ausgefärbt also nahezu schwarz Beine, Mandibeln, Antennen und Taster braun. — Um 10 Uhr abends ist auch das Nackenfeld gebräunt und die Ausfärbung überhaupt annähernd beendet, wenn auch am Kopfe immer noch die Bräunung vorherrscht. — Dies blieb auch noch bis zum 29./7., wo die Larve zuerst wieder einen Wurm packte, von der doppelten eigenen Größe.

Bewegung der Larven.

Die rennende Larve schleppt das Abdomen mit Einschluß des 10. nach hinten gerichteten Ringes über den Grund fort, wobei die Laufbeine eine Haltung zeigen, welche wesentlich von derjenigen der Imagines abweicht. Die Hüften II und III werden schräg nach hinten und unten gehalten, während die Hüfte I fast senkrecht nach unten absteht. Die Telopodite, welche nach den Seiten ausgestreckt werden, bilden einen so flachen Bogen, daß sie mit den Trochanteren den Grund berühren. Hiervon abgesehen sind jedoch die Larven Krallenspitzenläufer. Die Exkursionen der Hüften I bewirken pendelnde Bewegungen und greifen weiter aus als die der Hüfte II und III. Dem entsprechend ist die Tätigkeit der Beine I mehr ziehend, die der Beine II und III schiebend. Die ausgestülpten Aftersäcke (oder der sogenannte „7. Fuß“) treten nur dann in Aktion, wenn das rennende Tier Halt macht oder Biegungen ausführt. In der Ruhe stehen die Telopodite nach außen ab. Beim Laufen und in der Ruhe werden die Taster nach vorn und unten, die Antennen nach vorn und oben gehalten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die *Carabus*-Larven zeigen eine so nervöse Unruhe, daß sie die Geduld des Beobachters sehr in Anspruch nehmen, wenigstens wenn man sie zu bequemer Betrachtung auf eine Glasschale setzt. Unermüdlich klappern sie mit ihren Beinchen über den Grund, als wollten sie das Rennen bis zur äußersten Erschöpfung fortsetzen. Machen sie aber einmal Halt, dann geschieht es meistens nur auf einige Sekunden. Erst wenn man ihnen den gewohnten Erdboden wiedergibt, nehmen sie ein ruhigeres Wesen an. Man kann alsdann auch hin und wieder beobachten, daß die großen Mandibeln nicht nur der Nahrungsaufnahme dienen, sondern im Verein mit dem abgeflachten Kopfe auch als Stemmwerkzeuge, um dem Tierchen das Einwühlen in die Erde zu erleichtern.

Die biologische Bedeutung der Pseudocerci.

Am 9. Abdominaltergit zahlreicher Coleopteren-Larven treten paarige Ausstülpungen der mannigfaltigsten Gestalt auf, welche häufig als „Cerci" beschrieben sind. Bald handelt es sich um gelenkig eingefügte, 2- bis mehrgliedrige Anhänge, so z. B. um 2gliedrige bei den *Silpha*-Larven, bald um Fortsätze, welche gegen das Tergit nicht beweglich sind; letzteres gilt für die *Carabus*-Larven. Es können aber auch beide Fälle in einem vereinigt sein, d. h. es kann von einem fest mit dem 9. Tergit verwachsenen Fortsatzpaar ein Teil, welcher nach hinten fadenartig ausgezogen ist, mehr oder weniger abgegliedert sein. So haben wir bei den Larven von *Nebria brevicollis* lange, fadenartig ausgezogene „Cerci", welche trotzdem ungegliedert sind, dagegen bei den Larven von *Abax striolus* sitzt auf dem langen Grundfortsatz eine durch sehr deutliche Gelenke erzeugte 4gliedrige Geißel, so daß antennenartige Gebilde vorliegen, welche an die wirklichen Cerci niederer Insecten erinnern, während manche *Pterostichus*-Larven eine mehr mittlere Beschaffenheit zwischen *Abax* und *Nebria* aufweisen.

Obwohl es also genug Fälle gibt, in welchen die Auszeichnungen des 9. Tergits mehr oder weniger den echten Cerci ähnlich sehen, ist es doch sehr zweifelhaft, ob sie mit diesen homologisiert werden können, weil

1. die wirklichen Cerci entweder dem 10. Abdominalsegment angehören oder primär sogar eventuell dem 11. und

2. die fraglichen Gebilde der Coleopteren-Larven immer am 9. Abdominaltergit auftreten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

3. kommt als sehr bedeutsam die Tatsache in Betracht, daß sich echte Cerci auch bei den Imagines der Coleopteren noch niemals haben nachweisen lassen.

Um daher diesen wichtigen Gegensatz auch in der Bezeichnung zum Ausdruck zu bringen, spreche ich von Pseudocerci.

Die biologische Bedeutung der Pseudocerci (Fig. P u. Q, Taf. 9) der *Carabus*-Larven, denen also stets eine nach oben gekrümmte Endspitze zukommt, meistens aber auch noch 1—2 starke Vorspitzen, verteilt sich nach drei Richtungen und bei allen dreien dienen die Pseudocerci als zwei Ankerorgane.

1. Klemmen sich die Pseudocerci in der Höhlung oder Kammer, welche die sich häutende Larve bewohnt, irgendwo an deren Wandung fest und erleichtern dadurch dem sich hervorarbeitenden weichen Wesen das Ausschlüpfen,

2. dienen sie ihnen beim Laufen oder Kriechen in engen Gängen oder Spalten als Halt und

3. werden sie als Bremsvorrichtung benutzt, wenn die Larve ein großes Beutetier gepackt hat. Wie schon erwähnt, reißt z. B. ein Wurm, welcher eine *Carabus*-Larve an Größe beträchtlich übertrifft, diese wenn sie die Mandibeln fest eingeschlagen hat, mit sich fort, wobei sie oft nach den verschiedensten Richtungen hin und her geschleudert wird. Kann sich dann die Larve mit den Spitzen der Pseudocerci irgendwo festhaken, dann wird dadurch die Flucht des Wurmes erschwert und seine Ermattung beschleunigt, was um so notwendiger ist, als die Mundwerkzeuge, unähnlich denen vieler anderer räuberischer Tracheaten, z. B. der Chilopoden, mit Giftdrüsen nicht ausgerüstet sind.

Luftschlucken der Larven.

In einem Aufsatz: „Zur Lebens- und Entwicklungsgeschichte sowie Regeneration der Silpha obscura und Phosphuga atrata“ Supplementa entomologica (des Deutsch. entomol. Museums) No. 8, Berlin 1919 habe ich mich im Abschnitt A 5 und 6 mit dem „Luftschlucken der Weißlarven“ bei Silphiden und Forficuliden beschäftigt (p. 49) und die physiologische Bedeutung dieser eigentümlichen Erscheinung nach zwei Richtungen erörtert (p. 53—58). Inzwischen konnte ich feststellen, daß auch bei den Häutungen und dem Schlüpfen der *Carabus*-Larven ein Luftschlucken von derselben physiologischen Bedeutung vorkommt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ich beobachtete dasselbe zuerst an einer am 3./5. nachmittags dem Ei entschlüpften Larve des *Carabus ulrichii*, doch sind hier weder die einzelnen Luftblasen so groß noch die ganze Luftmasse so beträchtlich wie bei *Silpha*. Dennoch sieht man die verschluckte Luft durch die noch unpigmentierte Haut des Thorax und die Vorderhälfte des Abdomens deutlich hindurchschimmern. Bei den häufigen Bewegungen des Kopfes wird außerdem der Darm mit seinem blasigen Inhalt häufig und heftig und fast in der Ausdehnung eines Thoraxringes vor- und rückwärts geschoben. Ferner beobachtete ich unter dem Binokular, daß die Mitte des Clypeofrons wiederholt zitternde Bewegungen ausführt als äußerer Ausdruck der Tätigkeit der Muskeln, welche den Pharynx beim Luftschlucken ausdehnen. In Wasser gelegt steigt eine solche Luftschluck-Larve wie ein gasgefüllter Ballon nach oben, so daß sie an der Wasseroberfläche treibt. Als einer solchen Larve der Kopf abgeschnitten wurde, platzte der Darminhalt als eine schleimige Masse plötzlich hervor und zahlreiche Luftbläschen verteilten sich an der Wasseroberfläche. Diese Luftbläschen von $^1/_4$—$^1/_3$ mm Durchmesser blieben noch stundenlang an der Wasseroberfläche erhalten, weil sie alle von einem Schleimhäutchen umhüllt sind.

B. Zur vergleichenden Morphologie der *Carabus*-Larven, zugleich ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie der Mundwerkzeuge der Coleopteren.

1. Die beiden Maxillenpaare bei Imagines und Larven.

a) Vorbemerkungen.

Es dürften die meisten Zoologen und Entomologen der Ansicht sein, daß die Mundwerkzeuge der Coleopteren bereits so vielfältig untersucht worden seien, daß sich hinsichtlich derselben wenigstens im allgemeinen keine neuen Gesichtspunkte mehr beibringen ließen. Wäre diese Ansicht nicht vorherrschend, dann ließe es sich nicht begreifen, daß diese wichtigen Organe der größten Tiergruppe in verschiedener Hinsicht noch so sehr in Dunkel gehüllt sind. Schon seit langen Jahren habe ich diesen Eindruck gewonnen und nehme jetzt, im Zusammenhang mit den *Carabus*-Larven verschiedene neue Gesichtspunkte wieder auf, die ich schon einmal früher verfolgt habe.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

In meiner Arbeit „über vergleichende Morphologie des Kopfes niederer Insecten, mit besonderer Berücksichtigung der Dermapteren und Thysanuren, nebst biologisch-physiologischen Beiträgen", in: Abh. deutsch. Akad. Nat. (Nova Acta) Halle 1904, habe ich unter anderem die beiden Maxillenpaare nicht nur als umgewandelte Gliedmaßenpaare aufgefaßt — dies wäre nicht nur nichts Neues gewesen, sondern wurde vielmehr vor ca. hundert Jahren schon von Savigny in seinen berühmten „Memoires" auseinandergesetzt, — sondern bin sehr wesentlich weiter gegangen, indem ich die Zurückführung auf Gliedmaßenpaare konsequent auf alle Bestandteile derselben durchzuführen suchte. Diejenigen Gliedmaßen aber, welche hierbei als Grundlage in Betracht gezogen werden mußten, sind die primären Laufbeine, welcheuns in erster Linie die Chilopoden, in mehr oder weniger abgeänderter Form auch noch manche niedere Insecten vorführen.

Demgemäß habe ich auch die beiden Maxillenpaare als Maxillopoden und Labiopoden unterschieden. Vor allen Dingen kommt es für eine richtige Beurteilung der Bestandteile derselben darauf an, daß der grundsätzlich wichtige Gegensatz von Coxa und Telopodit auch an den Maxillopoden und Labiopoden Anwendung findet. Daß wir die Taster als Telopodite zu betrachten haben, ergibt sich von vornherein mit zwingender Notwendigkeit. 1904 habe ich aber ferner gezeigt, daß die höchst primären Taster der Maxillopoden von Dermapteren und Machiloidea noch jene Gliederung uns darbieten, welche ich bei Chilopoden und Progoneaten als Trochanter, Präfemur, Femur, Tibia und Tarsus auseinandergesetzt habe.

Als weitere Folge einer konsequenten Auffassung der beiden Maxillenpaare ergab sich, daß jene in zahllosen Fällen verständnislos als „Laden" bezeichneten Organe, nachdem die Stammteile als Hüften erkannt worden waren, als Hüftorgane zu gelten haben, d. h. als Umwandlungen jener bei Myriapoden und Thysanuren so verbreiteten Gebilde, welche namentlich als Hüftsäcke und Styli bekannt sind. Demgemäß unterschied ich die äußeren und inneren „Laden" als äußere und innere Hüftorgane oder Coxomerite.

Die Maxillopodenhüften selbst sind durchaus nicht immer einheitlicher Bildung, vielmehr häufig in verschiedene Bestandteile zerklüftet, über deren Beschaffenheit eine ganz besonders große Unklarheit herrscht. Diese verschiedenen Bestandteile der Maxillopodenhüften sind sogar in erster Linie der Grund, weshalb über verschiedene wichtige Gesichtspunkte bis jetzt Unklarheit und zum

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Teil größte Verwirrung herrscht, wie noch weiterhin dargelegt werden soll. Die Maxillopodenhüften der Coleopteren, von denen weiterhin die Rede sein wird, finden eine für ihr Verständnis ausgezeichnete Vorstufe in denen der Dermapteren, mit welchen ich mich 1904 (vgl. tab. 1 u. 2 a. a. O.) näher beschäftigt habe. Bei den Dermapteren zerfallen die Maxillopodenhüften in durch Nähte gegeneinander abgesetzte Teile, welche ich als Exocoxit, Mesocoxit, Endocoxit und Basocoxit unterschieden habe. Das Exocoxit ist die Stütze des Tasters und entspricht daher der sogenannten „Squama palpigera". Das Basocoxit grenzt breit an die Cardo. Das Endocoxit (welches mehr oder weniger in zwei Abschnitte zerfallen kann) ist Träger des gelenkig seinem Ende aufsitzenden inneren Coxomerits, während das Mesocoxit (ebenfalls in zwei Abschnitte zerfallend) einen Keil zwischen Exocoxit einerseits und Baso- + Endocoxit andrerseits bildet und zugleich der Träger ist des gleichfalls gelenkig ihm aufsitzenden äußeren Coxomerit.

Unter den zahlreichen von mir geprüften Abbildungen von Coleopteren-Mundwerkzeugen habe ich nun keine einzige gefunden, in welcher die Bestandteile der Maxillopodenhüften richtig angegeben worden wären, weshalb ich notwendig eigene neue Darstellungen beibringen mußte. Ich beschränke mich vorläufig auf wenige, die wichtigsten allgemeinen Gesichtspunkte klarstellende Beispiele und will gleich hervorheben, daß wir von den vier genannten Hauptbestandteilen der Maxillopodenhüften der Dermapteren bei Coleopteren häufig drei wiederfinden, nämlich Basocoxit, Endo- und Exocoxit.

Das Basocoxit ist bisher fälschlich als „Stipes" bezeichnet worden, ein Ausdruck, welcher nur auf die ganzen Coxite der Maxillopoden Anwendung finden kann. Das Exocoxit ist bei den Imagines als „Squama palpigera" mehr oder weniger ungenau beschrieben worden, während das Endocoxit überhaupt nicht als besonderer Bestandteil erkannt, sondern mit den „inneren Laden" vermengt worden ist. Die Gestalt dieser drei Hauptbestandteile der Maxillopodenhüften ist innerhalb der Coleopteren von einer großen Mannigfaltigkeit, bisher aber ebenso wie die Lagebeziehungen zu den Nachbargebilden fast vollständig unberücksichtigt geblieben, weil man die Bedeutung dieser Gebilde nicht erkannt hat. Die ungenügende Kenntnis der Coxitbestandteile hatte aber auch eine mangelhafte Vorstellung von den Coxomeriten oder „Laden" zur Folge.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

b) Die Maxillopoden der Imagines.

Als ein Beispiel für die Maxillopoden der entwickelten Carabiden möge der durch Fig. 9 und 10 erläuterte *Patrobus excavatus* dienen, bei welchem der Stamm oder das Coxit der Maxillopoden durch Längsnähte sehr deutlich in drei Bestandteile zerfällt, die sich im Vergleich mit meiner Beschreibung der Dermapteren durch ihre charakteristischen Lagebeziehungen zweifelsfrei als Endo-, Baso- und Exocoxit erkennen lassen. Das ganze Coxit ist ein von oben nach unten zusammengedrückter Hohlkörper, welcher vorn und hinten, unten, außen und oben geschlossen ist und nur innen mit der Kopfhöhle in Zusammenhang steht. Die Cardo, welche das Coxit mit der Kehle verbindet, stößt an das Endo- und Basocoxit, während sie das Exocoxit nicht berührt. Von unten her betrachtet erscheint das Basocoxit (*baco*, Fig. 9 u. 10) als ein Dreieck, dessen Basis an die Cardo stößt, während die Spitze zwischen Endo- und Exocoxit geschoben ist und ungefähr an der Mitte des letzteren liegt. Außen bildet das Basocoxit eine Kante und greift dann mit einem abgerundet dreieckigen Lappen auf die Oberseite über (Fig. 9). Auch das Exocoxit nimmt an der Ober- und Unterfläche teil, ververhält sich aber insofern dem Basocxit entgegengesetzt, als sein kleinerer Abschnitt an der Unterfläche und der größere an der Oberfläche beteiligt ist. Dieser Oberabschnitt (Fig. 9) reicht von dem genannten Lappen des Basocoxit hinten bis zum Grunde des Tasters vorn, während sich zwischen seinem gebogenen Innenrand und dem inneren Coxomerit (*comi*) der längliche Eingangsspalt in das Coxit erstreckt.

In der Enge vor diesem Spalt ist das äußere Coxomerit eingefügt. Der Unterabschnitt (*exco*, Fig. 10) trägt eine sehr große Tastborste, ist neben dieser eingeschnürt und zerfällt dadurch in zwei Unterabteilungen, deren vordere den Tastergrund wulstig überdeckt. Außen von diesem Wulst ist das innere Coxomerit ausgebuchtet (*y*) und in dieser Bucht ragt das äußere Coxomerit hervor.

Während Baso- und Exocoxit allseitig scharf abgegrenzt und deshalb bisher allein unterschieden worden sind, ist die Grenze des Endocoxit gegen das innere Coxomerit mehr oder weniger unvollständig ausgeprägt. Ferner ist zu berücksichtigen, daß, während das Baso- und Exocoxit jedes in einen Ober- und Unterabschnitt zerfällt, das Endocoxit nur an der Unterfläche des Coxits beteiligt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ist (Fig. 10). Daß es trotzdem als eigener Hauptabschnitt unterschieden werden muß, folgt erstens aus einem Vergleich mit den Dermapteren, deren Endocoxit ich a. a. O. als ganz selbständigen Hüftabschnitt erwiesen habe, während sich durch Muskeln, welche vom Basocoxit ausgehen, das innere Coxomerit gegen das Endocoxit dreht.

Zweitens ist auch unter den Coleopteren und zwar besonders bei primitiveren Formen das Endocoxit deutlich genug gegen das innere Coxomerit abgesetzt und drittens ist das Endocoxit nach Lage, Struktur und Leistungen ein von den inneren „Laden" wesentlich abweichender Bestandteil der Maxillopoden.

Es ist ferner zu berücksichtigen, daß das innere Coxomerit stets ein hohlkörperförmiges Gebilde darstellt, während das Endocoxit flächen- bis muschelförmig ausgeprägt ist.

Bei *Patrobus excavatus* (Fig. 9 u. 10) kommt der Gegensatz zwischen innerem Coxomerit und Endocoxit, obwohl beide Teile verwachsen sind, am Innenrand durch eine Absetzung (*x*) zum Ausdruck, ferner ist das innere Coxomerit der Träger zahlreicher Stacheln und Borsten, welche bei *x* gänzlich aufhören. Vorn und außen wird die Grenze beider Teile durch die schon erwähnte Bucht (*y*) angezeigt, in welcher das äußere Coxomerit eingesenkt ist. Das Endocoxit reicht nach hinten sich allmählich verschmälernd bis zur Cardo. Ungefähr in seiner Mitte senkt sich von innen her bei den Carabiden eine Bucht in das Endocoxit, welche der Ausdruck ist einer sehnigen Lamelle (*s*), welche der Hüftmuskulatur als Ansatz dient.

Die Cardo ist gelenkig mit dem Coxit verbunden und bildet einen Teil der Verbindung zwischen Coxit und Kopf. Nach Lage, Funktion und Gestalt entspricht die Cardo dem Trochantinus der Laufbeinpaare, der ebenfalls gelenkig mit der Hüfte verbunden ist.

Als Beispiele für frühere Darstellungen der Coleopteren-Maxillopoden erwähne ich fig. 120—122 auf p. 210 in Kolbe's Einführung in die Kenntnis der Insekten, oder fig. 6 u. 7 auf tab. 2 in: Arch. Naturg. in Kolbe's Vergl. morphol. Untersuchungen an Coleopteren. Diese Figuren entsprechen der Wirklichkeit so wenig, daß sie höchstens als Schemata gelten können. Aber auch in einer in vieler Hinsicht recht gründlichen Arbeit wie es die über „Insectes vésicants" ist von H. Beauregard, Paris 1890, werden die Maxillopoden mangelhaft dargestellt und demgemäß wird die „squama palpigera" fälschlich für das Grundglied der Taster ausgegeben. (Man vgl. bei Beauregard tab. 5.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zu den besseren Abbildungen zählt die fig. 9 in GANGLBAUER's Caraboidea, Wien 1892, von *Calosoma*, doch läßt sich aus dieser ebenfalls nicht entnehmen, ob die „squama palpigera" dem Taster oder dem Stamm (Coxit) zuzurechnen sei, während von den oberen Abschnitten des Baso- und Exocoxits nichts zu sehen ist und das Endocoxit nicht richtig dargestellt wurde. Weil GANGLBAUER auf p. 93 die Maxillen von *Leistus* abgebildet hat und zwar eine Wiedergabe nach SCHIÖDTE, die er also dadurch zugleich bestätigt hat, so will ich hier an der Hand meiner Figg. 11 und 12 ebenfalls auf *Leistus* eingehen, zumal deren Maxillopoden einige Besonderheiten darbieten, Nach SCHIÖDTE (GANGLBAUER) grenzt die Cardo breit an „stipes" (Basocoxit) und „squama palpigera" (Exocoxit). während in Wirklichkeit die Berührungsstelle, der Gelenkung entsprechend. nur sehr kurz ist. Ganz falsch aber ist die Zeichnung der „squama palpigera" und zwar sowohl deshalb, weil sie die Cardo berührt, als auch wegen der vollständigen Trennung von „Mala interna" und „stipes". Ohne auf die sonstigen Mängel einzugehen, sei Folgendes über die Maxillopoden des *Leistus ferrugineus* hervorgehoben.

Es ist im ersten Augenblick nicht ganz leicht die Coxite der *Leistus*-Maxillen mit denen anderer Carabiden vom Typus des besprochenen *Patrobus* in Einklang zu bringen, da eine ziemlich verwickelte Gestaltung vorliegt. Bei der Ansicht von oben (Fig. 12) zeigt sich das Basocoxit (*baco*) sehr stark entwickelt und nach außen in fünf Fortsätze ausgestülpt, welche mächtige, nach unten umgebogene Tastborsten tragen. Das Exocoxit ist durch jenes etwas nach innen und vorn verdrängt, vorn außen schräg abgestutzt und trägt auf dieser Abschrägung das Grundglied des Tasters. Unter demselben ist das Exocoxit in einen langen, keulenförmigen Fortsatz (*k*) ausgestülpt, der ebenfalls Riesenborsten trägt und den Tastergrund von unten her schützt. Dicht neben der Grenznaht zwischen Exo- und Basocoxit bemerkt man einen vordringenden Zapfen (*z*).

Die charakteristische dreieckige Gestalt des Basocoxits, die man bei zahlreichen Käfern antrifft, ist bei *Leistus* ganz verloren gegangen und zwar hängt das damit zusammen, daß es durch die genannten Fortsätze ungewöhnlich vergrößert ist. Dennoch hat das Vorderende des Basocoxits, welches sich dicht vor dem eben genannten Zapfen befindet, seine Lage zwischen Exo- und Endocoxit beibehalten.

Bei der Ansicht von unten (Fig. 11) macht sich eine namhafte

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Verkürzung des Exocoxits bemerklich, zugleich fällt uns auf, daß das Hinterende desselben vom Basocoxit nicht mehr (wie es sonst meistens und auch in Fig. 10 der Fall ist) umfaßt wird.

Das Endocoxit entspricht im wesentlichen dem bei *Putrobus* geschilderten, reicht also auch bis gegen die Cardo und besitzt wieder die Einbuchtung für die sehnige Lamelle (*s*).

Als drittes Beispiel für die Maxillopoden der Coleopteren-Imagines wähle ich die Gattung *Staphylinus*, zumal auch diese wiederholt mangelhaft zur Darstellung gebracht worden ist. Auf die schon bisher beachteten Eigentümlichkeiten, die ohne weiteres in die Augen springen, gehe ich nicht weiter ein. Die Nähte des Coxits sind so scharf ausgeprägt, daß Endo-, Exo- und Basocoxit der Hüften als Hauptabschnitte sich sofort bemerklich machen. Besonders beachtenswert ist das Endocoxit (*enco*, Fig. 13 u. 14) insofern es schärfer als bei den vorbesprochenen Carabiden vom inneren Coxomerit durch Furche und Leiste abgesetzt ist, während letzteres eine aus zahllosen, langen Borsten zusammengesetzte Bürste darstellt. Das Basocoxit weicht von dem jener Carabiden insofern erheblich ab, als es nur an der Unterfläche beteiligt ist, mithin nicht in zwei Unterabteilungen zerfällt. Dennoch zeigt es die für die meisten Coleopteren gültige dreieckige Gestalt, schiebt sich also nach vorn zwischen Endo- und Exocoxit. Das Exocoxit ist also der einzige der drei Hauptabschnitte, welcher an der Bildung der oberen und unteren Wand der Coxite beteiligt ist und demgemäß in zwei Abteilungen zerfällt, die beide hinten spitz auslaufen und zwar neben der hinteren abgerundeten Außenecke des Basocoxits. Während die obere Abteilung der Körperlängsachse parallel sich nach vorn erstreckt, ist die untere etwas schräg nach vorn und innen gerichtet.

Eine besondere Ausgestaltung finden wir am Vorderende des Exocoxits und zwar im Zusammenhang mit der Basis des Tasters und des äußeren Coxomerit. Durch eine Schrägleiste ist das vorderste Viertel der oberen Abteilung (*pfe*, Fig. 14) von dieser sehr deutlich abgesetzt, während ein kleines, fast sichelförmiges Zwischenstück (*pfi*), welches sich mit einem Zäpfchen an das Vorderende der Schrägleiste anlehnt, eine Verbindung zwischen der Oberabteilung des Coxomerit und dem Grundglied des äußeren Coxomerit herstellt. Das Vorderviertel (*pfe*) bezeichne ich als äußere Pufferfeder, während als innere (*pfi*) das Zwischenstück in Betracht kommt. Wie ich schon durch diese Namen andeute, bilden nämlich die beiden

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Pufferfedern einen Schutz für den Grund des Tasters und zwar ein namentlich oben und innen entwickeltes, nachgiebiges Widerlager.

Als Stütze für das Grundglied des äußeren Coxomerits kommt ferner ein dreieckiges, im Gegensatz zu den beiden Pufferfedern an der Unterfläche des Coxits beteiligtes Feldchen in Betracht, welches eine kurze Strecke vor der Spitze des Basocoxits vom Innenrand der unteren Abteilung des Exocoxits ausgeht und dieses mit dem äußeren Coxomerit verbindet. Diese Stütze (*f*, Fig. 14) fasse ich auf als einen Überrest jenes Mesomerits, welches ich a. a. O. in den Nova Acta für Dermapteren beschrieben habe. Während sich das Grundglied (*a*, Fig. 13 u. 14) des äußeren Coxomerits unten an die Vorderenden von Endo- und Exocoxit anlehnt und an die Stütze geknüpft ist, wird es oben von einem häutigen Band umfaßt, welches sich quer herüber zieht vom Vorderende des Endocoxit bis zu dem genannten Zäpfchen der inneren Pufferfeder.

Die Cardo (*ca*, Fig. 13) bildet eine sehr breite Unterlage für den breiten Grund des Basocoxits, während sich ihr das Endocoxit nur mit einem schmalen Ausläufer nähert. Mehr noch als bei jenen Carabiden entspricht also bei *Staphylinus* das Basocoxit seinem Namen. Der Hauptteil der Cardo ist innen scharf abgesetzt gegen einen schmalen, gegen seinen Grund wieder verbreiterten Stiel.

Unter den bisherigen mangelhaften Figuren der *Staphylinus*-Maxillopoden erwähne ich in GANGLBAUER's Staphylinoidea (Wien 1895) seine fig. 4 auf p. 3. Obwohl hier das Endocoxit deutlich umgrenzt gezeichnet wird, ist doch keine Rede von demselben. Von feineren Verhältnissen abgesehen, fehlt unter den wichtigsten Bestandteilen das Grundglied der äußeren Maxillopoden vollständig. GANGLBAUER schreibt: „Die Außenlade besteht aus einem hornigen Basalstücke und einem häutigen, dicht behaarten Apicalteil." Mit dem „hornigen Basalstücke" ist das Hauptglied der äußeren Coxomerite gemeint (*b*, Fig. 13) während mit dem „behaarten Apicalteil" die ihm aufsitzende Bürste beschrieben wurde. Beide Gebilde stellen ein einziges Glied vor, die Häutigkeit des „Apicalteiles" ist lediglich eine physiologische Folge der Beweglichkeit der überaus dichten Bürste. Das wirkliche Grundglied (*a*) dagegen ist von GANGLBAUER u. a. übersehen worden. Die Meinung, daß sich die meisten Caraboidea von den Staphylinoidea durch zweigliedrige „Außenladen" unterschieden, ist durchaus irrig. Diese Organe sind auch bei *Staphylinus* zweigliedrig und der Unterschied liegt gegen-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

über den Carabiden vielmehr nur in der Kürze des Grundgliedes, denn dieses ist breiter als lang, unbeborstet und nur oben und namentlich außen gegen den Tastergrund stärker chitinisiert. Während das Endglied ohne scharfe Grenze in seine Endbürste übergeht, ist das Grundglied nach allen Seiten scharf begrenzt und namentlich gegen sein Endglied gelenkig abgesetzt. Unter solchen Umständen ist es schwer begreiflich, daß man die in vergleichend-morphologischer und phylogenetischer Hinsicht gleich bedeutsamen Grundglieder bisher übersehen hat, u. A. auch Kolbe, welcher p. 93 in: Arch. Naturg., Beiheft, 1901 sogar ausdrücklich schreibt: „Die äußere Lade (bei den übrigen Coleopteren, nämlich Heterophaga) scheint ungegliedert zu sein (ob immer?)."

Hinsichtlich der bislang unverständlich gebliebenen „squama palpigera" sei schließlich noch Kolbe's Darstellung in seiner Einführung in die Kenntnis der Insekten gedacht, wo er auf p. 209 vom „Tasterträger, palparium" spicht und erklärt: „An der Außenseite des Stammes, meist mehr nach der Spitze zu, ist vermittelst eines Zwischenstückes, des Tasterträgers, der Taster eingelenkt."

Dem gegenüber sei als eines der Ergebnisse meiner Untersuchungen ausdrücklich festgestellt, daß der „Tasterträger = Exocoxit kein „Zwischenstück" zwischen Coxit und Telopodit darstellt, sondern einen Teil des Coxits, der untrennbar zu ihm gehört, d. h. ebenso mit Baso-Endocoxit und Coxomeriten ein Ganzes bildet, wie die einzelnen Glieder des Tasters.

In den bisherigen Darstellungen von Coleopteren-Maxillopoden vermißt man fast immer die Angabe, ob dieselben von oben oder unten her aufgenommen worden sind. Im Vorigen glaube ich zur Genüge auf die wesentlichen Bauverschiedenheiten der Ober- und Unterfläche der Coxite hingewiesen zu haben, ohne deren Berücksichtigung die Maxillopoden nicht zu verstehen sind.

c) Die Labiopoden und der Hypopharynx der Imagines.

Die vergleichend-morphologische Kenntnis der Labiopoden und des Hypopharynx bleibt noch hinter derjenigen der Maxillopoden zurück, obwohl gerade die „Unterlippe" und „die Paraglossen" wiederholt Gegenstand vergleichender Betrachtung gewesen sind. Die Mängel sind im wesentlichen darin zu suchen, daß

1. der Hypopharynx meistens nur bruchstückweise berücksichtigt worden ist,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

2. die Untersuchungen an und für sich an Gründlichkeit zu wünschen übrig ließen und

3. die vorgefaßte Meinung geherrscht hat, es müßten die hinteren Maxillen im wesentlichen ebenso gebaut sein wie die vorderen, nämlich nach dem Schema cardo, stipes und laminae.

Es ergibt sich aber schon aus der Berücksichtigung der verschiedenen physiologischen Bedeutung der Maxillo- und Labiopoden, daß sie wesentliche Bauverschiedenheiten aufweisen müssen und es ist vielmehr erstaunlich, daß trotz der verschiedenen Betätigung doch noch eine weitgehende Übereinstimmung vorliegt, die sich nur erklären läßt durch die Annahme, daß beide Gliedmaßenpaare aus gleichen Uranfängen, nämlich beinartigen Gebilden, sich umgebildet haben.

Der größte Übelstand in der bisherigen Auffassung der Labiopoden liegt darin begründet, daß man unter allen Umständen den vorderen Maxillen gemäß, Homologa der inneren und äußeren „Laden" feststellen wollte, ohne zu überlegen, ob denn hierfür überhaupt eine Notwendigkeit vorliegt. So hat, um als erstes praktisches Beispiel wieder *Staphylinus* heranzuziehen, Kolbe in seiner „Einführung" auf p. 218 in fig. 135 die „Unterlippe" von *Staphylinus erythropterus* von unten her zur Darstellung gebracht und die „Nebenzungen, Paraglossen (*gen*)" als „äußere Laden" bezeichnet, als „innere Laden" aber die ausgebuchteten Teile dazwischen. Eine sehr ähnliche Figur und eine im Grundzug gleiche Anschauung finden wir in Ganglbauer's Staphylinoidea auf p. 3, fig. 5 für *Staphylinus olens*.

Es muß hier gleich festgestellt werden, daß die beiden Figuren Kolbe's und Ganglbauer's für *Staphylinus* „Unterlippe" nicht etwa in nebensächlichen Punkten (auf solche würde ich gar nicht eingehen), sondern in mehreren wesentlichen Grundzügen durchaus nicht der Wirklichkeit entsprechen, wie sich aus meinen neuen (Fig. 15, 16) und der nachfolgenden Besprechung leicht ergibt. Beide Autoren sprechen von „Tasterträgern" und beide haben weder gesagt, was man sich hierunter vergleichend-morphologisch vorstellen soll, noch ist ihre Darstellung dieser Organe richtig, denn sie stellen beide diese Teile als weit getrennt dar, während sie in Natur in der Mediane verwachsen sind (Fig. 16 *sn*). Über die „Laden" schrieb Kolbe p. 218 seiner „Einführung" Folgendes: „Die inneren Laden, welche bei den Orthopteren und in den nächstverwandten Ordnungen stets getrennt erscheinen, verwachsen bei den übrigen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Insecten zu einem ungeteilten mittleren Lappen oder sind verkümmert.

Die äußeren Laden, welche gleichfalls bei den Orthopteren und Verwandten gewöhnlich sehr deutlich entwickelt sind, verschwinden oder verwachsen bei anderen Insecten mit dem mittleren Lappen. Aber bei manchen Käfern, namentlich Staphyliniden, Malacodermaten u. a. ebenso bei den Hymenopteren, sind die beiden äußeren Laden oft gut ausgebildet und werden hier Nebenzungen, Paraglossen genannt."

Alle diese Begriffe sind verworren, weil die Tatsachen mangelhaft geklärt sind, wie wir sehen werden. Angesichts der „Nebenzungen" fragt man mit Recht, wo ist denn die Hauptzunge? Dieser Ausdruck wird nirgends gebraucht, statt dessen vielmehr der Terminus „lingula". Ligula oder besser lingula heißt aber Züngelchen. Nun erklärt Kolbe auf p. 218 Folgendes:

„Der vordere Teil der Unterlippe, „ligula" genannt, besteht aus a) dem Grundteile der beiden Ladenpaare,[1]) b) den mit diesem Grundteile verwachsenen beiden Tasterträgern, c) den beiden Tastern, d) den beiden äußeren, e) den beiden inneren Laden."

Diese ganze Summe heterogener Gebilde als „ligula" = Züngelchen zu bezeichnen, ist unbedingt unzweckmäßig, viel wesentlicher ist jedoch der Umstand, daß in dieser Summe Gebilde miteinander vereinigt worden sind, welche vergleichend-morphologisch keine Einheit bilden, sondern teils den Labiopoden, teils dem Hypopharynx angehören. Dieser unklare „ligula"-Begriff, der auch bei verschiedenen anderen Autoren zu finden ist, muß endgültig verschwinden.

Wir haben es vielmehr mit 2 Hauptelementen der Mundwerkzeuge zu tun, nämlich

1. Hypopharynx = Zunge im weiteren Sinne und
2. den Labiopoden, welche mit der Zunge mehr oder weniger verwachsen sind.

Ehe ich aber näher auf die Organe von *Staphylinus* eingehe, sei verwiesen auf meine genannte Arbeit von 1904 in den Nova Acta, insbesondere auf die Labiopoden und den Hypopharynx der Dermapteren und deren Darstellungen auf tab. 1—3 u. 5. Hier habe ich bereits die Homologie mit den Maxillopoden soweit als möglich durchgeführt und gezeigt, daß die getrennten, aber in der Mediane

1) Es ist unklar, was damit gemeint worden ist.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sich berührenden Träger der Lippentaster die Coxite der Labiopoden sind, denen bei Dermapteren nur eine „Lade“ oder Coxalorgan zukommt und an deren Grund noch ein besonderes Verbindungsstück, das Telocoxit sitzt, das jedoch bei *Hemimerus* fehlt. Ich habe es als Meso- + Endocoxit der Maxillopoden homodynam aufgefaßt. Das unpaare Coxalorgan der Labiopoden entspricht nach seinem Bau und im Hinblick auf Myriapoden und Thysanuren, beiden Coxalorganen (oder „Laden“) der Maxillopoden und zeigt somit einen primären Zustand. Wo also wie bei echten Orthopteren, 2 Paar „Laden“ an den Labiopoden vorkommen, handelt es sich um einen vergleichend-morphologisch sowohl als auch phylogenetisch abgeleiteten Zustand.

Ist es nun schon von vornherein verfehlt, bei der Ableitung der Coleopteren-Labiopoden auf einen solchen zurückgreifen zu wollen, dann kommt ferner als durchschlagender Beweis dafür, daß die verschiedenen Zungengebilde (sowohl Glossa als Paraglossen) nichts mit „Laden“ zu tun haben können, der Umstand hinzu, daß wie ich a. a. O. ausführlich auseinandergesetzt habe der Hypopharynx der Dermapteren, außer seinen sonstigen Eigentümlichkeiten, wie Gerüsten und Bürsten, vorn in Zunge und Nebenzungen ausläuft.

Da also „Laden“, Zunge und Nebenzungen bei den Dermapteren gleichzeitig vorkommen, kann man unmöglich die letzteren auf die ersteren zurückführen!

Es wird sich aber nunmehr ergeben, daß auch die tatsächlichen Bauverhältnisse der Coleopteren-Labiopoden die von Kolbe, Ganglbauer u. A. vertretenen Anschauungen als unmöglich erweisen.

Fig. 15 zeigt uns von oben her gesehen die *Staphylinus*-Labiopoden und den über ihnen lagernden Hypopharynx in natürlichem Zusammenhange, zugleich das feste Mentum (*mt*) und ein Zwischenfeld (*zw*) von häutiger Beschaffenheit. Die Taster sind 3gliedrig und sitzen auf einer Unterlage, welche durch Fig. 16 genauer erläutert wird. Ein Vergleich mit den ebenfalls 3gliedrige Taster führenden Dermapteren-Labiopoden läßt sofort erkennen, daß wir in dieser Unterlage die Coxite vor uns haben. Während dieselben bei den Dermapteren fast vollständig getrennt bleiben, sind sie bei *Staphylinus* (entgegen den schon genannten falschen früheren Figuren) in der Mediane fest verwachsen, so daß wir es mit einem Syncoxit zu tun haben. Die Verwachsung wird in der Mediane nicht nur durch eine Naht angezeigt, sondern es liegt über derselben, also im Innern des Syncoxits auch noch ein Längswulst, welcher auch in der Ansicht von oben (*k*, Fig. 15) vor dem Hypo-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

pharynx sichtbar wird. Als Haltefläche für die an das Syncoxit angreifenden Muskeln besitzt es hinten eine ins Innere ragende Basalplatte (Fig. 16 *ba*), welche hinten jederseits in einen Lappen vorgezogen ist. Im Gegensatz zum eigentlichen Syncoxit, welches einige Tastborsten trägt und von Poren durchsetzt wird, fehlt beides an der nackten Basalplatte. Die Verbindung des Syncoxits mit den Grundgliedern der Taster ist ziemlich verwickelter Natur. Das erstere springt dreieckig gegen die letzteren vor, ist aber durch ein ziemlich breites häutiges Feld (*h*) von ihnen getrennt, während ein Verbindungsstreifen (*x*) jederseits von der Syncoxitnaht abgeht zur inneren Grundecke der Tastergrundglieder. Zwischen den Verbindungsstreifen und vor der Mediannaht ragt ein von Poren durchsetztes, längliches Mittelfeld vor (*mf*). Das glasig durchsichtige Feld vor dem Syncoxit hört aber am Grunde der Taster nicht auf, sondern setzt sich nach vorn weiter fort fast bis zum Ende der Tastergrundglieder.

Diese Fortsetzung, welche Kolbe, Ganglbauer u. A. als „innere Laden" aufgefaßt haben, ist lediglich eine glasige, vordere Erweiterung der Syncoxitwandung, und zwar ist auch die Naht bzw. der Längswulst des Syncoxits nach vorn fortgesetzt, bis in den Grund der tiefen winkligen Einbuchtung. Ich bezeichne diesen von einigen feinen Sinnesporen durchsetzten Vorderabschnitt des Syncoxits als Praelingua, da er der eigentlichen Zunge vorgelagert und auch physiologisch ihr zuzurechnen ist (*prl*, Fig. 15 u. 16). Außen schiebt sich die Praelingua über das Tastergrundglied gegen die Nebenzungen und bildet somit eine Verbindung zwischen Syncoxit und Hypopharynx.

Aus dem Gesagten ergibt sich schon, daß die Praelingua ein ebenso unpaares Gebilde ist wie das eigentliche Syncoxit selbst. Man könnte in ihr also höchstens ein umgewandeltes Rudiment verwachsener Coxalorgane („Laden") erblicken, unmöglich aber kann sie einfach als „innere Laden" bezeichnet werden, zumal es „äußere" Laden überhaupt nicht gibt. Die Darstellungen, welche Kolbe und Ganglbauer von der Praelingua lieferten, stimmen untereinander nicht überein, und beide entsprechen nicht der Wirklichkeit.

Die Haut, in welche sich die Praelingua nach oben und hinten fortsetzt, verbindet sie mit dem über dem Syncoxit und nach hinten bis über dem Mentum liegenden Hypopharynx, von welchem in den genannten Abbildungen der Autoren fast nichts zu sehen ist. Durch stumpfwinklige seitliche Einbuchtungen wird er schon äußer-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

lich in zwei Abschnitte abgesetzt, die auch im feineren Baue zur Geltung kommen. Ich unterscheide dieselben als vorderen und hinteren Hypopharynx oder vordere und hintere Zunge (Lingua anterior und posterior). Die Vorderzunge ist tief gespalten und zerfällt dadurch in jene beiden Hälften, die als Paraglossen bekannt und als „äußere Laden" aufgefaßt worden sind. Diese Anschauung ist jedoch, von den schon genannten Gründen abgesehen, unhaltbar, weil die Paraglossen nicht die Lage einnehmen, die sie in einem solchen Zusammenhang einnehmen müßten. Sie stellen sich nämlich ganz deutlich als die vorderen Ausläufer des Hypopharynx dar, welche den Nebenzungen der Dermapteren homolog und lediglich stärker entwickelt sind. Die Coxalorgane sitzen dagegen innen vom Taster auf den Coxiten. Wenn nun diesem Lageerfordernis von der Praelingua noch einigermaßen entsprochen wird, so gilt das für die Paraglossen durchaus nicht mehr, da sie sich vollkommen oberhalb der Taster und des Syncoxits befinden, mithin nach Lage und Verbindung die Auffassung als „äußere Laden" unmöglich machen.

Die Nebenzungen erstrecken sich vom Ende der Tastergrundglieder vorn bis etwa zur Mitte der Basalplatte des Syncoxits hinten und sind vorwiegend häutiger Natur. Dadurch, daß in den Abbildungen der genannten Autoren nur die Vorderenden der Nebenzungen dargestellt worden sind, ist vom Zusammenhang mit den Nachbarteilen eine unrichtige Vorstellung erweckt worden. Ein dichter Haarbesatz überzieht die ganzen Nebenzungen vom Grunde bis zum Ende. Außerdem erstreckt sich aber über jede Nebenzunge eine Längsreihe mehr oder weniger gebogener Stacheln, welche zusammen zwei Gebilde herstellen, die ich Hypopharynxkämme nenne (*hyk*, Fig. 15). Entsprechend der Richtung der Nebenzungen verlaufen auch diese Kämme von außen vorn schräg nach innen hinten. Der Grund jedes Kammstachels wird durch ein queres Knötchen gefestigt, so daß auch zwei Knötchenreihen entstehen, deren Lage in Fig. 16 durch die punktierte Linie *hk* angedeutet worden ist.[1]) Hinten wo die Nebenzungen und die an

1) Wenn Ganglbauer auf p. 419 seiner Staphylinoidea, Wien 1895, schrieb: „Die Paraglossen . . . am Innenrande dicht behaart", sonst aber nichts über dieselben angibt, dann beweist das im Zusammenhange mit seiner fig. 5, daß er nie einen Staphyliniden-Hypopharynx im Zusammenhange gesehen hat, wie ja leider überhaupt Coleopteren-Systematiker nur in seltenen Ausnahmefällen das Bestreben haben, vergleichend-morphologisches oder physiologisches Verständnis zu gewinnen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ihnen entlang ziehenden Kämme sich am meisten nähern, bleibt noch ein Zwischenraum, der kaum breiter ist als jede Nebenzunge. Hier ragt nach vorn ein ganz kurzes und fein behaartes Läppchen vor (*lm*, Fig. 15).

Wenn man den, wie oben besprochen worden ist, bisher in sachwidriger Weise benutzten Ausdruck ligula oder lingula in sachgemäßer Weise anwenden will, dann läßt er sich am besten auf dieses Läppchen anwenden, das wirklich wie ein Züngelchen zwischen den großen Nebenzungen eingeschaltet ist.

Die hinter den Paraglossen folgende Hinterzunge (*li*, Fig. 15) ist ein häutig-faltiger und dicht mit Härchen bekleideter Bezirk vor dem Schlunde, während sich als hinterer und innerer Abschluß des Hypopharynx unter den Schlund ein der Muskulatur dienliches, festes Gerüst schiebt, die Hypopharynxbasis (*hyb*), eine vorn und hinten ausgedehnte, seitlich in kleinere und hinten in größere Zipfel ausgezogene Platte.

Der Hypopharynx stellt einen in physiologischer Hinsicht bemerkenswerten Sieb- und Schlürfapparat vor. Indem nämlich die dichten Bürsten der Maxillopoden wie Schwämme die weichen Nahrungsteile auspressen, fließt die Feuchtigkeit auf den Hypopharynx. In der Vorderzunge werden durch die Kämme die gröberen Bestandteile zurückgehalten, und die Flüssigkeit mit den feineren Teilchen wird von der Hinterzunge eingeschlürft. Die Kämme wirken also, unterstützt durch die Bürsten der Maxillopoden, wie eine Reuse.

Die Weichheit des Hypopharynx ermöglicht seine Dehnbarkeit. Damit nun seine feste Unterlage, Syncoxit und Mentum, dieser insbesondere Vor- und Rückstoß ermöglichenden Dehnbarkeit nachkommen können, ist zwischen Syncoxit und Mentum das große Zwischenhautfeld eingeschaltet (*zw*, Fig. 15 u. 16), welches die Annäherung beider Teile gestattet und die Verschiebung der Basalplatte des Syncoxit zugleich erleichtert. Diese Basalplatte kann einerseits über dem Mentum liegen, wenn Hypopharynx und Labiopoden zurückgezogen sind, andererseits aber sich weit vor demselben befinden (in Fig. 15 z. B. in der Gegend *a*), wenn jene vorgepreßt werden.

Die Praelingua, welche ein Abfließen der Nahrungssäfte nach unten verhindert, ist bei den *Staphylinus*-Arten ebenso wie die Paraglossen verschieden stark entwickelt, worauf ich jedoch nicht näher eingehen will.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Was die Mundwerkzeuge anderer Staphyliniden betrifft, so sei erwähnt, daß diejenigen der Xantholininen mit denen von *Staphylinus* nahe verwandt sind. Bei *Eulissus fulgidus* F. z. B. treffen wir im Prinzip denselben Bau der Labiopoden und des Hypopharynx. Die Praelingua ist vorn einfach zugerundet, der Vorderhypopharynx ist in sich schärfer abgesetzt. Eine von den Kämmen gesonderte lingula ist nicht vorhanden, vielmehr gehen beide Kämme hinten im Bogen ineinander über, d. h. die Stachel setzen sich in der Mitte von Kamm zu Kamm fort. Der mediane Längswulst des Syncoxit ist nicht nur stärker ausgebildet als bei *Staphylinus*, sondern auch in Seitenarme ausgezogen, so daß sich im Innern des Syncoxit ein kreuzförmiges Gerüst vorfindet.

Weiter abweichende Organisation findet man bei den Oxytelinen, für welche als Vertreter *Coprophilus striatulus* F. herangezogen sei. Zwar sind auch hier die für *Staphylinus* erörterten Verhältnisse größtenteils wiederzufinden, aber es liegen doch recht abweichende Eigentümlichkeiten vor, indem einerseits das Mentum sehr groß ist, während das Zwischenhautfeld fehlt, andererseits im Vergleich mit der Größe der Labiopoden Praelingua und Paraglossen außerordentlich stark entwickelt und beide stärker aneinander gewachsen sind. Am merkwürdigsten ist der Umstand, daß sich zwischen die Coxite ein längliches, von großen Poren durchbohrtes Mittelstück einschiebt, welches die Stelle von Mediannaht, Verbindungsstreifen und Mittelfeld bei *Staphylinus* einnimmt und vorn gegen die Innenecken der Coxite sogar gelenkig abgesetzt ist. Hierdurch wird der Schein erweckt, als sei das Mittelstück den Coxiten gegenüber ganz selbständig. Die genauere Untersuchung lehrt jedoch, daß auch bei *Coprophilus* ein Labiopoden-Syncoxit gegeben ist.

Jedes Coxit ist zwar sehr deutlich gegen das Mittelstück abgesetzt, aber besitzt zugleich eine Basalplatte, die sich nach vorn, innen und oben erstreckt. Vom Mittelstück geht aber nach innen und oben ein dem Längswulst von *Staphylinus* (*k*, Fig. 15) homologer starker Mediangrat aus (entsprechend dem kreuzförmigen Gerüst bei *Eulissus*) und mit diesem sind die Basalplatten der Coxite fest verwachsen. Der Längswulst von *Staphylinus*, das kreuzförmige Gerüst von *Eulissus* und der Mediangrat von *Coprophilus* sind also nur verschiedene Formen derselben Einrichtung, welche sowohl das Syncoxit versteift als auch dem Vorderhypopharynx eine feste Unterlage bietet. Gemeinsam können diese inneren Stützen als Syncoxit-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gerüst bezeichnet werden. Daß dasselbe bei *Coprophilus* nicht nur gut entwickelt, sondern auch nach unten mit dem eine gewisse Selbständigkeit zeigenden Mittelstück verbunden ist, hat seinen Grund in der starken Ausdehnung der ungefähr bis zum Ende der zwei Tasterglieder reichenden Praelingua und der Beschaffenheit des Vorderhypopharynx. Die Kämme desselben sind nämlich weit auseinandergedrängt und zwischen sie ist ein aus feinen Stacheln bestehender, mit der Spitze nach vorn gerichteter dreieckiger Wall eingeschoben, welcher bewirkt, daß die Nahrungssäfte in zwei seitlichen Bahnen in den Schlund abfließen.

Vor dem Wall ist die Haut jederseits von Sinnesporen durchsetzt. Diesem Vorderhypopharynx entspricht auch der Hinterhypopharynx, welcher in der Mitte einen Längswulst aus feinen Haaren besitzt, während sich jederseits feine zierliche Längsstreifen verfolgen lassen, welche durch zarte Linien getrennt werden und je eine Reihe von Haaren enthalten. Das Hinterende des Syncoxitgerüstes liegt nun gerade hinter dem dreieckigen Wall, woraus sich ergibt, daß es diesem als feste Unterlage dient, damit der Wall seine hohe Position beibehält und jederseits zwischen Kamm und Wall der Nahrungssaft durchfließt. Der dreieckige Wall ist zugleich ein dritter mittlerer Bestandteil der die festen größeren Nahrungskörper zurückhaltenden Reuse.

Übergehend zu den Carabiden sei zunächst festgestellt, daß bei ihnen die Labiopodenhüften (im Gegensatz zu den Staphyliniden) allgemein ihre Selbständigkeit beibehalten haben, d. h. es kommt zu keiner Syncoxitbildung, sondern die beiden Coxite bleiben in der Mediane vollkommen voneinander getrennt (*co*, Fig. 17 u. 20). Hieraus ergibt sich aber ferner die Folgerung, daß die Verbindung mit dem Hypopharynx eine weniger enge ist, insbesondere ein medianer Strang, wie er bei *Staphylinus* als Verbindung zwischen Praelingua und Syncoxit zu finden ist, nicht auftreten kann. Der größeren Selbständigkeit gemäß sind ferner bei den Carabiden die Coxite in noch höherem Grade und zwar je nach den Gattungen mehr oder weniger vollkommen, zylindrisch, zeigen also nahezu die typische Gestalt eines Beingliedes und entsprechen daher in so hohem Grade den Anforderungen, welche man an sie als Derivate ehemaliger Beinhüften stellen muß, daß es nur durch ein von den Vorgängern übernommenes Schema zu erklären ist, wenn Ganglbauer in seinen Caraboidea p. 6 u. 21 für *Cicindela* und *Calosoma* von einer „Squama palpigera“ spricht. Squama heißt nämlich Schuppe oder Schild

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und ist eine Bezeichnung, die man auf platten- bis muschelförmige Sclerite anwenden kann, nicht aber auf Hohlkörper. Hier muß eine solche Bezeichnung rundweg als falsch erklärt werden. Kolbe's besprochener Auffassung der *Staphylinus*-Labiopoden gemäß spricht auch neuerdings H. Euscher in seiner Dissertation über „das Chitinskelet des Dytiscus marginalis", Straßburg 1910, p. 15 wieder von einem „Palparium oder Tasterträger" der Unterlippe und erklärt ausdrücklich die „Träger der Palpi labiales" ... als „vergleichbar dem Palparium der ersten Maxille".

Im Vergleich mit *Staphylinus*, wo das Syncoxit gegen das Mentum stark verschiebbar ist, sind die Coxite der Carabiden viel fester eingewurzelt. Dennoch kann auch bei ihnen eine bescheidene Vorstreckung durch eine schmale Zwischenhaut ermöglicht werden, deren Endrand z. B. bei *Patrobus excavatus* (Fig. 17 *zw*) vorn etwas über das Mentum herausragt, so daß er zwischen und neben den Kinnlappen sichtbar wird. Während das *Staphylinus*-Syncoxit einer einheitlichen Basalplatte aufsitzt, finden wir bei den Carabiden, der völligen Selbständigkeit der Coxite entsprechend, statt jener die äußeren Grundecken der Coxite in starke Muskelfortsätze (*pr*) ausgezogen, welche sich oberhalb des Mentum ins Kopfinnere erstrecken und die Länge der eigentlichen Coxite erreichen oder wie z. B. bei *Elaphrus cupreus*, wo sie säbelähnlich gestaltet sind, fast um das doppelte übertreffen.

Daß bei den Carabiden auch die Telopodite (Taster) fester auf den Coxiten eingefügt sind, entspricht der größeren Selbständigkeit der letzteren.

Bei *Cicindela* sind die Coxite derartig stark vom Hypopharynx getrennt, daß sich Ganglbauer (p. 6) zu der Erklärung veranlaßt sah: „Lippentaster 3gliedrig, scheinbar aber 4gliedrig, indem die tastertragenden Stücke (!) der Unterlippe von der Zunge losgelöst sind und im Ausschnitte des Kinnes wie Basalglieder der Lippentaster erscheinen". Trotzdem bezeichnete Ganglbauer in seiner *Cicindela*-Figur (fig. 3) die Coxite mit „tastertragendem Stück" (*sqp*). Er fügte sich also dem Schema, brachte aber doch zum Ausdruck, daß *Cicindela* damit schlecht in Einklang steht.

Über den Hypopharynx der Carabiden oder vielmehr die vordersten von ihm allein gesehenen Teile desselben schreibt Ganglbauer auf p. 20: „die tastertragenden Stücke der Unterlippe liegen mit der Zunge, Ligula und den Nebenzungen, Paraglossae, frei im Ausschnitte des Kinnes, Paraglossen sind nicht immer vorhanden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die in der Form sehr variable Zunge besitzt an der Spitze zwei oder mehrere, in ihrer Zahl systematisch wichtige Borsten. Die Paraglossen sind in der Mehrzahl der Fälle mit den Seiten der Zunge mehr oder weniger verwachsen, an der Spitze aber frei. In anderen Fällen sind sie in ihrer ganzen Länge an die Zunge angewachsen, in einem dritten Falle vom Grunde aus frei".

Der Ausdruck „angewachsen" erweckt hier wie bei verschiedenen anderen Autoren die Vorstellung, als wären die Paraglossen der Glossa gegenüber etwas ursprünglich Selbständiges. Dies ist jedoch nicht der Fall, vielmehr sind Lingula, Praelingua und Linguae laterales oder Paraglossen lediglich Ausgestaltungen eines einheitlichen Organs, des Hypopharynx (= lingua s. am).

Innerhalb der Carabiden ist die Ausprägung von Praelingua und Paraglossen, wie schon die drei in Fig. 17—21 vorgeführten Fälle von *Patrobus*, *Cychrus* und *Cicindela* beweisen, eine recht verschiedenartige, aber alle diese und andere Fälle gemeinsam unterscheiden sich vom Hypopharynx der Staphyliniden durch den Mangel einer Reuse einerseits und die Härte der meist borstentragenden Praelingua andererseits.

Physiologisch ist eben der Carabiden-Hypopharynx kein Sieb- und Schlürfapparat, sondern ein Schlürfapparat allein, während der Praelingua meistens eine Tastfunktion zukommt. Außerdem treten an ihr häufig zum Teil recht große Poren auf, welche wahrscheinlich zu Geschmacksnerven führen.

Patrobus excavatus (Fig. 17 u. 18) zeigt uns einen jener zahlreichen Fälle, in welchen die derbe Praelingua zwischen und über den weit getrennten Coxiten als eine abgerundet-abgestutzte Platte vorragt, gegen welche die viel zarteren und kleineren Paraglossen, die durch eine tiefe Bucht abgesetzt sind, unscheinbare Gebilde vorstellen. Bei *Patrobus* haben wir übrigens eine deutliche Einteilung in Vorder- und Hinterhypopharynx. Der Vorderhypopharynx läuft hinten in seinem Mittelkissen (*lia*, Fig. 18), welches mit zahlreichen spitzen Wärzchen besetzt ist, halsartig verschmälert aus. Der Hinterhypopharynx (*lip*) besteht aus zwei schwach behaarten, vorn durch stumpfwinklige Einbuchtung gegeneinander abgesetzten Kissen, welche auf einer Basis sitzen, an welcher jederseits ein nach innen gebogener Zapfen auffällt. Sehr ähnlich verhalten sich *Chlaenius* und *Dromius*, doch ist bei letzteren die Praelingua reichlicher beborstet.

Schiödte's Darstellung der *Leistus*-Labiopoden wurde von

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ganglbauer a. a. O., p. 93 übernommen, bringt aber den Hypopharynx nicht richtig zum Ausdruck. Gerade in dieser Gattung ist nicht nur die Praelingua deutlich gegen den übrigen Hypopharynx abgesetzt, sondern es kommt auch ein mitteres Stück zum Ausdruck, welches als Lingula s. str. von den Linguae laterales deutlich unterscheidbar ist (*lm*, Fig. 22). Schiödte hat es so dargestellt, als wenn die vorragenden Teile des Hypopharynx ein einheitliches Gebilde seien. In Wirklichkeit erkennt man jedoch bei der Betrachtung von oben, daß ein derberer Abschnitt die Praelingua, welche sich unten befindet (*prl 1*) und nach vorn in einen dreizinkigen Fortsatz herausragt, deutlich abgesetzt ist gegen den oberen Teil des Hypopharynx, welcher von viel weicherer und blasserer Beschaffenheit ist und nach vorn in Lingula und Linguae laterales vorragt. Wegen ihrer Zartheit ist die Lingula in Schiödte's Figur überhaupt nicht zu finden. Man kann auch bei *Leistus* einen Hinterhypopharynx (*h*) unterscheiden, doch ist er sehr kurz und unscheinbar. Die verhältnismäßig kleinen Coxite hängen in der Mitte durch einen schmalen Bogen (*a*) zusammen, sind aber sonst ganz selbständig. Das lange Grundglied der Taster trägt vor dem Ende eine gedrängte Gruppe großer Poren, die nach ihrer Lage als Geschmacksorgane in Betracht gezogen werden können.

Recht abweichend von den bisher betrachteten Formen verhält sich der Hypopharynx von *Cychrus*. Während bei jenen die Praelingua im Vergleich mit den Linguae laterales entschieden überwiegt, tritt bei *Cychrus* umgekehrt die Praelingua sehr zurück und bildet nur noch einen kleinen, allerdings mit zwei starken Tastborsten bewehrten Höcker (Fig. 19 u. 20). Die Nebenzungen dagegen sind reichlich behaart und fingerförmig verlängert. Im Zusammenhang mit dem kleinen Vorzungenhöcker sind die Coxite einander stärker genähert. Trotzdem läßt sich bestimmt erkennen, daß die Praelingua durch eine kleine Querbrücke (*o*, Fig. 19) mit dem Mittelgebiet der Nebenzungen verbunden ist. Von diesen Bestandteilen des Vorderhypopharynx ist ein viel kürzerer Hinterhypopharynx (*lip*) als ein dicht behaartes Kissen deutlich abgesetzt.

Elaphrus cupreus vermittelt insofern zwischen *Cychrus* und dem besprochenen *Patrobus-Chlaenius*-Typus als sowohl die Praelingua als auch die Linguae laterales kräftig entwickelt sind, letztere fingerförmig und mit vielen Haarspitzchen besetzt, erstere am Grunde eingeschnürt, am Ende in einen Lappen vorgezogen und jederseits tief eingebuchtet.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Deutlicher als bei allen anderen Gattungen zeigt sich bei *Carabus*, daß die Praelingua nur ein durch besondere Struktur ausgezeichneter Teil des Hypopharynx ist. Sie bildet einen mittleren Lappen, der ohne besondere Grenze in die seitlichen Lappen, die nur wenig kleineren Nebenzungen, übergeht. Während aber diese wie der übrige Hypopharynx dicht bürstenartig behaart sind, ist die Praelingua nackt und viel dunkler pigmentiert, trägt am Vorderrande bei *C. granulatus* 6 starke Tastborsten.

Die eigenartige Stellung, welche *Cicindela* einnimmt, wird auch durch den Bau des Hypopharynx bestätigt (Fig. 21). Die Beschreibung Ganglbauer's „die Zunge kurz, unter (soll heißen oberhalb) das Kinn zurückgezogen und niemals in den Ausschnitt des Kinnes vorragend, Paraglossen sind nicht gesondert", kann ich hinsichtlich der letzteren, wie meine Figur bezeugt, nicht bestätigen. Die Praelingua, welche bei *Cicindela campestris* und *germanica* ein queres, abgerundet-trapezisches, schindelförmiges Organ darstellt, ist im Gegenteil vom übrigen Hypopharynx so scharf abgesetzt, wie ich es bei keiner der echten Carabiden-Gattungen gesehen habe. Sie ist außerdem durch ihre Nacktheit bemerkenswert, d. h. sie trägt weder große Geschmacksporen noch Tastborsten und drängt sich zwischen die großen Seitenlappen des Mentum (*y*, Fig. 21). Der übrige Hypopharynx, welcher an den Seiten vorn in kleine Nebenzungen (*ll*) ausgezogen ist, bildet ein quer-rechteckiges mit zahllosen, ziemlich langen Haaren äußerst dicht besetztes Bürstenfeld und sitzt auf einer dickeren Basalleiste (*hb*).

d) Die Maxillopoden, Labiopoden und der Hypopharynx der *Carabus*-Larven.

Eine der wichtigsten Aufgaben der vergleichenden Morphologie der Mundwerkzeuge ist die Feststellung der Homologie zwischen den Organen der Larven und der Imagines. Nach dieser Richtung liegen selbstverständlich nicht nur Versuche vor, sondern es liegt auch in der Natur der Sache, daß über die Homologie der Gliedmassen im ganzen, also Mandibeln, Maxillo- und Labiopoden ein Zweifel überhaupt nicht bestehen kann.

Anders aber wird die Sachlage, wenn wir uns nach der Homologie der Bestandteile dieser Gliedmassen umschauen. Wenn ich feststelle, daß weder die Mundteile der Imagines noch diejenigen der Larven bisher gründlich genug studiert worden sind, vielmehr verschiedene wichtige Organisationsverhältnisse beider nicht oder

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nur mangelhaft erkannt worden sind, dann wird man sich nicht wundern können, daß auch die Homologisierung zwischen den Mundteilen der Larven und Imagines noch wichtiger Verbesserung bedarf und zwar betrifft das in erster Linie die als Palparium oder Tasterträger oder squama palpigera bezeichneten Glieder der Maxillo- und Labiopoden.

Insofern als verschiedene Autoren, namentlich Ganglbauer und Kolbe, an den Maxillo- und Labiopoden Teile als Tasterträger bezeichnet haben, welche nicht homodynam sind, gilt für die Larven dasselbe, was ich bereits hinsichtlich der Imagines ausführte. Hinsichtlich der Labiopoden der Larven findet man bei diesen Autoren dieselbe Tasterträgerauffassung wie bei den Imagines, in betreff der Maxillopoden kommt aber der weitere Irrtum hinzu, daß die als Tasterträger der Larven bezeichneten Teile nicht homolog sind denen der Imagines. Man vergleiche z. B. in Ganglbauer's Caraboidea fig. 9, wo auf die „squama palpigera" der *Calosoma*-Imago ein 4gliedriger Taster folgt, mit fig. 25, wo auf dieselbe squama der *Calosoma*-Larve nur ein 3gliedriger Taster folgt.[1]) Es ist zwar, zumal bei Carabiden tatsächlich die Gliederzahl zwischen Larven und Imagines an den Labiopoden nicht übereinstimmt, nicht von vornherein zu sagen, sie müsse an den Maxillopodentastern übereinstimmen. Dennoch besitzen tatsächlich bei den Carabiden u. a. Larven und Imagines übereinstimmend 4 Glieder an den Maxillopodentastern und die bisherige angebliche Ungleichheit erklärt sich dadurch, daß die „squama palpigera" der Larven und Imagines nichts miteinander zu tun haben oder mit anderen Worten, daß fälschlich das Grundglied der larvalen Maxillopodentaster für einen Tasterträger gehalten worden ist, weil man weder den Begriff der Coxite, noch die Ausgestaltung dieser in Abschnitte erkannt hat.

Als Beleg für diese und andere Gesichtspunkte dient uns eine genauere Betrachtung der Mundwerkzeuge der *Carabus*-Larven: gewiß der wichtigste, weil tiefgreifenste Unterschied zwischen den Mundwerkzeugen der Larven und Imagines der Carabiden und vieler anderer Käfer, ein Unterschied, der trotzdem nicht die gebührende Beachtung gefunden hat, liegt in der Verbindung der Maxillopoden mit dem Kopfe. Während dieselben bei den Imagines (Fig. 9—12)

1) Dieselbe unzutreffende Auffassung des „Tasterträgers" findet man in Kolbe's „Einführung" auf p. 212 in fig. 123—125.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

so dicht an den Schlund gerückt sind, daß ihre Coxite oben innen direkt und breit mit dem Kopfe verwachsen sind, ein Verhalten, welches im Hinblick auf die niederen Insekten als primäres zu gelten hat, sehen wir, daß bei den Larven (Fig. 23 *co*) die Maxillopodenhüften keine direkte Verwachsung mit dem Kopfe mehr besitzen, sondern nur mittelst der kurzen, gürtel- oder ringähnlichen Cardines mit ihm verbunden sind. Diese tiefgreifende Verschiedenheit, mit welcher auch die bei den Larven kurzen und breit aufsitzenden, bei den Imagines längeren und nach grundwärts stielartig verjüngten Cardines harmonieren, entspricht den verschiedenen physiologischen Verhältnissen.

Die Larven besitzen nämlich eine sehr enge Mundöffnung, ihre Mandibeln zerstechen zunächst das Beutetier und pressen dasselbe, während die Labio- und Maxillopoden nur die Rolle von Haltern spielen, mithin durchaus nicht als „Kiefer" bezeichnet werden können, auch nicht im weiteren Sinne. Die Larven können nur flüssige Nahrung aufnehmen, weshalb die *Carabus*-Larven mit Vorliebe weiche Beutetiere, wie Würmer und Schnecken „verzehren".

Den Imagines dagegen kommt ein viel weiterer Schlund zu, der von den Maxillopoden flankiert wird, deren Coxite als „Kiefer" sich betätigen. Die Beutetiere werden nämlich nicht nur von den Mandibeln getötet und zerbissen, sondern auch von den Maxillopodencoxiten weiter zerkleinert und namentlich werden die Nahrungsteile von diesen gepreßt und in den Schlund geschoben, weil sowohl flüssige als auch feste Nahrung aufgenommen wird. Bei dieser Tätigkeit kann man die Maxillopoden unschwer beobachten. Sie drehen sich nämlich nicht nur von außen nach innen, sondern auch gleichzeitig von vorn nach hinten und umgekehrt, wobei sich sowohl die Coxite um die Cardines als auch beide gemeinsam um die Halsbasis der letzteren drehen, die also den festen Angelpunkt der ganzen Maxillopoden bildet, die im übrigen oben und unten mit ihrer Nachbarschaft häutig verbunden sind.

Es zeigt sich also, daß die Anforderungen an die Maxillopodenhüften bei den Imagines, wegen der mannigfaltigeren Nahrungsaufnahme und sonstigen Betätigung, namentlich auch des Putzens, nicht nur viel größere sind, sondern daß auch in Anpassung an die stärkere von denselben zu verrichtende Arbeit, die Angelstücke nicht in die Quere gestreckt (wie bei den Larven), sondern in einen Halsteil ausgezogen sind (Fig. 13 *ca*).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Gegensätze der Larven und Imagines im Bau der Labiopoden hängen aufs Engste mit dem oben Erklärten zusammen:

Bei den Larven der *Carabus* fehlt das Mentum vollständig, die Coxite aber sind zu einem Syncoxit verwachsen, welches physiologisch für jenes um so eher einen Ersatz bieten kann, als die Taster nur 2-gliedrig sind. Zwischen dem Syncoxit und der unteren Kopfkapsel findet sich zwar ein häutiges Feld (*h*, Fig. 23), so daß jenes etwas nach hinten ausweichen kann, aber hauptsächlich stützt es sich mit den Hinterecken (*x*) auf die Innenränder der Cardines.

Bei den Imagines dagegen ist das Mentum sehr stark entwickelt und bildet nicht nur ein Widerlager, sondern (wie aus Fig. 17 ersichtlich ist) auch eine Umfassung für die Labiopoden, deren größere Beweglichkeit nicht nur in den 3gliedrigen Tastern, sondern auch in den selbständigen Coxiten zum Ausdruck kommt. Wenn dagegen, wie bei *Staphylinus* (Fig. 16), auch die Imagines ein Syncoxit besitzen, dann ist für dessen Beweglichkeit um so mehr gesorgt durch ein ausgedehntes Zwischenhautfeld (*zw*, Fig. 15) vor dem Mentum.

Die Cardines der *Carabus*-Larven (Fig. 23 u. 26 *ca*) bilden einen kurzen Ring, welcher an einen abgestutzten Fortsatz (*z*) der unteren Kopfkapsel angelehnt ist. Der Ring ist nur unten und zwar gerade vor jenem Fortsatz klaffend unterbrochen. Er umfaßt breit den Grund der Maxillopodencoxite, welcher innen mit einem Zapfen (*z*, Fig. 26) gerade vor dem Fortsatz, also neben der Unterbrechung der Cardo in diese eingesenkt ist.

Besonders wichtig ist eine genaue Prüfung der Maxillopodencoxite, deren feinerer Bau bisher von keinem Forscher gebührend berücksichtigt worden ist, weder von Schiödte noch von den neueren Autoren.

Diese Coxite tragen auf ihrem Vorderende außen die Taster (*1—4* in Fig. 23) und innen die beiden Coxalorgane, also äußere 2gliedrige und sehr viel kleinere 1gliedrige, innere „Laden". So sehr dieselben und zwar ganz besonders die inneren auch von denen der Imagines in Gestalt und Bau abweichen, so ist doch ihre Homologie mit denselben längst richtig erkannt worden. Die inneren Coxomerite (*comi*, Fig. 23 u. 26) sind bei *Carabus* nur als kleine, eine Borste tragende Zapfen entwickelt und müssen daher im Vergleich mit denen der Imagines als rudimentär bezeichnet werden. Gerade dieses Zurücktreten der inneren Coxomerite, die bei vielen Käferlarven, z. B. denen von *Staphylinus*, auch vollständig ver-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

schwunden sind, ist ein besonders sprechender Ausdruck der bereits geschilderten und von denen der Imagines wesentlich abweichenden physiologischen Verhältnisse. Kurz gesagt sind an den Larven-Maxillopoden Kauladen nicht mehr vorhanden.

Die Coxite machen zunächst einen entschieden einheitlichen Eindruck und sind auch bei vielen Coleopteren-Larven durchaus einheitlich gebildet. Um so interessanter ist es, daß sich bei den *Carabus*-Larven und zwar nach Stadien und Arten bald mehr bald weniger die unzweifelhaften Anzeichen eines Zerfalles in die bereits bei den Imagines geschilderten Abschnitte Endo-, Baso- und Exocoxit nachweisen lassen. Ich bespreche die Coxite von *Carabus (Procrustes) coriaceus* (Fig. 26), welcher diese Verhältnisse besonders schön erkennen läßt. Die Wandung der Coxite ist nämlich durchaus nicht von gleichartiger, sondern von sehr verschiedener Dicke und Struktur und oben befindet sich in der Außenhälfte sogar ein großes vom Grunde nicht ganz bis zum Vorderrand reichendes Hautfeld (*h*), welches eine Anpassung an die Mandibeln darstellt, d. h. eine Nachgiebigkeit der Coxite bei der stärksten Einwärtskrümmung jener ermöglicht. Vorn außen und oben bemerkt man vor dem Hautfeld einen dunkeln, eine große Tastborste tragenden Bezirk, welcher also oben durch das Hautfeld gegen die übrige obere Wandung abgesetzt ist, dagegen unten ohne Grenze in das übrige Coxit übergeht. Dieser Bezirk entspricht nach seiner Lage so auffallend dem oberen Abschnitt des Exocoxit (Tasterträgers) der Imagines (*exco*, Fig. 9), daß wir ihn als sein Homologon betrachten dürfen.[1]) Nähte im Sinne der imaginalen Coxite sind zwar nicht vorhanden, aber in der oberen Grundhälfte der larvalen Coxite macht sich dennoch eine auffallende Absetzung zweier Abschnitte bemerklich, indem sich dicht vor der Cardo eine gelenkartige kurze Nahtstelle vorfindet (*y*, Fig. 26). Die beiden durch diese Nahtstelle geschiedenen Abschnitte, deren innerer dem Endocoxit und deren äußerer dem Basocoxit zuzusprechen ist, sind auch durch Pigmentierung auffallend gegeneinander abgesetzt. Der basocoxale Abschnitt ist sehr dunkel gefärbt (*baco*), ungefähr viereckig und nach vorn in einen Streifen ausgezogen, während der hinterste endocoxale Teil den in die Cardo eingesenkten Zapfen trägt.

1) Es sei auch verwiesen auf fig. 5 der tab. 18 in: Naturhist. Tidsskr., 1867, wo Schiödte für die Larve des *Cychrus rostratus* ein noch deutlicher als bei *Carabus* abgegrenztes Exocoxit gezeichnet, aber seine vergleichend-morphologische Bedeutung nicht erkannt hat.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Stellen wir uns vor, daß imaginale Maxillopodenhüften ihre direkte Verwachsung mit dem Kopfe verlieren und daß die verschiedenen, die Abschnitte trennenden Nähte bis auf geringe Spuren verschwinden, dann erhalten wir einen Zustand, welcher dem der eben geschilderten Larvencoxite ähnlich ist.

Den Gegenbeweis dafür, daß wirklich der „Tasterträger" in die Coxite eingeschmolzen ist, gewinnen wir dadurch, daß die Grundglieder der Taster (Fig. 23) (welche also bisher fälschlich als „squama palpigera" betrachtet worden sind) vom wirklichen Tasterträger oder Exocoxit wesentlich abweichend gebaut sind. Wie im Vorigen auseinandergesetzt worden ist, haben die Exocoxite der Imagines eine Gestalt, welche mehr oder weniger den beiden Schalen einer Muschel entspricht Das Grundglied der Taster dagegen unterscheidet sich nicht wesentlich von den übrigen Tastergliedern, d. h. es ist ein typischer, geschlossener Zylinder. Meistens bemerkt man innen an demselben eine rinnenartige Einsenkung bestimmt zur Aufnahme des Grundgliedes der äußeren Coxomerite.

Das Endglied der letzteren und das Endglied der Taster tragen am Ende sehr feine Sinneszäpfchen. Da dieselben den inneren Coxomeriten fehlen, können dieselben als physiologisch bedeutungslos betrachtet werden.

Die Verwachsung der Labiopodenhüften zu einem Syncoxit folgt nicht nur aus dem Vergleich mit den Maxillopoden und mit den Organen der Imagines, sondern sie läßt sich auch noch aus dem Zustand des Syncoxit selbst erkennen. Seine Wandung steht nämlich unten, außen und oben in der Außenhälfte aus festem Chitin, oben in der Innenhälfte dagegen ist sie nicht nur häutiger Natur (*hf*, Fig. 24), sondern besitzt auch eine wesentlich abweichende Struktur. Das Hautfeld ist nämlich dicht besetzt mit nach vorn gerichteten und von vorn nach hinten länger werdenden Haaren, welche den Übergang zu dem sich nach hinten anschließenden Hypopharynx vermitteln. Die feste Coxitwandung dagegen ist von Porenkanälen durchsetzt und trägt Tastborsten, welche namentlich oben außen eine Gruppe von Stachelborsten bilden.

Während oben eine mediane Verwachsung durch das Hautfeld angedeutet wird, findet man unten sogar eine Verwachsungsnaht, welche hinten durch eine kurze Leiste verstärkt wird, (*sn*, Fig. 24). während sich vorn auf kurzer Strecke 2 Verdickungsstreifen hinziehen (*sco*, Fig. 23), von welchen nach außen hin ein Ast so abzweigt gegen den inneren Tastergrund, daß zwei /\-förmige Gebilde entstehen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Da sie auch in der Mitte etwas verbunden sind, bilden sie zusammen eine pufferartige Kuppe zwischen den Basen beider Taster (*k*, Fig. 24).

Der Hypopharynx der *Carabus*-Larven ist bisher unbekannt geblieben, bietet uns aber gerade deshalb ein besonderes Interesse, weil er die physiologische, von der der Imagines sehr abweichende Bedeutung der Mundwerkzeuge recht charakteristisch hervortreten läßt. Während bei den Imagines die Zunge mehr in die Länge gestreckt ist (obwohl auch bei ihnen nicht besonders oblong) und während sie vorn bis zum Ende der Grundglieder der Labiopodentaster reicht oder sogar noch etwas darüber hinaus, ist sie bei den Larven im Gegenteil nicht nur viel kürzer, sondern nimmt auch überhaupt eine verstecktere, mehr rückwärtige Lage ein. Dementsprechend ist die Abgrenzung von Labiopoden und Hypopharynx bei den Larven einfacher, was für die vergleichend-morphologische Auffassung von Wichtigkeit ist.

Wenn wir sehen, daß einerseits die Hüften der Labiopoden zu einem Syncoxit verwachsen sind und andrerseits der Hypopharynx scharf davon abgesetzt, dann ist es schon von vornherein einleuchtend, daß Zunge und Nebenzungen nichts mit „Laden" zu tun haben können.

Der Hypopharynx liegt fast vollständig hinter dem Syncoxit (Fig. 24) und ist als ein querer Wulst ausgebildet, der viel breiter als lang erscheint. Auf einer schmalen, queren Basis (*hyb*) sitzt die breite und kurze Zunge, als deren Nebenzungen (*ll*) lediglich zwei abgerundete, kurze seitliche Lappen in Betracht kommen. Die Zunge und ihre Nebenzungen sind reichlich behaart und zwar nehmen die Haare, welche hinten nur als kurze, oft in mehrere Fäserchen zerspaltene Spitzchen erscheinen, nach vorn schnell an Länge zu und bilden vorn eine quere Bürste (*li*), deren Haare teils einfach enden, teils in mehrere Härchen, namentlich am Ende, zerschlitzt sind (Fig. 25 *hy*). Vor dem einen Querschlitz bildenden Ösophaguseingang bildet die quere Bürste ein die Nahrungsflüssigkeit von festen Bestandteilen reinigendes Filtrum. Die Hypopharynxbasis sitzt in ganzer Breite auf einer fast quadratischen, an den Vorderecken in Zipfel (*y*, Fig 24) ausgezogenen Pharynxplatte (*ph*), an welche sich Muskeln befestigen, welche diese Platte nach unten ziehen und so im Schlund zur Aufschlürfung der flüssigen Nahrung einen luftverdünnten Raum erzeugen. Die obere Pharynxwand ist zarter und sie setzt sich nach vorn in den

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mit zahllosen Haarspitzchen besetzten Epipharynx fort, dessen hinterster Zipfel (*ep*) aus Fig. 24 ersichtlich wird. Gegen die kräftige Pharynxplatte ist die zarte Ösophagusintima (*oe*) scharf abgesetzt. 2 + 2 schräg gestellte Geschmackszäpfchen beobachtete ich in der Pharynxplatte bei mehreren *Carabus*-Arten. Der pharyngeale Ösophagus-Vorraum ist also von oben nach unten stark abgeplattet.

Wenn auch, wie schon erwähnt, das Mentum den *Carabus*-Larven abgeht, so möchte ich doch darauf hinweisen, daß das Hautfeld (*h*, Fig. 23) zwischen dem Syncoxit und dem Vorderrand der unteren Kopfplatte eine ziemlich kräftige Konsistenz besitzt und schwach gelblich pigmentiert ist, wie man am deutlichsten an Larvenexuvien erkennt. Dennoch ist es nicht statthaft, dieses Hautfeld als Mentum aufzufassen, wie es z. B. von Ganglbauer, a. a. O. in fig. 35 geschah.

Ein echtes Mentum als Sternit des Labiopodensegments ist nicht nur ein starkes und scharf abgesetztes Sklerit, sondern es besitzt auch Porenkanäle und Tastborsten, welche jenem Hautfeld vollkommen fehlen, so daß es eben den Charkter einer Zwischenhaut zeigt.

2. Einheitliche Beurteilung der Kopfsternite, Mentum, Submentum und Gula.

In seiner „Einführung in die Kenntnis der Insekten“ sagt Kolbe auf p. 218: „Die aus der Verwachsung der beiden Stämme entstandene Platte wird von den Entomotomen als Kinn (mentum) bezeichnet.“ Er meint damit jenes Sklerit, welches anbei in meinen Figg. 15—20 und 28—30 mit *mt* bezeichnet worden ist. p. 219 heißt es ferner: „Der als Unterkinn (submentum) bezeichnete Abschnitt ist entweder unterdrückt oder mit der Kehle (gula) vereinigt, oder als vorderer Abschnitt derselben deutlich zu unterscheiden, oder es bildet ein fast selbständiges Stück zwischen Kinn und Kehle. Die Kehle ist ein Teil des die Unterlippe tragenden Kopfsegments. Bei vielen Coleopteren ist die Kehle groß, deutlich und bildet z. B. bei den Blatthornkäfern (*Melolontha*, *Geotrupes*) den mehr oder weniger gewölbten, glatten Buckel. Bei den Orthopteren und Odonaten ist sie gewöhnlich klein und schwächlich ausgebildet.“ In seinen „vergl.-morphol. Untersuchungen an Coleopteren“ (in: Arch. Naturg., 1901) gibt Kolbe auf p. 94 für die Gula folgende Definition: „Auf der Unterseite des Kopfes der Coleopteren, in der Mitte hinter den Organen an der Mundöff-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nung, befindet sich eine Platte, welche seitlich durch je eine Naht von den Seiten des Hinterkopfes getrennt ist. Dieser Teil der Kopfschale wird Kehle oder Gula genannt, die seitlich sie begrenzenden Nähte sind die Kehlnähte (suturae gulares)."

Wenn man hiernach auch denjenigen Teil des Kopfes, welcher Kehle genannt wird, in vielen Fällen wird erkennen können, so ist doch weder von Kolbe noch von anderen Autoren eine scharfe und sichere Charakterisierung beigebracht worden, so daß es zurzeit immer noch unmöglich ist zu sagen, was man sich unter Mentum, Submentum und Gula der Coleopteren vorstellen soll, namentlich auch, welche Beziehungen dieselben zu anderen Organen des Kopfes haben und welche vergleichend-morphologisch konstanten Erscheinungen für die Abgrenzung der 3 Abschnitte maßgebend sind! Wir werden aus dem Folgenden ersehen, daß tatsächlich in zahlreichen Fällen Gebilde als Mentum oder als Gula aufgefaßt worden sind, welche durchaus nicht homolog sind. Außer dem dringenden Erfordernis zuverlässiger Kriterien kommen auch noch phylogenetische Gesichtspunkte in Betracht.

Durch vergleichendes Studium zahlreicher Coleopteren-Imagines und unter Berücksichtigung noch anderer, niederer Insecten mit beißenden Mundwerkzeugen, namentlich der Dermapteren, über welche ich bereits 1904 (in: Nova Acta Akad.) berichtet habe, auch der Embiiden, daselbst (1904, p. 145—205) ist es mir gelungen, für die 3 fraglichen Abschnitte des Unterkopfes eine sichere Charakteristik zu gewinnen, die gestattet die Lage derselben auch dann zu bestimmen, wenn sie nicht nach allen Seiten scharf abgegrenzt sind.

Von vorn nach hinten folgen also aufeinander Mentum, Submentum und Gula. Daß das Mentum als Labiopodensternit der unmittelbare Träger der Labiopodencoxite ist, wurde schon im vorigen besprochen. Für die Abgrenzung der 3 Sclerite kommt in erster Linie eine sichere Beurteilung des Submentum in Betracht, weil dieses nach beiden Richtungen abgegrenzt werden muß. Hierfür ist aber die Beziehung zu anderen Organen des Kopfes von entscheidender Bedeutung. Ich verweise auf fig. 15 der tab. 3 für *Forficula auricularia* in meiner Arbeit „Über vergl. Morph. d. Kopfes niederer Insecten" (in: Nova Acta), wo das Mentum, Submentum und Mikrothoraxsternit in ihrem Lageverhältnis zur Hinterhauptöffnung, zu den Maxillopodenbuchten (sinus maxillares, *msi*), Maxillopodencardines und zum Tentorium dargestellt worden sind. Diese Zusammenhänge geben den wesentlichen Leitfaden und liefern auch bei den Coleo-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

pteren-Imagines in homologer Weise die wichtigsten Handhaben zur Erklärung des Unterkopfes. Es läßt sich demgemäß für das Submentum der Coleopteren folgende Definition gewinnen: (vgl. *sm*, Fig. 28, 30 u. 32).

Das Submentum ist ein Kopfsternit, welches

1. zwischen den Maxillopodencardines,
2. zwischen den Hinterenden der Maxillopodenbuchten liegt,
3. sich zwischen den Angelfeldern befindet und mit seinem Hinterrand sich an die Angelfeldlinie anschließt, wenn eine solche vorkommt,
4. befindet es sich zwischen dem Mentum vorn und der Gula hinten.

Während dieses Submentum in seiner Ausprägung bei den Käfern die größten Verschiedenheiten darbietet und sehr häufig als selbständiger Abschnitt nicht mehr erkennbar ist, läßt sich das vor dem Submentum, hinter den Labiopodencoxiten und zwischen den Maxillopodencoxiten gelegene Mentum bei fast allen Coleopteren nachweisen. Es ist fast immer gegen das Submentum mehr oder weniger beweglich. Die Gula ist ein hinter dem Submentum und folglich auch hinter den Maxillopodenbuchten gelegenes Sternit, welches mit seinem Hinterrande am Hinterrande des Kopfes teilnimmt und ein besonderes phylogenetisches Interesse darbietet.

Als Konsequenz eines Vergleiches mit niederen Insectengruppen einerseits und des verschiedenen Verhaltens bei verschiedenen Coleopteren-Gruppen andererseits, ergibt sich, daß die Gula als ein dem Microthoraxsternit der Dermapteren u. a. homologes Sclerit zu betrachten ist, welches primär dem Coleopterenkopf überhaupt nicht angehörte, sondern erst sekundär mehr und mehr in ihn hereingerückt ist, um schließlich bei den abgeleitetsten Formen wieder zu verschwinden.[1])

Im folgenden werde ich versuchen, an einer Reihe von Coleopteren-Gattungen, die hierfür ausgewählt worden sind, die wichtigsten Erscheinungsweisen von Mentum, Submentum und Gula auseinanderzusetzen.

---

1) Auf die noch nicht entschiedene Frage, ob der Microthorax ein Derivat des Prothorax oder der Rest eines selbständigen Segments ist, brauche ich hier nicht einzugehen. Daß es richtig und bedeutsam war, die von mir als Microthorax bezeichneten Gebilde zusammenzufassen, ist mir heute nicht mehr zweifelhaft.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

a) Die primäre Isolierung der Gula bei Staphyliniden und Lagria (Imagines).

Während bei den meisten Coleopteren die Kehle (soweit sie überhaupt ausgeprägt ist) breit an das Unterkinn stößt, gibt es noch einige phylogenetisch tief stehende Formen, bei welchen es eine primäre Hinterlage, völlig getrennt vom Submentum, bewahrt hat. Dieser Zustand wird uns namentlich von mehreren Staphyliniden-Gattungen vorgeführt, welche zur Gruppe der Oxytelini gehören und zwar *Oxytelus*, *Platystethus* und *Deleaster*. Wie man aus Fig. 28 für *Oxytelus rugosus* entnehmen möge, sind bei dieser Form Mentum und Submentum scharf umgrenzt und letzteres bildet einen Hinterrand mit stumpfem Winkel, dessen seitliche Enden genau in der Tiefe, d. h. am Hinterende der Maxillarbuchten (*msi*) der unteren Kopfkapsel auslaufen, neben der Wurzel der Angelstücke. An die Knickung des Submentum-Hinterrandes schließt sich auf längerer Strecke nach hinten eine mediane Sagittalnaht des Unterkopfes (*md*), durch welche das Submentum weit getrennt wird von dem dreieckigen Kehlstück (*gu*), welches keilartig in den Hinterkopf unten eingeschoben ist und vorn noch einen Fortsatz in der Mediane vorgetrieben hat, der eine rinnenartige Fortsetzung der Sagittalnaht bildet. Hinten schließen sich an diese Gula 2 längliche, aus 2 Abschnitten bestehende Hals- oder Microthoraxpleurite (*hpl*) an.

Bei *Deleaster dichrous* finden sich im wesentlichen dieselben Verhältnisse wie bei *Oxytelus*, doch ist die Gula stärker entwickelt, länglich rechteckig und vorn abgerundet, so daß also kein vorderer Fortsatz in der Mediane vorgetrieben ist. Sie wird etwas länger als die mediane Sagittalnaht vor ihr. Daß übrigens die Gula nicht lediglich durch Nähte abgesetzt ist, sondern ein ganz selbständiges Sclerit darstellt, läßt sich bei *Deleaster* besonders gut erkennen, wo sie in der Hinterhälfte tief gegen die Kopfränder eingesenkt ist, in der Vorderhälfte aber durch einen Zwischenhautstreifen abgesetzt.

Platystethus cornutus schließt sich eng an *Oxytelus*, während ich bei *Bledius subterraneus* zwar im übrigen sehr ähnliche Verhältnisse vorfand aber die Gula verkümmert, trotzdem daß die aus 2 Abschnitten bestehenden Mikrothoraxpleurite recht kräftig entwickelt sind.

Ein höchst interessantes und mit Rücksicht auf die mehr ab-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

geleiteten Formen vermittelndes Verhalten zeigt uns *Coprophilus striatulus*. Submentum und Gula sind hier nicht nur zur Berührung gekommen, sondern es ist auch zugleich die Grenze beider gegeneinander so vollkommen verwischt, daß wir von einer einheitlichen Submentogula sprechen können. Der Vergleich mit den eben besprochenen, bekanntlich nahe verwandten Gattungen zeigt, daß man sich den Zustand dieser Submentogula als durch ein weiteres Vordringen der Gula nach vorn entstanden zu denken hat. Trotz der Verschmelzung von Submentum und Gula lassen sich beide Gebilde doch ohne Schwierigkeit auseinanderhalten, weil die mittlere Verbindungsbrücke nur einen schmalen Streifen darstellt. Es ist etwa so, wie wenn in dem durch Fig. 28 veranschaulichten Zustand der vordere Gula-Fortsatz nach vorn sich schmal fortsetzen würde, bis er in das Submentum einmündet. Die Sagittalnaht ist also bei *Coprophilus* verschwunden. Die Gula und ihre vordere Fortsetzung sind nicht nur durch Glätte vor den beborsteten und stark grubigen Seitenteilen des Unterkopfes ausgezeichnet, sondern sie liegen auch etwas mehr gegen die Oberfläche zurück. Die Seitennähte der Gula sind sehr tief und übrigens hier wie bei zahlreichen andern Käfern auch dadurch bedeutsam, daß ihnen im Innern des Kopfes die hinteren, unteren Äste des Tentoriums genau entlang ziehen Nach der Vereinigung von Gula und Submentum folgen Aste des Tentorium den Seitengrenzen der Submentogula im nach außen gekrümmten Bogen auch noch bis zum Hinterende der Maxillarbuchten.

Lagria: Das primäre Verhalten des Unterkopfes von *Lagria hirta* verdient hier um so mehr erwähnt zu werden, als sich das Submentum sogar eine selbständige Beweglichkeit erhalten hat. Mentum, Submentum und Gula sind also schärfstens getrennt. Die große, trapezische Gula ist vorn abgerundet und halb so breit wie hinten, wo ihre Seiten als abgerundet-dreieckige Lappen über die anschließenden Hinterkopfgebiete herausgreifen. Über den seitlichen Gulanähten erstrecken sich tentoriale Längsbänder und setzen sich als längliche braune und voneinander getrennt bleibende Platten nach vorn über die Kehle-Vordergrenze noch so weit fort, daß sie ungefähr die Mitte zwischen Gula und Submentum erreichen. Die Hälften des Unterkopfes stoßen in einer Mediannaht zusammen, welche Gula und Submentum fast um die ganze Länge der ersteren voneinander trennt. Das quere Submentum liegt mit den Cardines und unteren Mandibelgelenken ungefähr in einer Querlinie. Dieser auffallend rückwärtigen Lage der großen, halbkugligen Mandibelgelenke

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gemäß sind die Maxillopodenbuchten sehr flach, die Angelfelder liegen ungewöhnlich quer und werden hinten von Angelfeldlinien begrenzt, die sich nicht an die Seiten des Submentum anschließen, sondern etwas hinter dem Submentum quer gegen die Mediannaht streichen. Die Cardines besitzen sehr starke Wurzelzapfen, die unter ungefähr rechtem Winkel zur Längsaxe der Maxillopodencoxite schräg nach außen und hinten gerichtet sind. Das vorn und hinten abgerundete Submentum ist $2^1/_2$ mal so breit wie lang, vom Hinterrand aus in eine innere Platte umgeschlagen, welche sich über der Hinterhälfte des Submentum erstreckt und jederseits umgebogen ist zu den lappig vorragenden Vorderecken des Submentum. Eine sehr breite Zwischenhaut trennt das Submentum vom Mentum, aber es ist (was bei Coleopteren selten vorkommt), auch gegen den nachfolgenden Unterkopf beweglich, da sich (von der inneren Platte abgesehen) der Vorderrand jenes deutlich unter den Hinterrand des Submentum schiebt. Das Mentum erscheint von unten her quadratisch, ist aber zur Aufnahme des Labiopoden-Syncoxit tief ausgehöhlt, so daß sich hinter diesem nur ein schmaler, querer, 2 Riesenborsten tragender Streifen findet. Die Seiten des Mentum erreichen also die Länge des Hinterrandes und senken sich als rundliche Lamellen tief nach oben und innen gegen das Kopfinnere, wo sie paramedian nur wenig getrennt bleiben. Die inneren Teile dieser Lamellen sind verdickt und werden beide oben (innen) durch eine halbkreisförmige, nach vorn offene Spange verbunden. Es kommt also durch die Spange (oben), die Lamellen (seitlich) und das Hinterfeld (unten) eine vollständige Umfassung des Syncoxit grundes zustande.

b) Die sekundäre Vereinigung von Submentum und Gula bei Staphyliniden.

Man kann am Unterkopf der Coleopteren-Imagines zwei entgegengesetzte Tendenzen beobachten, von welchen je nach den Gruppen und nach der phylogenetischen Stufe die eine oder andere das Übergewicht erlangt, nämlich einmal die Tendenz einer ausgiebigen Berührung von Submentum und Gula (sekundäre Tendenz) und dann die Neigung der Hälften des Unterkopfes, sich möglichst vollständig zu vereinigen (tertiäre Tendenz). Als Beispiel für eine erste, noch recht schmale Vereinigung von Unterkinn und Kehle, bei welcher also beide als eigenartige Bezirke noch stark entwickelt sind, nannte ich soeben *Coprophilus*.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Als weiteres vermittelndes Beispiel sei *Silpha* (*Phosphuga*) *atrata* hervorgehoben. Hier sind Submentum und Gula ebenfalls miteinander verwachsen, aber es ist keine schmale Brücke in der Mitte ausgebildet wie bei *Coprophilus*, wo die Submentogula die Gestalt eines Weinglasprofiles bildet, indem das Submentum den Kelch, die Gula den Fuß und die Brücke den Stiel darstellt, sondern Submentum und Gula stoßen ohne Brückenstiel aneinander. Das Submentum, welches bei *Silpha atrata* ungefähr die gleiche Größe des Mentum erreicht, ist hinten fast halbkreisförmig zugerundet und mit der Mitte dieses Halbkreises ist die Spitze des Gula-Dreiecks, welches an Ausdehnung das Submentum fast erreicht, direkt verwachsen.

Coprophilus und *Silpha* zeigen uns also zwei verschiedene Anbahnungen der Vereinigung von Submentum und Gula, wobei *Silpha atrata* den Vorteil hat, daß trotz der Verwachsung die Grenze beider Sclerite ganz genau festgestellt werden kann.

Wir wollen jetzt unter den Staphyliniden Fälle betrachten, in welchen Submentum und Gula auf breiter Strecke aneinander grenzen, mithin die sekundäre Tendenz der Auseinandertreibung der Unterkopfhälften verwirklicht wird. Fig. 32 zeigt einen solchen Fall für *Tachyporus obtusus*, wobei die trapezförmige Gula ungefähr die doppelte Größe des Submentum erreicht und beide durch eine feine Naht getrennt bleiben. Die Trennung der Unterkopfhälften beträgt etwa $^2/_3$ des Gula-Hinterrandes.

Megarthrus hemipterus verhält sich sehr ähnlich, auch geht ganz wie bei *Tachyporus* jederseits oberhalb und zugleich etwas hinter der feinen, aber deutlichen Naht vom Tentorium ein kurzer Innenast ab (*i*, Fig. 32). Die Größenverhältnisse von Submentum und Gula sind allerdings die umgekehrten, d. h. das Submentum ist etwa $^1/_4$ länger als die Gula. Auch insofern herrscht Übereinstimmung mit *Tachyporus*, als sich über dem Gula-Hinterrand ein gewundener, querer Tentoriumbogen erstreckt (*lr*).

Proteinus brachypterus ähnelt sehr *Megarthrus*, doch sind Submentum und Gula ungefähr gleich groß, und beide bilden als zwei aneinander gesetzte Trapeze ein breites sanduhrförmiges Feld.

Bei einigen weiteren Staphyliniden sind Submentum und Gula ohne Naht zusammengewachsen, und zwar bilden sie bei *Lathrimaeum atrocephalum* zwei mit den Spitzen gegeneinander gerichtete Dreiecke, welche durch eine kurze und schmale Brücke zusammenhängen. Es herrscht hier also, von Gestalt und Größenverhältnis abgesehen, Ähnlichkeit mit *Silpha*.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Anthobium sorbi besitzt sanduhrförmig und zwar breiter als bei dem vorigen verwachsenes Submentum und Gula, vermittelt also zwischen *Lathrimaeum* einerseits sowie *Megarthrus*, *Proteinus* und *Tachyporus* andrerseits. Trotz der fehlenden Naht wird die Grenze zwischen beiden Scleriten ganz bestimmt dadurch festgelegt, daß sich innen ein tentorialer Querbalken hinzieht, der einen medianen Fortsatz nach vorn entsendet; dieser Querbalken entspricht den Innenästen (*i*, Fig. 32) bei *Tachyporus* und ist als durch deren Verwachsung entstanden zu denken.

Noch stärker kommt die Submentogula als Verwachsungsprodukt bei *Lomechusa strumosa* zur Geltung, indem sie die Gestalt eines Weinglases mit recht breitem Stielteil aufweist, d. h. die Gula ist sehr langgestreckt, nur hinten stark verbreitert und erreicht fast die doppelte Länge des Submentum. In einer mit *Anthobium* übereinstimmenden Weise wird auch hier die Grenze beider Teile durch einen tentorialen Querbalken bestimmt.

Nachdem ich Beispiele primären und sekundären Charakters aus den Gruppen der Oxytelinen, Omaliinen, Tachyporinen, Aleocharinen und Silphinen besprochen habe, wenden wir uns zu den Staphylininae s. str., bei welchen wir Ansätze treffen zu der oben angedeuteten tertiären Tendenz.

Bei dieser Gelegenheit sei nochmals auf KOLBE's fig. 135 auf p. 218 seiner „Einführung" hingewiesen, wo das auf das Mentum (*m*) von *Staphylinus* folgende Unterkopfstück als Kehle „*g*" bezeichnet worden ist, während es sich in Wirklichkeit um ein unvollständig angegebenes Submentum handelt, gemäß dem soeben Erörterten. Eine vollständige Ansicht des *Staphylinus*-Kopfes von unten gesehen findet man auf p. 2 in fig. 3 der Staphylinoidea GANGLBAUER's, als Ergänzung dazu dient fig. 5, wo ebenso das Submentum (also übereinstimmend mit KOLBE) mit „*g*" als Gula bezeichnet worden ist. Da nun GANGLBAUER außerdem in fig. 3 hinter dem Submentum „*sg*" d. h. Kehlnähte angibt, die doch nur eine Kehle einschließen können, so folgt mit aller Deutlichkeit, daß er Submentum und Gula nicht unterschieden hat. Dasselbe bezeugt die *Quedius*-Figur auf p. 377. Übrigens zeichnet GANGLBAUER die „Kehlnähte" in einer mit meinen Untersuchungen an *Staphylinus olens* nicht übereinstimmenden Weise. Nach seiner fig. 3 soll nämlich die Gula in der Mitte zwar sehr schmal werden, aber dennoch vom Submentum bis zum Hinterrand des Kopfes durchlaufen, so daß also die Unterkopfhälften immer noch getrennt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bleiben würden. In Wirklichkeit aber zeigt uns *Staphylinus* den Beginn der tertiären Tendenz, d. h. der Verwachsung der beiden Unterkopfhälften. Die durch Verwachsung von Gula und Submentum entstandene und durch die oben besprochenen Staphyliniden erläuterte Submentogula wird bei *Staphylinus* und Verwandten durch die mehr oder weniger weitgehende Vereinigung der Unterkopfhälften wieder verdrängt. Bei *Staphylinus* ist zwischen Submentum und Gula keine Naht vorhanden, aber das Submentum treibt nach hinten einen spitz auslaufenden Keil. Auf diesen folgt eine kurze Mediannaht und dann schließlich hinten abermals ein kleines dreieckiges, nach vorn spitz auslaufendes Kehlstück. Es ist also tertiär die Submentogula durch die Verwachsung der Unterkopfhälften, deren Ausdruck die Mediannaht ist, in zwei Dreiecke getrennt worden. Man kann aber das vordere Dreieck nicht als Stück des Submentum betrachten, weil es weiter nach hinten reicht als die im vorigen besprochene Grenze erlaubt.

Um diese Kehlverhältnisse von *Staphylinus* noch besser zu verstehen, möge zum Vergleich *Othius fulvipennis* herangezogen werden.

Das große, nach vorn trapezisch erweiterte Submentum geht ohne Naht in die Gula überein. Die Grenze ist abermals sicher feststellbar, denn einerseits wird sie durch eine stumpfwinklige Einbuchtung in den Seitennähten („suturae gulares“) angezeigt und andererseits im Innern und zwischen diesen durch tentoriale Innenäste. Hinter dieser Grenze konvergieren die Seitennähte der Submentogula nach hinten allmählich immer mehr, so daß sie beinahe in der Mediane zur Berührung gelangen. Jedoch ehe sie sich ganz berühren, divergieren sie abermals und endigen an einem kleinen rundlichen, scharf abgegrenzten Hinterfeld, welches eine Anpassung an den bei den Xantholininen bekanntlich halsartig eingeschnürten Hinterkopf darstellt. Das heißt das Hinterfeld ist eine Gleitplatte für den gelenkig im Prothorax eingefügten Hinterkopf.

Ohne die durch die vorigen vergleichenden Studien ganz bestimmt festgelegte Grenze zwischen Submentum und Gula würde man in Versuchung geraten, das Hinterfeld allein als Gula in Anspruch zu nehmen; ebenso wie das dreieckige hintere Feld von *Staphylinus*, *Philonthus* und Verwandten. Tatsächlich ist die Gula also viel größer und erreicht mehr als die dreifache Länge des Submentum. Man muß also eine Vorder- und Hinterkehle unterscheiden, d. h. das Hinterfeld kann als Hinterkehle oder Gula posterior der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

viel größeren Vorderkehle oder Gula anterior gegenübergestellt werden.

Xantholinus ist insofern interessant, als wir hier einen noch weiter abgeleiteten Bau der Kehle antreffen, gemäß der noch stärkeren Abschnürung des Hinterkopfes. In bezug auf die Submentogula ist *Othius* eine Vorstufe von *Xantholinus*. Die Gula anterior folgt auf das Submentum als ein nach hinten sehr spitz auslaufendes Dreieck und ist völlig getrennt von der Gula posterior, denn hinter der Vorderkehle sind auf längerer Strecke in einer Mediannaht die Hälften des Unterkopfes zur Berührung gelangt. Der halsartig verschmälerte Hinterkopf ist aber so eng geworden, daß bei *Xantholinus linearis* die Gula posterior nur noch durch ein sehr kleines, queres Feldchen dargestellt wird.

Zur Erleichterung der Übersicht über die bei den Staphyliniden auftretenden wichtigsten Verhältnisse der Unterkopfsclerite möge folgender Auszug dienen:

Das Mentum hat stets seine volle Selbständigkeit bewahrt.

1. Unterkopf ohne Mediannaht:

a) Submentum und Gula durch Nähte getrennt (*Tachyporus*).

b) Einheitliche Submentogula (*Lomechusa*).

c) Absetzung der Submentogula in Submentum + Gula anterior vorn und Gula posterior hinten (*Othius*).

2. Unterkopf mit Mediannaht:

a) Submentum und Gula primär völlig getrennt (*Oxytelus*).

b) Submentum + Gula anterior sekundär getrennt von der Gula posterior (*Staphylinus*).

c) Mentum, Submentum und Gula bei den Carabiden, sowie die derivate Verwachsung aller zu einer Mentogula (Imagines).

Wir haben im vorigen festgestellt, daß bei den Staphylinoidea, also einer der primitiveren Gruppen der Coleoptera-Heterophaga, bisher am Unterkopf nur Mentum und Gula unterschieden worden sind, während in Wirklichkeit 3 Hauptabteilungen als Kopfsternite auseinander gehalten werden müssen. Das Submentum, als das mittlere dieser 3 Sternite ist aber stets als ein bestimmtes Ganzes umschreibbar, einerlei ob es mit der Gula zusammenhängt oder nicht und einerlei ob es im ersteren Falle durch Naht abgegrenzt ist oder nicht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Nunmehr wende ich mich den Carabiden zu als der wichtigsten Gruppe der Coleoptera-Adephaga. Wir werden sehen, daß auch hier im wesentlichen ähnliche Verhältnisse vorherrschen, während bisher auch bei ihnen fälschlich nur Mentum und Gula unterschieden worden sind, wofür ich als Beispiele nur fig. 3 (*Cicindela*) und fig. 10 (*Calosoma*) in Ganglbauer's Caraboidea 1892 anführen will.

Ein Gegenstück zu der primären Isolierung der Gula, wie ich sie oben für die Oxytelinen und Lagria erörtert habe, scheint bei den Carabiden nicht vorzukommen. Statt dessen treffen wir aber einige andere beachtenswerte Besonderheiten. Während bei den Staphyliniden, wie auch Fig. 28 u. 32 bezeugen, das Submentum an Größe dem Mentum nicht nur gleichkommt, sondern es oft noch erheblich übertrifft, finden wir bei den Carabiden das Umgekehrte, d. h. das Mentum, welches zugleich am Vorderrand mannigfaltige Auszeichnungen aufweist, übertrifft an Größe mehr oder weniger erheblich das schmälere Submentum (Fig. 30). Eine weitere Eigentümlichkeit der Carabiden ist darin gegeben, daß die Grenze zwischen Submentum und Gula zwar nur selten durch Naht angezeigt, trotzdem aber immer auffallend genug dadurch bekundet wird, daß sich der Hinterrand des Submentum jederseits in einer plötzlichen Knickung (*a*, Fig. 29 u. 30) in die Seitenränder der Gula fortsetzt. Oft sind diese als Nahtknickungen hervorzuhebenden Stellen sogar fortsatzartig nach innen eingeschoben. Die Bedeutung der Nahtknickungen als Kriterien der submentogularen Grenze wird noch dadurch gesteigert, daß sich an dieselben im Innern tentoriale Knickungen anschließen, von welchen sich häufig (ähnlich den Staphyliniden) tentoriale Innenäste nach innen erstrecken (Fig. 29), die ebenfalls die submentogulare Grenze mitbestimmen.

Es müssen aber noch zwei weitere wichtige Eigenartigkeiten der Carabiden (gegenüber den Staphylinoidea und anderen Coleopteren) betont werden, nämlich die Seitenlappen des Mentum und die Angelfelder. Während das auch an und für sich kleinere Mentum der Staphylinoidea keine besondere Auszeichnungen entwickelt hat (Fig. 28 u. 32), ist das Mentum der Carabiden in große, deckelartige Seitenlappenduplikaturen ausgestülpt, welche es mit sich bringen, daß die Maxillopodenbuchten von untenher betrachtet durchschnittlich stärker verdeckt werden. So finden wir sie bei *Dromius* (Fig. 29) noch ziemlich weit geöffnet, während sie bei *Leistus* (Fig. 30) abgesperrt erscheinen. Der obere basale Schrägrand der Seiten-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

lappen ist bisweilen auffallend verstärkt, z. B. bei *Patrobus excavatus* durch eine Verdickungsleiste. Hinter den Maxillopodenbuchten liegen die Angelfelder (areae postmaxillares), welche an die Bewegung der Cardines angepaßte, grubenartige Einsenkungen darstellen (*arpm* Fig. 29 u. 30) hinten im Bogen scharf begrenzt durch die Angelfelderlinien, die außen dicht neben dem unteren Mandibelgrübchen (*g*) beginnen, im Bogen um die Angeln ziehen und sich schließlich nach innen wenden, um genau an den Hinterecken des Submentum zu enden. Dadurch daß der Hinterrand des Submentum die genaue Fortsetzung der Angelfeldlinien bildet, sind auch diese für die Bestimmung der submentogularen Grenze bedeutsam.

In vergleichend-morphologischer Hinsicht lassen sich die von mir geprüften Carabiden-Gattungen nach den Unterkopfsterniten in vier Gruppen einteilen, nämlich

a) als primitivste Formen haben diejenigen zu gelten, bei welchen Mentum, Submentum und Gula scharf gegeneinander abgesetzt geblieben sind: *Leistus*.

b) Eine völlige Trennung von Submentum und Gula kommt zwar nicht vor, aber dieselbe wird dadurch angebahnt, daß beide Sclerite zwar verwachsen sind aber nur in einer dünnen Brücke zusammenhängen. Diese Brücke bildet die Grenze zwischen der großen dreieckigen Gula und dem schmalen queren Submentum. Eine Naht ist nicht vorhanden. Über der Brücke, also genau an der Grenze, steht im Innern ein an ihr angewachsener medianer Sehnenzapfen, dessen Sehnen sich nach vorn bis oberhalb der Hinterhälfte des Mentum erstrecken: *Brachinus* und *Cychrus*.

c) Das Mentum ist stets selbständig, aber Submentum und Gula sind zur Submentogula breit verwachsen. Wenn eine mediane Sehnenleiste vorkommt oder ein Sehnenzapfen, befindet er sich entweder in der Mitte der Gula (*Ophonus, Calathus*) oder hinter dem vordersten Drittel (*Patrobus*), so daß man Gula anterior und posterior unterscheiden kann: *Ophonus, Calathus, Patrobus, Loricera, Badister, Nebria, Elaphrus, Chlaenius*.

d) Durch völlige Erlöschung der mentosubmentalen Grenze und Verwachsung aller 3 Sternite kommt eine einheitliche Mentogula zustande. Die Gula ist sehr lang und fast parallelseitig, nach hinten etwas erweitert: *Dromius*.

Zu diesen 4 Gruppen noch einige weitere Erläuterungen:

Leistus ferrugineus ist unter den von mir näher untersuchten Carabiden die einzige Form bei welcher das Submentum voll-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ständig umgrenzt ist, d. h. es findet sich noch eine Naht gegen die Gula und die Bedeutung dieser Grenze wird auch noch dadurch verstärkt, daß sich hinter der Naht eine Querreihe von 6 Riesenborsten befindet, während je 2 derselben jederseits vor dem Hinterrande einem Zapfen aufsitzen (*z*, Fig. 30) Hinterenden der Angelfeldlinien, Nahtknickungen und Quernaht bilden alle zusammen eine segmentale Quergrenze. Die auffallende Kürze der fast quadratischen Gula kommt auch als ursprünglicher Charakter in Betracht.

Bei *Cychrus rostratus* umfassen sehr große Mentumseitenlappen die Labiopodencoxite, aber selbst der mittlere Mentumbezirk ist noch etwa 5—6mal länger als das kurze, quere Submentum, dessen über der submento-gularen Grenze angewachsener Sehnenzapfen nach vorn und oben wie ein Spieß sich in der Mediane erstreckt. Das Submentum ist kaum länger als die Verbindungsbrücke mit der Gula breit. Als Stütze der großen Mentumseitenlappen dienen zahlreiche rundliche die Ober- und Unterwand verbindende Säulen, die unregelmäßig zerstreut liegen. Der obere Basalrand der Duplikaturen der Seitenlappen zieht hier wie bei den übrigen Carabiden-Gattungen im Bogen nach hinten und außen gerade auf die seitlichen Gelenkstellen zwischen Mentum und Submentum.

Brachinus crepitans besitzt weniger starke Seitenlappen, denen daher die Säulen vollständig fehlen, dem entsprechend ist das Submentum fast halb so lang wie das Mentummittelgebiet. Die an den Seiten sehr scharf abgesetzte Gula wird in der Vorderhälfte sogar durch helle Zwischenstreifen geschieden.

Loricera pilicornis ist durch besonders großes Submentum (Fig. 31) ausgezeichnet, das an Länge den Mittelbezirk des Mentum sogar übertrifft. Die Submentumseitenteile sind so nach hinten und außen erweitert, daß die Hälften des Unterkopfes sich gegen die Knickungen als spitze Dreiecke zwischen Submentum und Gula einschieben (*a*). Die rechteckige, nach hinten wenig erweiterte, sehr breite Gula ist reichlich $1^1/_2$mal länger als breit (*gu*).

Wegen der Größe des Submentum ist der Bau seiner Seiten bei *Loricera* besonders gut zu erkennen, wenn auch bei den anderen Gattungen mehr oder weniger ähnliche Verhältnisse herrschen. Die Seiten sind nämlich verdickt und nach oben in eine Platte umgeschlagen, die ich, weil die Maxillopodenangeln sich an sie anlehnen, als Cardinallamellen (*cl*) bezeichnen will. Zur Aufnahme des Halses der Angeln enthalten sie eine Gelenkgrube. Als Stütze der Cardinal-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

lamellen geht jederseits an sie ein Tentoriumast ab (Fig. 31), welcher bei *Loricera* geteilt ist in ein an den seitlichen Submentumhinterrand angeschlossenes Blatt (*x*) und einen cardinalen Strang (*y*), welcher schräg nach außen zieht, von der Nahtknickung bis zur Cardinallamelle. Die Vorderenden der Cardinallamellen stützen die Hinterecken des Mentum, welche sich gelenkig um sie drehen können.

Nebria gyllenhalii mit einer ┬-förmigen Submentogula besitzt ungewöhnlich stark zugerundete Nahtknickungen. Die seitlichen Gelenke zwischen Mentum und Submentum sind kräftig entwickelt, indem die Cardinallamellen des letzteren mit einem abgerundeten Lappen stark nach vorn vorragen und in das Hinterende der basalen Verdickungsleiste der mentalen Seitenlappenoberwand eingreifen. Sehr ähnlich verhält sich auch *Elaphrus cupreus*.

Chlaenius spoliatus besitzt tiefe Nahtknickungen und an den Seiten des kurzen Submentum dicke Cardinallamellen. Diese werden gestützt durch den starken tentorialen Strang, welcher von den Nahtknickungen oberhalb der Hinterrandnaht direkt nach außen zu ihnen abbiegt, also nicht (wie bei *Loricera* (Fig. 31) geteilt ist.

Badister bipustulatus kommt ebenfalls eine ┬-förmige Submentogula zu. Der gulare Teil ist lang und schmal, noch erheblich länger als das Submentum breit, in der Hinterhälfte nach hinten erweitert.

Patrobus excavatus ist durch sanduhrförmige Gula ausgezeichnet und der oben genannte mediane Sehnenknoten befindet sich etwas vor der mittleren Einschnürung. Es ist also die Gula anterior nach vorn, die Gula posterior nach hinten erweitert. Die Nahtknickungen sind schwach, weil stumpfwinklig.

Calathus mollis mit tiefen, sehr spitzwinkligen Nahtknickungen, der schmale, mediane Sehnenknoten in der Mitte des gularen Abschnittes, vor ihm die Gula anterior fast parallelseitig, hinter ihm die Gula posterior stark nach hinten erweitert. (Sehr ähnlich *Ophonus puncticollis*.)

Dromius (*quadrimaculatus* und *agilis*) mit spitzwinkligen Nahtknickungen, die sehr lange Gula nach hinten allmählich erweitert. Mit dem Erlöschen der mentosubmentalen Naht sind natürlich auch die Seitengelenke völlig verschwunden (Fig. 29).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

d) Derivate Prägungen des Unterkopfes mit indifferenter Zone.

Die ursprünglicheren, aber in sich wieder in primäre, sekundäre und tertiäre Stufen gegliederten Erscheinungen der Unterkopfsternitbildungen wurden im Vorigen auf Grund der Carabiden, Silphiden, Staphyliniden und Lagrien besprochen, womit jedoch die Familien mit derartigen Verhältnissen keinewegs erschöpft sind. Die angegebenen Beispiele genügen jedoch, um die wichtigsten vergleichend-morphologischen Verhältnisse klarzustellen und können leicht in andern Gruppen Anwendung finden. Es handelt sich hier nicht um eine systematische Familienbehandlung sondern um vergleichend-morphologisches und allgemein-phylogenetisches Verständnis.

Eine gemeinsame Eigentümlichkeit der bisher besprochenen ursprünglicheren Unterkopfsternitbildungen ist darin gegeben, daß sich von den beiden Maxillopodenbuchten zur Hinterhauptöffnung ohne Unterbrechung zwei Nähte entlang ziehen, welche aber nicht selten und zwar gerade in den primitivsten Fällen im mittleren Gebiet mehr oder weniger durch eine einzige Mediannaht vertreten werden (*Oxytelus*, *Lagria* u. a.).

Unter den jetzt ins Auge zu fassenden abgeleiteteren quartären Prägungen des Unterkopfes findet man als charakteristische Erscheinung das teilweise oder vollständige Erlöschen der Längsnähte, während gleichzeitig auch eine Mediannaht nicht mehr vorkommt.

Formen solchen Charakters sind unter den Heterophagen so zahlreich, daß ich mich darauf beschränke einige Beispiele herauszugreifen, doch müssen zunächst noch einige andere allgemeine Verhältnisse klargestellt werden. Bei vielen Gattungen z. B. *Harpium* bemerkt man am unteren Hinterkopf zwei von vorn nach hinten gerichtete und am Hinterrand endigende Einschnitte oder Furchen, welche, wie die Untersuchung des Kopfinneren ergeben hat, stets der Ausdruck innerer tentorialer Leisten sind, von welchen sich nach vorn, innen und oben tentoriale Äste erstrecken, als Ansatzflächen verschiedener Kopfmuskeln (*tl*, *tlb*, Fig 34). Die Einschnitte oder Furchen sind je nach den Gattungen länger oder kürzer, bleiben aber in allen von mir geprüften Fällen noch hinter der Mitte der Strecke zurück, welche liegt zwischen dem Hinterrand des Hinterkopfes und den Hinterenden der Maxillopodenbuchten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Daraus folgt also, daß sich zwischen den beiden Hinterhauptfurchen und den Maxillopodenbuchten ein breites, nahtloses Gebiet erstreckt, welches ich kurz als indifferente Zone bezeichne, weil sich zur vergleichend-morphologischen Klarstellung dieses Gebietes (*idf*, Fig. 33 u. 34) nicht immer ohne weiteres die erforderlichen Handhaben gewinnen lassen, außerdem aber die Abgrenzung immer eine mehr oder weniger unvollständige ist.

Bei *Harpium inquisitor* (Fig. 33) treffen wir ein breites aber kurzes Mentum (*mt*) und dieses ist durch Naht beweglich abgesetzt gegen einen über die Hinterenden der Maxillopodenbuchten hinausreichenden Querstreifen (*sm*). Da dieser zwischen den Hinterenden der Maxillopodenbuchten und der Cardines liegt, muß er als Submentum in Betracht gezogen werden. Das zwischen den Hinterhauptfurchen und Tentoriumleisten (*tl*) gelegene Gebiet gehört natürlich zur Gula. Da nun weder dieses vorn, noch der Submentum-Querstreifen hinten durch Naht abgesetzt ist, zwischen beiden aber eine indifferente Zone liegt, die so lang ist wie die übrigen Teile zusammengenommen, so fragt es sich, welchen Sterniten gehört die indifferente Zone an?

Es läßt sich zwar schon unter der Lupe mit Leichtigkeit erkennen, daß dieses grubige große Feld durch seine Struktur von allen Nachbargebieten auffallend abweicht, auch erstreckt es sich vorwiegend horizontal und ist dadurch gegen die mehr senkrechten Kopfseiten etwas abgesetzt, aber diese Umstände genügen nicht zu einer vergleichend-morphologischen Bestimmung. Es ist als wahrscheinlich zu betrachten, daß die indifferente Zone größtenteils der Gula angehört und so kann dieses Gebiet als Gula anterior dem zwischen den Tentoriumleisten (*tl*) befindlichen Feld als der Gula posterior gegenübergestellt werden. Damit ist aber noch nicht entschieden, ob nicht das vorderste Stück der indifferenten Zone dem Submentum angehört. So wie hier bei *Harpium* liegt es bei vielen andern Formen mit indifferenter Zone. Durch weitere Untersuchungen bin ich zu der Einsicht gelangt, daß eine vollständige vergleichend-morphologische Klarstellung der indifferenten Zone nur durch das Studium einer Anzahl verwandter Gattungen einer bestimmten Familie gewonnen werden kann, zu welchem Zwecke ich die Chrysomeliden gewählt habe.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Chrysomelidae.

Der Unterkopf der Chrysomeliden zeigt hinsichtlich der Ausprägung der 3 Sternite Mentum, Submentum und Gula recht verschiedene Verhältnisse, die uns eine Anzahl interessanter phylogenetischer Abstufungen vorführen. Als ursprüngliche Formen kommen *Chrysomela* und *Entomoscelis* in Betracht, indem bei ihnen die 3 Sternite gut ausgeprägt und deutlich gegeneinander abgegrenzt sind. Dies ist aber bei den Chrysomeliden nicht etwa eine Ausnahme, sondern die vorherrschende Erscheinung, wenn auch Fälle, die dem eben besprochenen von *Harpium* mehr oder weniger ähnlich sind, keineswegs selten vorkommen, z. B. bei *Orsodacna cerasi.*

Im allgemeinen macht sich als charakteristische Erscheinung der phythophagen Chrysomeliden, im Gegensatz zu den vorwiegend carnivoren Carabiden und Staphyliniden die Kürze des Kopfes bemerklich und das Bestreben, den Kopf unter dem Pronotum mehr oder weniger zu verbergen, wie schon der Name der Cryptocephalinen andeutet. Bei *Cassida* und Genossen findet man die Vollendung dieser Richtung, indem der Kopf vollkommen versteckt ist. Im Gegensatz zu den letzteren Gattungen haben die Donaciinen und *Sagra* einen mehr länglichen, vorgestreckten Kopf nach Art vieler Cerambyciden ausgebildet. Schon die Untersuchung der unzerlegten Köpfe mit der Lupe läßt zwischen *Timarcha* als einem Vertreter der kurzköpfigen Formen und *Sagra* als einem Vertreter der langköpfigen Formen bemerkenswerte Unterschiede im Bau des Unterkopfes erkennen: bei *Timarcha laevigata* L. folgt auf das kurze, quere, gelenkig abgesetzte Mentum ein noch kürzerer, durch Querfurche undeutlich abgesetzter Querstreifen, der nur halb so lang ist wie das Mentum und ebenso wie dieses durch grubige Punktierung ausgezeichnet, die dem weiter nach hinten folgenden Gebiet der Gula fehlt. In dem also gekennzeichneten, kurzen Querstreifen haben wir das Submentum vor uns. Die bucklig gewölbte Gula ist in den Seiten vollständig durch Nähte abgegrenzt, die sich in der Hinterhälfte furchenartig vertiefen. Diese nach hinten trapezisch erweiterte Gula, welche breiter ist als lang und etwas länger als Mentum + Submentum zusammen, zeigt keine Spur eines Zerfalles in Abteilungen, zumal der rundliche *Timarcha*-Kopf einer Einschnürung hinter den Augen entbehrt.

Wesentlich anders verhält sich *Sagra purpurea*, dessen länglicher Kopf mit stark vortretenden Augen hinter denselben namentlich

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gegen den Unterkopf zu stark eingeschnürt ist. Mentum und Submentum sind ungefähr von gleicher Kürze, das letztere ist hinten durch eine Querfurche und Abstufung abgesetzt. Nun folgt ein durch grobe Runzelung ausgezeichnetes quer-rechteckiges Feld, dessen hintere Grenze durch die hinter den Augen gelegene Hinterkopfeinschnürung gebildet wird, in der sich zugleich eine Querfurche befindet, während die Seiten durch Längsfalten unvollständig abgegrenzt sind. Dieses Runzelnfeld ist wieder eine indifferente Zone. Das hinter ihr gelegene Gebiet, welches bei starker Zurückbiegung des Kopfes in den Prothorax eingesenkt werden kann, ist in Anpassung an dieses Erfordernis und im Gegensatz zum vorigen Feld, glatt und glänzend. In diesem gularen Bezirk finden wir wieder furchenartige, tiefe Seitennähte, welche eine nach hinten trapezisch erweiterte Gula posterior einschließen. Die Seitennähte reichen nach vorn aber nicht einmal bis zur Einschnürung, sondern ungefähr bis zur Mitte zwischen dieser und der Hinterhauptöffnung. Die Vorderhälfte des glänzenden Gebietes ist also nach den Seiten überhaupt nicht abgegrenzt, muß aber im Vergleich mit den zahlreichen anderen Coleopteren mit vollständig akgegrenzter Gula in jedem Falle als gulares Feld in Betracht gezogen werden. Im Vergleich mit *Timarcha* ist also *Sagra* eine abgeleitetere Form.

Um die geschilderten Verhältnisse von *Harpium* und *Sagra*, namentlich die indifferente Zone sicher beurteilen zu können, müssen weitere Gattungen in Betracht gezogen werden.

Die Gula der Chrysomeliden ist im allgemeinen sowohl recht breit, als auch vorn breit an das Submentum angeschlossen. Während bei den Staphyliniden das Submentum oft durch seine Größe, bei den Carabiden durch Nahtknickungen ausgezeichnet ist, kommen die letzteren bei den Chrysomeliden nicht vor und hinsichtlich seiner Größe tritt das Submentum je nach den Gattungen mehr oder weniger zurück.

Bei *Chrysomela menthastri* (Fig. A, Taf. 9) ist die Gula einheitlicher Natur und vollkommen abgegrenzt, denn die Seitennähte laufen bis zu den Seiten des Submentum durch. Die Grenze zwischen Gula und Submentum wird nicht nur durch eine Querfurche und Abstufung gebildet, sondern auch (ähnlich *Leistus*) durch in zwei unregelmäßige Querreihen gestellte Borsten. Die nach oben umgeschlagenen Seitenlappen des Mentum werden durch kräftige, elastische Bänder (*b*) über den Seiten des Submentum mit diesen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

verbunden. Cardinallamellen (*clm*) treten von den Seiten des Submentum ganz nach außen heraus und umfassen die Wurzel der Cardines (*ca*), welche im Hinterende der Maxillopodenbuchten eingesenkt (*cg*) sind.

Vergleichen wir mit diesen Verhältnissen bei *Chrysomela* (die übrigens mit den schon erwähnten bei *Timarcha* fast übereinstimmen) diejenigen von *Adimonia tanaceti* (Fig. 13) und *Clythra laeviuscula* (Fig. C, Taf. 9), so lassen sich zwei interessante Folgen der schon genannten Tendenz der Kopfbewegung und Kopfverkürzung erkennen, nämlich bei beiden eine Verkürzung und Zurückdrängung des Submentum, während das Mentum bei *Adimonia* ebenfalls verkürzt ist, bei *Clythra* nur in seinem mittleren Teile. Die Seiten dagegen (Fig. C *mt*) ragen als abgerundete Lappen nach vorn und umfassen so von beiden Seiten vollständig das Labiopoden-Syncoxit. In beiden Gattungen sind also durch die Verkürzung von Mentum und Submentum auch Labio- und Maxillopoden zurückgedrängt, Da nun trotz der Verkürzung in beiden Gattungen das Submentum auch hinten durch Furche oder Naht deutlich abgegrenzt geblieben ist, so wird der große Anteil der Gula am Unterkopf offenkundig. Letztere ist auch bei *Clythra* noch rings umgrenzt geblieben, während uns Adimonia den Übergang zur indifferenten Zone vorführt. Die Tentoriumäste und Hinterhauptfurche (*t*) sind recht kurz und vor ihnen ist die Naht erloschen. Trotzdem sieht man jederseits einen blasser pigmentierten Streifen (*y*), der genau die Stelle einnimmt, wo die Naht (gemäß *Chrysomela* u. a.) zu erwarten wäre. Nach diesen Vergleichen unterliegt es keinem Zweifel mehr, daß die indifferente Zone bei *Harpium* (*idf*, Fig. 33) ganz oder größtenteils das Gebiet der Gula anterior vorstellt, zumal kleine seitliche Absetzungen (*x*) ebenfalls als Überreste verschwundener Nähte aufgefaßt werden können. Dasselbe gilt für *Sagra*, uur haben wir dort drei Abteilungen der Gula zu unterscheiden, nämlich die indifferente Zone vor der Einschnürung als Gula anterior und hinter derselben als Gula media.

Bei den meisten und namentlich den ursprünglicheren Formen der Chrysomeliden, wie *Chrysomela* und *Timarcha*, entspricht das Submentum ganz der im Vorigen gegebenen Definition. Etwas anders wird die Sachlage erst bei den derivaten Formen. Da dieselben jedoch als solche bestimmt nachweisbar sind, so ist es nicht notwendig, ihretwegen die im allgemeinen brauchbare Charakteristik

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

aufzugeben, um so weniger als sich die Abweichungen leicht verstehen lassen.

Um die allmähliche Zurückdrängung von Mentum und Submentum innerhalb der Chrysomeliden (und damit auch der Maxillo- und Labiopoden) ins rechte Licht zu rücken, hebe ich ihr Lageverhältnis zu den unteren Gelenken der Mandibeln (*g*, Fig. A—C, Taf. 9) und den Gelenkwurzeln (*cg*) der Maxillopoden hervor, wobei sich 3 Gruppen unterscheiden lassen, die nicht nur als vergleichend-morphologische zu gelten haben, sondern zugleich auch als phylogenetische Stufen:

a) Das Mentum liegt zwischen den unteren Mandibelgelenken (*mt*, Fig. A, Taf. 9), aber vor den Gelenkwurzeln (*cg*) der Cardines. Das Mentum ist

2mal so breit wie lang: *Donacia* und *Clythra*,
$2^1/_2$mal so breit wie lang: *Chrysomela* und *Orsodacna*,
3mal so breit wie lang: *Entomoscelis*.

b) Das Mentum liegt hinter den unteren Mandibelgelenken (*mt*, Fig. B, Taf. 9), aber zwischen den Gelenkwurzeln (*cg*) der Cardines.

Es ist 3mal so breit wie lang bei *Melasoma* und 4mal so breit wie lang bei *Adimonia*.

c) Das Mentum liegt weit hinter den unteren Mandibelgelenken und zugleich ist der Kopf extrem verkürzt. Im Gegensatze zu den übrigen Chrysomeliden (bei welchen die Gula wenig breiter als lang ist, oder so lang wie breit, oder länger als breit) ist die scharf abgegrenzte Gula ganz außerordentlich verkürzt, nämlich etwa 6mal so breit wie lang. Da nun das ungewöhnlich kleine Mentum von annähernd quadratischer Gestalt ist, so ergibt sich, daß zwar die Verkürzung des Unterkopfes eine Übereinstimmung mit Gruppe *b* ergibt, diese Verkürzung aber auf einem anderen Wege erreicht worden ist. Das ebenfalls recht breite und hinten sehr scharf abgegrenzte Submentum bildet ein strukturloses helles, gegen die dunkle und beborstete Gula stark abstehendes Feld. Die Cardines sind sehr quer gestreckt nach außen, unter dem äußeren Rande der Maxillopodenbuchten stark knieartig nach hinten umgeknickt und außen vom Submentum eingewurzelt: *Cassida* (*nebulosa*).

Das charakteristische, typische Verhalten des Submentums, wie es durch Fig. 28—32 zum Ausdruck gebracht wird, zeigt uns, daß es größtenteils oder wenigstens zur Hälfte sich vor einer

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Linie befindet, welche die Tiefe oder die Hinterenden der Maxillopodenbuchten oder Cardinalwurzeln verbindet. Man kann diese Linie kurz als Buchtentransversale bezeichnen. Bei den Chrysomeliden mit ihrer Tendenz zur Kopfbergung, ändert sich das insofern, als das Submentum bei den ursprünglichen Formen wie *Chrysomela* zwar noch von dieser Buchtentransversale geschnitten wird (vgl. Fig. A u. C, Taf. 9) bei den abgeleiteteren wie *Adimonia* (Fig. B, Taf. 9) und namentlich *Cassida* aber ganz hinter dieselbe gedrängt worden ist.

Bei *Harpium* (Fig. 33) wird das Submentum eben noch vorn von der Buchtentransversale geschnitten. Nachdem wir aber bei verschiedenen Chrysomeliden-Gattungen, deren Submentum hinten abgegrenzt geblieben ist, sahen, daß es trotz der Zurückdrängung sehr kurz geblieben ist, kann man folgern, daß auch bei *Harpium* das submentale Gebiet sehr kurz ist, um so mehr als zwei schwache abgekürzte Streifen (Fig. 33 *y*) als Überreste von Angelfeldlinien zu gelten haben. Somit ist jeder Zweifel ausgeschlossen, daß die indifferente Zone von *Harpium* hinter diesen abgekürzten Streifen Gula anterior ist.

e) Der Unterkopf von *Hylecoetus*.

Die vorigen Erörterungen bezeugen, daß eine zuverlässige Beurteilung der Unterkopfsternite nur möglich ist auf Grund mikroskopischer vergleichend-morphologischer Studien an zerlegten oder durchsichtigen Köpfen, während sich die bisherigen Autoren gewöhnlich auf eine Lupenbetrachtung der ganzen Tiere beschränkt oder bei Zerlegung die Organe unvollständig untersucht haben. Trotzdem kommen immer noch Fälle vor, welche sich auch bei genauester Untersuchung schwer beurteilen lassen, wenn nicht die nötigen Übergangsformen vorhanden sind. Als Beispiele einer solchen eigentümlichen Form möge noch *Hylecoetus dermestoides* F. Erwähnung finden, dessen Hals (Fig. 34 *hpl*) unten große, längliche Mikrothoraxpleurite besitzt, während am Unterkopf zwei parallele Furchen und tentoriale Leisten (*tl*) nach vorn ziehen, welche ungefähr in der Mitte zwischen der Hinterhauptöffnung und den Maxillopodenbuchten enden. Zwischen den Furchen erstreckt sich die Gula posterior, an deren Hinterrand ein wulstiges, beborstetes Doppelfeldchen (*w*) bemerklich wird. Von den tentorialen Leisten steigt jederseits eine flügelartige Tentoriumplatte ins Innere des Kopfes

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und bildet oberhalb der Vorderenden der Längsfurchen eine tentoriale Querbrücke (*ttb*). Die Labiopodenhüften sitzen auf einem annähernd quadratischen Gebilde, welches durch Zwischenhaut stark getrennt wird vom Vorderrande einer breiten indifferenten Zone, deren Seiten keine Spur von Begrenzung zeigen. Durch diesen losen Anschluß des quadratischen Gebildes kommt als Hinterrand beider Maxillopodenbuchten eine einzige Querlinie zustande. Die Angelfelder sind stark nach vorn gebogen, so daß die Angelfeldlinien genau neben der Querlinie enden. In dem quadratischen Gebilde ist natürlich das Mentum gegeben, das im Vergleich mit Gula und indifferenter Zone auffallend klein erscheint, aber ich bin zur Überzeugung gelangt, daß es sich nicht nur um das Mentum handelt, sondern um eine Verwachsung desselben mit dem Submentum, also um ein Submentomentum (Fig. 34 *mtsm*), denn es findet sich an den Seiten desselben eine kleine Einschnürung, außerdem sind nur die Seiten der Vorderhälfte nach oben umgeschlagen. Hiermit steht aber in Einklang, daß die Angelfeldlinien in der angegebenen Weise verlaufen und keinerlei Andeutung gegeben ist, daß etwa in der indifferenten Zone ein Submentum enthalten sei. Mithin ist die indifferente Zone als Gula anterior aufzufassen. Die Verwachsung zu einem Submentomentum läßt sich am ehesten durch einen Vergleich mit der im Vorigen besprochenen Gattung *Lagria* verständlich machen, wo ebenfalls das Submentum gegen die Gula frei beweglich ist.

Im Rückblick auf den Abschnitt B 2 möge ein Ausspruch Kolbe's angeführt werden, mit welchem er auf p. 95 seiner „Vergl.-morpholog. Untersuchungen" von 1901 a. a. O. den Abschnitt über die Kehle beschließt. Er sagt nämlich: „In einigen großen Zügen ergibt sich die Tatsache, daß bei den phylogenetisch tief stehenden Coleopteren die Gula groß und breit ist und die Nähte parallel sind; daß die Nähte schon in früheren Gruppen der unteren Abteilungen zusammenrücken und daß sie in der obersten Abteilung Rhynchophora zu einer einzigen Naht verschmelzen und daß selbst diese Naht verschwinden kann, z. B. bei den Brenthiden."

Meine vorigen Auseinandersetzungen haben gezeigt, daß die Verhältnisse des Unterkopfes viel verwickelter sind. Ohne hier auf die Rhynchophoren eingehen zu wollen, muß festgestellt werden, daß die Vorstellung von einem „Zusammenrücken" der Nähte einerseits nicht stichhaltig ist, während andrerseits Formen, bei welchen „die Gula groß und breit ist", ebensogut zu den primitivsten wie

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zu sehr derivaten Gattungen gehören können. Um dies zu entscheiden, kommen zahlreiche andere Verhältnisse in Betracht, namentlich aber auch das Verhalten des Submentums und der Gula anterior, die hier beide zum ersten Male vergleichend-morphologisch klargestellt worden sind.

f) Vorkommen eines Syncoxomentum bei den Lamellicornia.

Bei der erstaunlich mangelhaften Kenntnis von den Mundwerkzeugen der Käfer sind auch verschiedene eigentümliche Bildungen derselben innerhalb der Lamellicornia in ihrer vergleichend-morphogischen Bedeutung nicht erkannt worden. Als eine derselben will ich hier das Syncoxomentum hervorheben: bei einem Teile der Lamellicornia sind die Labiopodencoxite nicht nur miteinander, sondern auch mit dem Mentum zu einem einzigen großen Sclerit verwachsen. Als Beispiele nenne ich *Hoplia* und *Phyllopertha horticola*. Bei *Hoplia*, wo sich die drei Unterkopfsternite in typischer Lage befinden, ist die Gula sehr groß, durch Naht gegen das quere, viel kleinere Submentum abgesetzt. Hinter dem vordersten Drittel des Syncoxomentum sitzen die dreigliedrigen Labiopodentaster in einem dreigliedrigen taschenartigen Einschnitt, dessen Hinterrand schräg von vorn innen nach hinten außen verläuft. Dicht hinter diesem Hinterrand biegt sich der Seitenrand des mentalen Abschnittes schräg nach innen als Naht und hört ganz fein geworden unter der Tasterwurzel auf. Dieses Nahtstück ist der letzte Rest der im übrigen vollkommen verschwundenen Grenzen zwischen Coxiten und Mentum. Der nach den Seiten bauchig erweiterte mentale Abschnitt ist breiter und mehr als doppelt so lang wie das Submentum.

Phyllopertha verhält sich ganz ebenso, nur fehlen die beschriebenen Nahtreste. — Daß aber ein Syncoxomentum keineswegs für alle Lamellicornier gilt, zeigt *Geotrupes*. Die Labiopodencoxite sind nämlich bei *G. silvaticus* nicht nur ganz selbständig geblieben, sondern auch sehr weit auseinandergerückt (ähnlich *Hydrophilus*), so daß sie sich vor den abgeschwächten Vorderecken des Mentums befinden und über ihnen zur Hälfte eingesenkt sind. Über die tiefe Vorderrandausbuchtung des Mentums ragt der starke, filzig dicht behaarte Hypopharynx heraus. —

Für diese Arbeit begnüge ich mich mit dem Hinweis auf das

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Syncoxomentum und die tiefgreifenden Unterschiede im Bau der Mundwerkzeuge der Lamellicornier. Es liegt auf der Hand, daß ein genaueres Studium derselben sehr fruchtbar wäre, zumal auch im Bau der Maxillopoden beträchtliche Verschiedenheiten angetroffen werden, die von Interesse sind sowohl in vergleichend-morphologischer, als auch systematisch-phylogenetischer, als auch biologisch-physiologischer Hinsicht.

3. Frühere Auffassungen des Mentums und seiner Nachbarteile.

In der bekannten Schrift von H. Schaum „Die Bedeutung der Paraglossen“ (in: Berlin. entomol. Ztschr., 1861, p. 81—91) wird in Übereinstimmung mit verschiedenen älteren Arbeiten anderer Autoren u. a. auch das Mentum besprochen. Schaum erklärt auf p. 84: „das Kinn ist aus der Verwachsung der Cardines hervorgegangen“ und p. 85 „die Deutung des Kinnes ist dieselbe wie bei den Orthopteren, nur spricht die bedeutende Entwicklung desselben und seine Form bei Carabiden und Hydrocantharen, bei denen die Seiten desselben weit nach vorn vortreten, entschiedener als bei den Orthopteren dafür, daß neben den Cardines auch die Stipites an der Bildung desselben Teil haben“. Näher auf diese und andere ältere Untersuchungen einzugehen, hat für meine Arbeit keinen Zweck, da die älteren Autoren in die tatsächlichen Verhältnisse nicht weit genug eingedrungen sind und demgemäß von einer klaren Definition des Mentums und anderer Teile des Kopfes nicht die Rede sein kann. Das Wichtigste ist die Feststellung, daß Schaum und Andere ganz beherrscht sind von der Vorstellung, daß den „Stipetes“ und „Cardines“ der Maxillopoden entsprechende Teile unbedingt auch von der Unterlippe nebst Kinn nachgewiesen werden müßten. Diese Idee ist jedoch bis in die neueste Zeit herrschend gewesen und erst von mir bekämpft worden. Schon oben habe ich die entsprechende Äußerung Kolbe's auf p. 218 seiner „Einführung in die Kenntniß der Insekten“ angegeben.

Die Maxillopoden-Cardines, welche also den Trochantinen der Laufbeine entsprechen, haben an den Labiopoden überhaupt keine homodynamen Gegenstücke.

Es ist auch gar nicht einzusehen, weshalb den Labiopoden durchaus Trochantine zukommen sollen, sehen wir doch schon am Thorax, daß nur die Vorder- und Mittelbeine der Coleopteren Tro-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

chantine besitzen, während sie von den Hinterbeinen gar nicht bekannt sind. Außerdem kommen sie auch an den Vorder- und Mittelbeinen nicht überall vor. Wenn also schon an typischen Laufbeinen die Trochantine (= Cardines) verschwinden können, wieviel mehr muß das in Betracht kommen für die Labiopoden, welche seit Urbeginn der Insektenwelt eine von der Leistung der Laufbeine so sehr abweichende und auch im Vergleich mit den Maxillopoden eine von den Beinen noch abgewichenere Tätigkeit übernommen haben.

Mit der Forderung der Cardines für die Labiopoden ist also einerseits ein wesentlich unrichtiges Postulat aufgestellt worden, während andrerseits die sehr viel wichtigere und richtigere Frage nach den einzelnen Gliedern der Beine, namentlich aber nach dem Hüftbegriff nicht aufgestellt worden ist. Durch diese wesentlich verschiedene Behandlung der Mundgliedmaßen habe ich die vergleichende Morphologie derselben neu orientiert.

Nicht unberücksichtigt lassen möchte ich den Aufsatz von P. Deegener, „Über Bau und Stellung der Mundgliedmaßen von Hydrophilus“ (in: SB. Ges. naturf. Fr. Berlin, 1899, März, p. 44—49), in welchem er zunächst mit Recht die Ansicht von Meinert zurückweist, nach welcher die Mandibeln ein hinter den Labio- und Maxillopoden gelegenes Gliedmaßenpaar sein sollten. Die Verbindung der Mandibeln mit der Koptkapsel liegt so ausgesprochen vor den beiden anderen Paaren von Mundwerkzeugen, daß die Anschauung Meinert's nicht ernstlich weiter erörtert zu werden braucht. Im übrigen jedoch stehen die lediglich auf Embryonen von *Hydrophilus* fußenden Anschauungen Deegener's in wesentlichen Punkten auf der schon eben besprochenen Grundlage, d. h. auch er glaubt an den Labiopoden durchaus „Cardo und Stipes“ suchen zu müssen und kennt demgemäß nicht die Frage nach den Hüften. p. 46 erklärt Deegener ausdrücklich, daß „die Homologie bei den Maxillenpaaren vollkommen ist, indem der proximale Teil bei beiden als gemeinsame Anlage von Cardo und Stipes gedeutet werden muß und auch die Taster einander homolog sind.“

Die Taster im ganzen genommen sind allerdings homodynam, aber wie weit das für deren einzelne Glieder gilt, muß erst je nach den Gruppen bewiesen werden. Ebenso sind die Hüften oder Coxite im ganzen betrachtet homodynam, im einzelnen aber verhalten sie sich überaus verschieden, denn

a) die Maxillopodencoxite sind meistens in verschiedene Ab-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

schnitte zerklüftet und verwachsen bei den Coleopteren miteinander niemals, weil ihre Stellung und Tätigkeit das verhindert, aber

b) die Labiopodencoxite sind stets einheitlicher Natur, verwachsen aber sehr häufig zu einem Syncoxit.

Für *Hydrophilus* schreibt Deegener p. 48: „Es tritt eine zuerst nur schwach angedeutete, aber bald mit voller Klarheit hervortretende Querteilung ein, die das Labium in eine proximale Platte das Submentum und eine distale Platte das Mentum zerlegt. Haben wir in dem einheitlichen, ungegliederten Labium die Verschmelzungsmasse der gemeinsamen Anlage von Cardo und Stipes durch Vergleich mit den ersten Maxillen erkannt, so sehen wir jetzt Cardo und Stipes sich differenzieren und finden ganz wie bei den Orthopteren in dem Submentum die verschmolzenen Cardines, in dem Mentum die verwachsenen Stipites der ursprünglichen zweiten Maxillen wieder. Damit entspricht das Labium der Coleopteren morphologisch vollkommen dem der Orthopteren." — Dieser Versuch, durch embryologische Befunde die alte Hypothese von Schaum u. A. zu stützen, ist ganz verfehlt, vor allen Dingen schon deshalb, weil Deegener sich gar nicht auf den in erster Linie maßgebenden Zustand der entwickelten Coleopteren bezieht. Was man unter Mentum und Submentum sich bei Käfern (und Orthopteren) vorzustellen hat, hätte erst einmal durch ausgiebige vergleichend-morphologische Untersuchungen klargestellt werden müssen und dann hätte embryologische Prüfung nachfolgen können. Da aber solche Untersuchungen der Entwickelten 1898 noch nicht vorlagen, schweben die Bezeichnungen Submentum und Mentum sozusagen in der Luft.

Wenn wir aber auch von diesem mangelnden Zusammenhang mit den Entwickelten (und den Larven!) absehen wollen, dann müssen wir uns doch weiter die Frage vorlegen, wo sind denn bei Entwickelten und Larven die Zeugnisse dafür, daß das Mentum und Submentum aus zwei getrennten Gebilden, nämlich paarigen Stipites und Cardines verwachsen gedacht werden dürfen!?

Unter der großen Zahl von Coleopteren und anderen Insecten mit beißenden Mundteilen, die ich daraufhin geprüft habe, ist mir auch nicht ein einziger Fall bekannt geworden, der zur Bestätigung dienen könnte, im Gegenteil ist die überall zum Ausdruck kommende Einheitlichkeit von Mentum, Submentum und Gula ein wichtiger Beleg dafür, daß diese Gebilde, ähnlich den Sterniten des Thorax, ebenfalls nur als Sternite aufgefaßt werden können.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Daß diese beim Embryo sich aus zwei Hälften bilden können, ist gar nichts Merkwürdiges.

Schließlich möchte ich nur noch betonen, daß im Hinblick auf meine Untersuchungen über den Machiliden- und Dermapterenkopf (in: Nova Acta, 1904) die Erörterungen in dieser Arbeit gezeigt haben, daß der Unterkopf der Coleopteren durch seine Gula wesentlich abweichend gebaut ist vom Unterkopf jener.[1])

Hinsichtlich des Unterkopfes der *Hydrophilus*-Imagines mögen die folgenden Angaben zum Vergleich mit den im Vorigen behandelten Formen dienen:

Mentum, Submentum und Gula sind bei *Hydrophilus piceus* scharf voneinander getrennt und an allen dreien ist von einer Mediannaht keine Spur zu sehen. Die quer rechteckigen Mentum und Submentum sind gelenkig gegeneinander drehbar. Das Mentum ist vorn jederseits schräg abgerundet-abgestutzt. Vor den Abstutzungen sitzen die durch eine geteilte, vorn und oben bürstenartig dicht beborstete Prälingua ungewöhnlich weit getrennten und verhältlich kleinen Coxite der Labiopoden und sind teilweise über dem Mentum ins Innere eingesenkt. Submentum von typischer Lage und etwa so groß wie das Mentum. Die Gula grenzt nur an das mittlere Drittel des Submentum und ist durch Naht von ihm geschieden. Die Seitennähte der Gula treffen senkrecht auf den Hinterrand des Submentum, so daß ungefähr rechtwinklige Nahtknickungen gebildet werden. Nach hinten zu laufen die Seitennähte der Gula etwa bis zu deren Mitte parallel, dann aber biegen sie im Bogen stark auseinander. Demgemäß ist die Vorderhälfte der Gula viereckig, die Hinterhälfte dreieckig und hinten fast dreimal so breit wie die Vorderhälfte. Über den gularen Seitennähten ziehen starke tentoriale Bänder.

In der Jena. Ztschr. Naturw., 1902, p. 207—228 erschien eine Arbeit von O. Kadić, „Studien über das Labium der Coleopteren", in welcher an der Hand einer beigegebenen Tafel die unteren Mundwerkzeuge von *Periplaneta* und *Necrophorus* verglichen werden. — Wenn Kadić auch in einigen Punkten von seinen Vorgängern erheblich abweicht, so stimmt er doch insofern mit denselben grundsätzlich überein, als auch er von den Begriffen, wie z. B. Squama

1) Die Ansicht von Heymons, wonach der Hypopharynx „von den Sterniten der Mundgliedmaßensegmente" abstammen soll, muß ich natürlich, soweit das Labio- und Maxillopodensegment in Betracht kommen, jetzt, wie schon früher, ablehnen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

palpigera und Mentum, die erst erklärt werden sollen, d. h. in einen viel weiteren Vorstellungskreis eingeordnet werden, bereits ausgeht! Es kann aber in diesen Studien von Kadić nicht nur aus dem eben genannten allgemeinen Grunde kein Fortschritt erblickt werden, sondern es zeigt sich auch im besonderen, daß die vorhandene Unklarheit nur noch vermehrt worden ist, so in der Ganglbauer u. A. gegenüber an ganz verkehrter Stelle einsetzenden Kritik.

Aus den für *Carabus* beigebrachten Textfigg. 1 u. 2 auf p. 219 und 220 möge man entnehmen, daß Kadić hinsichtlich der Glossa und Squamae palpigerae mit Ganglbauer u. A. übereinstimmt, während er das von Ganglbauer bereits ganz richtig als Mentum bezeichnete Sclerit umtauft in „Vorderplatte", der er das nachfolgende Sternit als „Submentalplatte" gegenüberstellt, „Vorderplatte" + „Submentalplatte" aber „Submentum" nennt. Schon die Unterscheidung von „Submentum" und „Submentalplatte" als Totum und Pars ist verwirrend. Für die Auffassung der Sklerite im allgemeinen ist es bezeichnend, daß Kadić bei *Necrophorus* als „durchscheinende Platte" „*Dchpl*" die Haut bezeichnet, welche das Mentum mit den Labiopodencoxiten verbindet. Wer nämlich eine solche Zwischenhaut „Platte" nennt, hat weder die allgemeinen morphologischen Eigenschaften der „Platten" oder Sclerite erkannt, noch die physiologische Bedeutung dieser Zwischenhaut.

Auf die Frage, was man allgemein vergleichend-morphologisch unter Mentum sich vorzustellen hat, ist Kadić überhaupt nicht eingegangen, er erklärt auf p. 212 für *Periplaneta* ganz einfach, „ich beschränke die Bezeichnung Mentum auf den Tragapparat der Labialanhänge, an dem man eine unpaare Basis und zwei Paar davon ausgehende Anhänge unterscheiden kann". Die Gründe, welche er hierfür anführt, sind lediglich auf Besonderheiten bestimmter Formen zu beziehen und haben keine allgemeine Bedeutung. Kadić gelangt also dahin, daß er einerseits Teile der Labiopodencoxite von *Periplaneta* als Mentum erklärt, andrerseits ein häutiges Stück des Vorderhypopharynx von *Necrophorus*.

Der Grundfehler von Kadić, aus welchem in letzter Linie alle übrigen hervorgegangen sind, liegt darin, daß er bei *Periplaneta* zweierlei Gebilde „Mentum" und „Squama palpigera" als wesentlich verschiedene, auseinandergehalten hat, während es sich in Wirklichkeit um ganz einheitliche Organe handelt.

In fig. 1 u. 2 der tab. 12 hat es Kadić so dargestellt, als wenn die Labiopodencoxite nicht nur jederseits in zwei Teile scharf

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

abgesetzt wären, sondern auch durch medianen Zusammenhang ein unpaares Gebilde vorstellten. Tatsächlich sind aber bei unseren Blattiden die angeblichen „Squamae palpigerae“ nichts anderes als die umgebogenen Teile des angeblichen „Mentum“ die ohne jede Grenze in dasselbe übergehen. Außerdem zeigen aber gerade bei den Blattiden die Labiopodencoxite diese ihre wahre Natur auch dadurch sehr überzeugend an, daß sie sich bei der Präparation in der Mediane mit Leichtigkeit voneinander abheben lassen. Die äußeren Coxomerite von *Periplaneta* betrachtete Kadić fälschlich als Paraglossen und gelangte dadurch zu einer irrigen Homologisierung mit denen der Käfer, während er die völlig voneinander getrennten inneren Coxomerite von *Periplaneta* ebenso irrtümlich mit der völlig einheitlichen „Glossa“ von *Necrophorus* identifizierte.

Nach meinen Darlegungen sind also die Labiopoden-Coxomerite der Blattiden bei den Coleopteren rückgebildet, während der Hypopharynx stärker ausgestaltet worden ist.

4. Der Unterkopf bei den Larven und die allgemeine, vergleichend-morphologische und phylogenetische Beurteilung derselben.

a) Allgemeine Beurteilung der Larven.

Wenn schon die vergleichend-morphologische Kenntnis der Coleopteren-Imagines sehr bedeutende Lücken aufweist, so gilt das in noch viel höherem Maße für die Larven. In zahllosen Schriften ist von den Larven einzelner Formen die Rede gewesen, aber äußerst spärlich findet man Arbeiten zusammenfassender oder allgemeinerer Natur. Wo aber im allgemeineren von Käferlarven die Rede ist, haben die Autoren oft entweder nicht die genügenden Spezialkenntnisse, oder sie stützen sich lediglich auf einige gewiegte Kenner wie namentlich Schiödte, dessen klassisches Werk immer noch unerreicht dasteht, mag es auch, wie wir noch sehen werden, im einzelnen nicht immer ganz ausreichend sein.

Um den Unterkopf der Larven vergleichend zu prüfen und mit den vorbesprochenen Verhältnissen bei den Imagines in Einklang zu bringen, bedarf es zunächst einer allgemeinen Besprechung über die vergleichend-morphologisch-phylogenetische Beurteilung der Larven.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

In seinen schon mehrfach herangezogenen Vergl.-morphol. Untersuchungen von Coleopteren" 1901 hat auch Kolbe auf p. 120 u. 121 die Larven kurz berührt, ist aber leider nur auf die „Fußbildung" derselben eingegangen. Dem von ihm im Anschluß an andere Forscher aufgestellten Satz: „Je ähnlicher sich die verschiedenen Altersstadien des Individuums sehen, um so tiefer ist im Allgemeinen ihre phylogenetische Stellung", kann durchaus unterschrieben werden, vorausgesetzt, daß derivate Formen mit beißend-saugenden Mundteilen außer Betracht bleiben. Umgekehrt ausgedrückt, läßt sich also die sekundär mehr und mehr heteromorphe Entwicklung der Insecten also beurteilen, daß je verschiedenartiger die Lebensweise der Larven und Entwickelten geworden ist, eine um so abweichendere Gestaltung die Entwicklungsstufen einer bestimmten Art erfahren haben. Mit der vermehrten Heterobiologie wurde die Heteromorphologie gesteigert. Gesteigerte Heteromorphologie bedeutet aber vergrößerten Abstand von den homomorphen Urformen.

Da, wie Kolbe hervorhebt, „das Bein der meisten Coleopterenlarven aus 4, das der Adephagenlarven aus 5 Gliedern besteht", so „steht durch diese Organisation bei den Adephagen die Larve der Imago näher als bei allen übrigen Coleopteren". Dies ist an und für sich durchaus richtig, da ich jedoch 1903 im 4. und 5. meiner Aufsätze „Über Tracheaten-Beine", Chilopoda und Hexapoda (in: Nova Acta, Vol. 81, No. 4, namentlich auf p. 149—153) nachgewiesen habe, daß bei den Heterophagen-Larven ein Tarsungulum vorliegt, d. h. eine Verwachsung von Klaue und Tarsus, so ist dieser Larvengegensatz nicht so erheblich, wie es zunächst den Anschein hat. Jedenfalls handelt es sich bei den Käferlarven um zahlreiche Organisationsunterschiede, die ganz wesentlich bedeutsamer sind als jener Gegensatz hinsichtlich des Verhaltens der Tarsen. Nur wegen dieses Tarsengegensatzes kann man unmöglich der Meinung beipflichten, daß „die adephagen Coleopteren durch die Larven eine tiefere Organisationsstufe darstellen als die übrigen Coleopteren", im Gegenteil werden wir im Folgenden sehen, daß die *Carabus*-Larven (und auch andere Carabiden-Larven) sehr wichtige derivate Charaktere besitzen im Gegensatz zu manchen Larven von Heterophagen.

Was nun die allgemeine Gestaltung der Käferlarven betrifft, so ergibt sich als notwendige Folge der vorgenannten Grundsätze, daß je mehr die Beine verkümmert und je mehr die Sclerite

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

des Körpers durch zarte Haut ersetzt worden sind (beide Erscheinungen Folgen des Lebens in abgeschlossenen Räumen, wie z. B. bei den Larven von *Balaninus* in Früchten), um so größer der Abstand von den Imagines geworden ist. Die allgemeine Gestaltung allein genügt jedoch für die vergleichend-morphologisch-phylogenetische Beurteilung der Larven bei weitem nicht, sondern es müssen alle einzelnen Organe vergleichend behandelt werden und hier gebührt den Mundwerkzeugen wie überhaupt der Gestaltung des Kopfes eine um so entscheidendere Rolle, als das im Vergleich mit den Imagines viel einfacher gebaute Abdomen weniger Anhaltspunkte abgibt und Ähnliches auch für den Thorax gilt.

Die Larven der Holometabola sind oft genug als „Anpassungsformen" gekennzeichnet worden und es unterliegt auch keinem Zweifel, daß das für die Larven der Dipteren und Hymenopteren ganz entschieden zutreffend ist; dasselbe gilt für die fußlosen „Maden" der Coleopteren und alle ihnen mehr oder weniger ähnlichen mit verkümmerten Beinen und weichem, verhäutetem Hautskelet. Dagegen gibt es zahlreiche andere Coleopteren-Gruppen, deren Larven durchaus nicht ohne weiteres als „Anpassungsformen" bezeichnet werden können, die vielmehr eines sorgfältigen vergleichenden Studiums bedürfen, um festzustellen, ob und wieweit solche Auffassung für sie Berechtigung hat.

„Anpassungsformen" heißt doch nichts anderes als Gestalten, deren Beschaffenheit sie für eine besondere Lebensweise besonders geeignet macht und zwar für eine von der der Imagines erheblich abweichende. Die Imagines sind aber den Larven gegenüber ebensogut „Anpassungsformen". Es würde sich also schließlich fragen, welche Lebensweise die ursprüngliche ist. Hierüber kann aber für eine weiter ausgreifende Phylogenie nichts festgestellt werden, da sich die Lebensweise irgendeiner Gruppe in großen Zeiträumen zu wiederholten Malen mehr oder weniger geändert haben kann. Um also über ursprüngliche und abgeleitete Charaktere einen Aufschluß zu gewinnen, müssen sowohl Larven als auch Imagines durch vergleichende Untersuchungen analysiert werden.

Soviel steht aber bei einer auch nur oberflächlichen Musterung der Käferlarven im allgemeinen fest, daß sie für eine Ableitung der ursprünglicheren Organisationscharaktere der Coleopteren einerseits im allgemeinen und andrerseits für die einzelnen Familien ebenso sehr in Betracht kommen wie die Imagines.

Wie aber primitive Charaktere sowohl aus den Larven als auch

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

aus den Imagines zu entnehmen sind, mögen einige Beispiele kurz andeuten:

Im Zoolog. Anz., 1916, No. 9 u. 10 habe ich in meinem Aufsatz über „Vergl. Morphol. des 1.—4. Abdominalsternites der Coleopteren und Beziehungen des Metathorax zu denselben" gezeigt, in welcher verschiedenen Weise Thorax und Abdomen aneinander angepaßt sind und die hauptsächlichsten phylogenetischen Stufen der Anpassung des Abdomens hervorgehoben. Insbesondere kommt hier in Betracht, daß das 1. Abdominalsternit als solches bei den Imagines nur in sehr seltenen Fällen erhalten geblieben ist, während meistens das 2. und 3. Sternit mehr oder weniger umgewandelt worden sind. Im größten Gegensatze dazu haben die Larven (soweit sie überhaupt deutliche Sternite besitzen) allgemein das 1. Sternit beibehalten und von einer Umwandlung des 2. und 3. Sternits ist überhaupt nicht die Rede. Es zeigt sich somit aufs deutlichste, daß die Larven in der sternalen Abdominalbasis einen sehr viel primitiveren Zustand bewahrt haben als die Imagines.

Die meisten Rumpftergite haben bei zahlreichen Larven, z. B. denen der Carabiden und Silphiden, eine einfache ziemlich homomorphe Beschaffenheit bewahrt, die sich an Zustände niederer Insectenformen eng anschließt. Die Tergite der Imagines dagegen sind von höchst derivatem Gepräge, am Thorax im Zusammenhang mit den Flügeln und deren Muskulatur, weitgehend ausgestaltet und am Abdomen stets mehr oder weniger an Flügeln und Elytren angepaßt, abgesehen von der ausgiebigen Beeinflussung durch die Genitalorgane. Wenn ferner die larvalen Pseudocerci auf echte Cerci beziehbar sind, dann haben sie bei zahlreichen Larven, wo sie sogar noch gegliedert auftreten, einen überraschend primitiven Charakter bewahrt. Bei den Imagines dagegen treten überhaupt keine Cerci oder Pseudocerci auf. In allen diesen Merkmalen zeigen somit die Larven eine Organisation, welche derjenigen niederer ametaboler oder hemimetaboler Insecten viel näher steht als derjenigen ihrer eigenen Imagines.

Als ein Beispiel für das Umgekehrte, d. h. für einen Fall, in welchem die Imagines einen primitiveren Bau aufweisen, nenne ich das 10. Abdominalsegment derjenigen Formen, bei welchen es aus einem den After von obenher schützenden, halbmuschelförmigen Tergit besteht, während es bei den Larven sehr häufig ein geschlossenes, das Rectumhinterende umfassendes Rohr bildet, an

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dessen Hinterende verschiedenartige Analschläuche hervorgestülpt werden können.

Aus der Beurteilung dieser und anderer Organisationsverhältnisse, z. B. auch der Antennen, ist aber der Schluß zu ziehen, daß mindestens die primitiveren Coleopteren-Larven durchschnittlich eine ursprünglichere Beschaffenheit bewahrt haben als die Imagines. Es war somit eine überstürzte Verallgemeinerung, wenn die Larven aller Holometabolen als „Anpassungsformen" bezeichnet wurden in dem Sinne, daß sie notwendig abgeleiteter sein müßten als die Imagines. Es gibt eben eine ganze Reihe von Käfer-Familien, deren Larven mehr oder weniger weitgehende primitive Zustände bewahrt haben.

Blattoider Larventypus: Auf die Frage, welche Käfer-Larven als die ursprünglichsten zu betrachten seien, läßt sich nicht ohne weiteres mit einer bestimmten Gattung antworten, aber soviel ist gewiß, daß wenn man von einem primitiven Larventypus sprechen will, als solcher nur der assel- oder blattoide in Betracht kommen kann, d. h. Formen mit großen, kräftigen und breiten Tergiten, welche an den Seiten in Paratergite ausgezogen sind und dadurch jenen für Bodenkerfe so vorteilhaften Schutztypus hervorrufen, den wir auch bei Isopoden, Diplopoden, Blattodeen und anderen antreffen. Es ist zweifellos ein Zeugnis für die ursprünglich reichlichere Vertretung des blattoiden Larventypus, wenn wir ihn bei einer Anzahl verwandtschaftlich weit voneinander abstehender Larvenformen antreffen und zwar bei Lampyriden, Silphiden, Parniden und Carabiden.

Nachdem sich die Coleopteren-Larven gerade in ihrer Rumpfgliederung als besonders primitiv herausgestellt haben, ist es von besonderem Werte, den Bau des Kopfes an einigen Gattungen näher ins Auge zu fassen, um zu sehen, wieweit hier dieselben Verhältnisse herrschen, d. h. festzustellen, ob die Bestandteile des Kopfes der Larven dem vorigen entsprechen. Die Beurteilung der Mundwerkzeuge ist aber um so wichtiger, als die Larven die von der Nahrungsaufnahme beherrschten Stufen bilden und sie von dieser, im Gegensatze zu den anderen Erscheinungen der Art, gänzlich in Anspruch genommen werden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

b) Die Larvenköpfe von Carabiden, *Silpha* und *Staphylinus*.

1. Carabiden-Larvenköpfe.

Im Kapitel 1 d ist schon bei Gelegenheit der Erörterung der Mundwerkzeuge der *Carabus*-Larven die Rede davon gewesen, daß bisher die Homologie zwischen den Organen der Larven und der Imagines nicht überall klargestellt worden ist. Diesem Mangel suchte ich in einigen Punkten abzuhelfen. Eine zweifelsfreie Homologie ist natürlich die notwendige Vorbedingung um Larven und Imagines mit Erfolg in Vergleich setzen zu können. Es handelt sich jedoch nicht nur um die Homologien, sondern auch um Unterschiede zwischen Larven und Imagines, die bisher nicht gebührend gewürdigt und in ihrer Bedeutung nicht erkannt worden sind.

Aus meinen Mitteilungen im Kapitel 1 d ergibt sich, daß die Maxillopoden der *Carabus*-Larven nicht nur viel einfacher gebaute Coxite und Coxomerite besitzen, sondern auch mit dem Kopfe in einer wesentlich abweichenden Weise verbunden, nämlich nur mittels der Cardines verwachsen sind. In Kapitel 1 b und im Abschnitt 2 ist von den Maxillopodenbuchten und Angelfeldern der Imagines die Rede gewesen. Da diese Eigentümlichkeiten des imaginalen Kopfes sich nicht nur bei der weitaus größten Masse der Käfer vorfinden, sondern auch bei zahlreichen ametabolen und hemimetabolen Insecten (wie man z. B. aus meiner erwähnten Arbeit in den Nova Acta 1904 entnehmen kann), so kann kein Zweifel darüber bestehen, daß die Verbindungsweise der Maxillopoden mit dem Kopfe bei den Carabiden-Larven eine Anpassungserscheinung ist, d. h. eine derivate Umbildung im Sinne der unter 1 d angegebenen abweichenden Betätigung der Mundwerkzeuge. Das derivate Verhalten der Carabiden-Larven zeigt sich also

1. darin, daß die Maxillopoden-Coxite (Fig. 23 *co*) innen ganz vom Kopfe losgelöst, nur noch vermittelst der Angeln mit ihm verbunden sind;

2. die Angeln (*ca*) nicht in Maxillopodenbuchten eingewurzelt sind, sondern am geraden Vordergrund der unteren Kopfkapsel eingelenkt. Sie sind ringartig verkürzt und ihre Grundgelenke liegen zwischen den unteren Mandibelgelenken, d. h. weil die Mandibeln im Vergleich mit den Imagines viel weiter zurückliegen, sind die Maxillopodenbuchten verloren gegangen;

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

3. kommt als derivater Charakter das Syncoxit der Labiopoden in Betracht, da ja die Imagines freie Hüften bewahrt haben und

4. das Fehlen von Mentum, Submentum und Gula, während die Hälften der unteren Kopfkapsel in einer langen Mediannaht (*md*) zusammenstoßen. — Die Einfachheit der Maxillopoden-Coxite muß ebenfalls als abgeleitet betrachtet werden, weil sich, wie wir gesehen haben (1 d), Spuren der imaginalen Bestandteile der Coxite nachweisen lassen.

Anders dagegen steht es mit den Coxomeriten, d. h. es kann gefolgert werden, daß diese höchst einfachen „Laden", welche zudem eine primäre, entschieden endständige Stellung innehaben, trotz der innerhalb der Käferlarven zu verfolgenden Verkümmerung der inneren derselben, in ihrer im Vergleich mit den Imagines nicht nur viel einfacheren Beschaffenheit, sondern vor allem auch schärferen Absetzung einen ursprünglicheren Zustand der Vorfahren konserviert haben, durch welchen sie den Urformen der Coxomerite, den primären Coxalorganen ähnlicher erscheinen.

Die bisher besprochenen Eigentümlichkeiten des Kopfes der *Carabus*-Larven betreffen teils derivate Umbildungen, teils Vereinfachungen. Beide Erscheinungen sind aber auch am Oberkopfe ersichtlich, denn es ist nicht nur das Labrum vollkommen unterdrückt, sondern auch der ganze Vorderkopf, welcher vor der Y-förmigen Naht liegt, also Frons + Clypeus ist sekundär zu einem einheitlichen Clypeofrons verwachsen. Die denselben hinten abgrenzende Naht endigt vorn jederseits hinter dem oberen Mandibularhöcker, d. h. einer kleinen Halbkugel am Außenrand des Clypeofrons, um welche sich die Mandibel dreht. Wenn die Verschmelzung des Clypeofrons als eine Vereinfachung zu gelten hat, welche ebenso wie der Wegfall des Labrum als eine Anpassung an die im Vergleich mit den Imagines einförmigere Betätigung der Mundwerkzeuge aufgefaßt werden kann, dann ist die Umbildung des Hinterkopfes, welche teils in der extrem kurzen, oberen Sagittalnaht, teils in der ungewöhnlich langen unteren zum Ausdruck kommt, eine Anpassung an die allgemeine Betätigung des Larvenkopfes. Dieser dient nämlich, sowohl um die Beutetiere von unten her zu packen, als auch um beim Wühlen in der Erde ähnlich einem Spaten benutzt zu werden, in seinem demgemäß abgeplatteten Zustand als ein Stemmorgan. Daher ist auch die Haltung des Kopfes der Larven von *Carabus* und vielen anderen Carabiden eine von den Imagines

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sehr abweichende. Während letztere den Kopf nach vorn und unten gebogen tragen, wird er bei den Larven mehr nach vorn und bei Betätigung nach vorn und oben gerichtet. Dieser Krümmung nach oben entspricht die geschilderte Beschaffenheit des larvalen Hinterkopfes.

Wenn es auch nicht in meiner Absicht liegt, auf eine größere Reihe von Larven anderer Carabiden-Gattungen einzugehen, so will ich doch einige, die ich genauer untersucht habe, heranziehen, um zu zeigen, daß *Carabus* unter den Carabiden auch nach den Larven eher eine derivate als eine primäre Stellung einnimmt. An zwei Merkmalen des Kopfes macht sich das besonders auffallend bemerklich, nämlich einmal an der schon erwähnten und übrigens auch für die *Calosoma*-Larven gültigen extremen Kürze der oberen Mediannaht der Kopfkapsel. Während dieselbe bei *Nebria* mehr als die Hälfte der Länge der beiden seitlichen Nähte des Clypeofrons erreicht und damit ein primäres Verhalten anzeigt, erreicht sie bei *Pterostichus* noch mehr als $^1/_3$, bei *Platynus* ungefähr $^1/_3$, bei *Abax* aber nur noch $^1/_6$ der seitlichen Nähte. Ein noch extremeres Verhalten als *Carabus* und *Calosoma* findet sich bei der *Licinus*-Larve, denn ihr Clypeofrons bildet ein längliches Viereck, dessen Seitennähte nach hinten nur wenig zusammenneigen und reicht mit diesen bis zum Hinterrand des Kopfes. Während sich also bei *Carabus* die oberen Teile der Kopfkapsel in großen dreieckigen Lappen hinter dem Clypeofrons eben noch in einem medianen Punkt berühren (bei den meisten Carabiden-Larven also auf mehr oder weniger ausgedehnter Strecke mit Sagittalnaht), sind bei *Licinus* die dreieckigen Lappen vollständig verdrängt worden.

Das andere Merkmal betrifft die Verbindung der larvalen Cardines mit der Kopfkapsel. Als gewöhnliches Verhalten, für welches ich *Pterostichus*, *Abax*, *Platynus*, *Nebria* und *Licinus* namhaft mache, hat dasjenige zu gelten, bei welchem die Basen der Cardines mit kleinen Zapfen in ein Gelenkgrübchen am Vorderrand der Kopfkapsel eingreifen. Bei *Carabus* dagegen ragt der letztere in den schon beschriebenen Fortsatz (*z*, Fig. 23) jederseits nach vorn heraus und die Cardines sind durch Bänder mit diesem Fortsatz verknüpft.

Die Gattung *Licinus* verdient besonders hervorgehoben zu werden, weil sie sich hinsichtlich der unteren Kopfkapsel nicht minder abweichend verhält wie in bezug auf die soeben geschilderte obere.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Während nämlich bei allen andern von mir untersuchten Carabiden-Larven die unteren Hälften der Kopfkapsel in einer langen Mediannaht zusammenstoßen (*md*, Fig. 23), fehlt eine solche bei *Licinus* vollständig. Diesem Gegensatze entspricht aber ein zweiter, welcher das Tentorium betrifft. Bei *Carabus* und den übrigen genannten Gattungen ist nämlich das Tentorium etwas vor der Mitte der unteren Mediannaht paramedian dicht neben ihr angewachsen an die Kopfkapsel und diese beiden Stellen machen sich auch äußerlich als zwei bräunliche Fleckchen bemerkbar. Von diesen tentorialen Ansatzstellen gehen zwei schmale lange Tentoriumäste ins Kopfinnere ab. Bei *Licinus* ist also auch von diesen tentorialen Ästen mit paramedianen Ansatzstellen nichts zu sehen, vielmehr besitzt der Unterkopf ein großes, zerstreut beborstetes und völlig einheitliches Dreieckfeld, das von zwei seitlichen Nähten ein- und abgeschlossen wird, während im Innern tentoriale Bänder den Nähten entlang ziehen. Dieses Dreieckfeld endigt vorn breit aber ohne deutlichen Rand hinter dem häutigen Feld, durch welches es vom Labiopoden-Syncoxit getrennt wird, und läuft nach hinten allmählich spitz aus. Da das Hinterende bis zur Hinterhauptöffnung reicht, fehlt die Mediannaht vollständig.

Es liegt auf der Hand, daß dieser *Licinus*-Unterkopf weit mehr als der der übrigen Carabiden-Larven an die beschriebenen Unterkopfverhältnisse der Imagines erinnert und jedenfalls (im Gegensatz zum Oberkopf) uns ein primitiveres Verhalten vorführt. Wenn sich auch die Vermutung aussprechen läßt, daß das Dreieckfeld als ein Submentomentum aufzufassen sei, so werden wir darüber doch erst durch den Vergleich mit andern Coleopteren-Larven Gewißheit erlangen können.

Licinus ist übrigens keineswegs die einzige Carabiden-Gattung mit einem von zwei Nähten abgegrenzten Unterkopfsternit, sondern nach Schiödte's hübschen Tafeln (in: Naturhist. Tidsskr., Vol. 1867 u. 1872) finden sich ähnliche Verhältnisse auch bei *Loricera*, *Badister* und *Panagaeus*. Seine fig. 1 auf tab. 3, 1872 für *Badister* spricht ebenfalls für die Submentomentum-Auffassung. Eine vermittelnde Rolle scheint *Omophron* zu spielen, doch kann ich mir ohne eigene Prüfung darüber, nach Schiödte's Abbildung kein sicheres Urteil bilden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

2. Der Larvenkopf von *Silpha*.

Die primitive Stellung der Gattung *Silpha* habe ich 1916 (in: Z. wiss. Zool.) schon hinsichtlich einiger imaginaler Charaktere besprochen. Da ferner die Larven den im Vorigen erörterten blattoiden Typus in besonders schöner und bei einigen Arten, wie z. B. *Silpha obscura* in ausgeprägtester Weise verwirklicht zeigen, so ist es um so bedeutsamer, daß sich auch im Bau des Larvenkopfes sehr wichtige primäre Organisationsverhältnisse erhalten haben.

Außer den Larven von *Silpha atrata* und *obscura* nenne ich diejenige von *rugosa*, welche eingehend von mir untersucht wurden. Die besten Mitteilungen über *Silpha*-Larven sind noch immer diejenigen von Schiödte, welcher in seinem Werk „De Metamorphosi Eleutheratorum Observationes" (in: Naturhist. Tidsskr., 1862, tab. 9) gerade die durch scharf ausgeprägte morphologische Elemente ausgezeichneten Larven der *Silpha rugosa* durch fig. 1—14 erläutert hat. Seine Angaben werden im Folgenden in einigen Punkten ergänzt oder berichtigt.

Ein sehr wichtiges primäres Verhalten der Larven nicht nur von *Silpha*, sondern offenbar von allen Silphiden s. lat. nach den Abbildungen Schiödte's nämlich auch von *Necrophorus*, *Choleva*, *Anisotoma* und *Agathidium* besteht darin, daß die vorderen Maxillopoden ganz dem Typus der Imagines entsprechend eingelenkt sind, also muschelartige Cardines und Maxillopodenbuchten besitzen, während demgemäß auch die unteren mandibularen Gelenke sich weit vor den Wurzeln der Cardines befinden. Dementsprechend besteht auch, ganz wie bei den Imagines, eine breite häutige und muskulöse, direkte Verbindung (*i*, Fig. 35) zwischen den Maxillopoden-Coxiten und dem Kopfe.

Diese Verhältnisse sind zwar schon in der Hauptsache von Schiödte in seinen Tafeln von 1862 ganz richtig dargestellt worden, aber ihre grundlegende Bedeutung ist bisher nicht erkannt worden, wenigstens habe ich nirgends ein Anzeichen davon in der späteren Literatur finden können.

Über den Larvenkopf der *Silpha rugosa* sei Folgendes mitgeteilt:

In fig. 3 seiner tab. 9 stellt es Schiödte so dar, als wenn die Cardines aus drei scharf getrennten Stücken beständen. Dies ist jedoch ein Irrtum, die Angeln sind vielmehr ganz einheitlicher

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Natur, enthalten aber (ähnlich vielen entwickelten Käfern) zum Ansatz der Muskeln dienende innere Leisten, welche eine annähernd Y-förmige Verästelung bilden (*ca*, Fig. 35). Ein vorderer Ast geht zum inneren Gelenk mit dem Coxit, ein hinterer zum Grundgelenk (*g*) der Cardo, ein äußerer endigt an der äußeren Cardowölbung, wo diese infolgedessen eine leichte Einschnürung erhält.

Die Coxite sind zwar nicht in die drei imaginalen Abschnitte zerklüftet, aber es sind dennoch wichtige Abgrenzungen gegeben, so daß sich ein Exocoxit von einem mit den Coxomeriten verwachsenen Endocoxit unterscheiden läßt. Auf der Unterfläche der Coxite zieht eine feine Schrägnaht (*su*) vom Grund des Tasters gegen das innere Grundgelenk mit der Cardo, wodurch Endo- und Exocoxit gegeneinander abgesetzt werden.

Das Exocoxit (das als mit einem Basocoxit verschmolzen zu betrachten ist) besteht aus einem dreieckigen Feld unten, während ein zweites etwas kleineres Dreieck (dessen innerer Rand durch die punktierte Linie u angezeigt wird) nach der Oberfläche des Coxit übergreift. Unten ist zwischen Endocoxit und Coxomeriten keine Grenze gegeben aber oben finden sich nur die Coxomerite deren Rand (*m*) stumpfwinklig geknickt ist und neben dem Tastergrund endigt. Zwischen diesem Rand und dem oberen Dreieck des Exocoxit erstreckt sich ein weites häutiges Feld, welches oben mehr als ein Drittel der Coxitwandung ausmacht.

Die beiden Coxomerite sind nur wenig gegeneinander abgesetzt, das äußere trägt nur einen Haarbüschel (*come*), während das innere (*comi*) verwickelter gebaut ist. Die Darstellungen, welche Schiödte vom inneren Coxomerit gegeben hat (fig. 9—11 seiner tab. 9) sind nicht ganz zutreffend, deshalb verweise ich auf meine Fig. 35 u. 36. Gegen den Grenzeinschnitt beider Coxomerite ragt ein abgerundeter Zapfen heraus, während der weitere Innenrand nach innen abgeschrägt ist und durch kleine Einbuchtungen in Lappen und Zähnchen zerteilt. Hinter dem Rande sind in Gruben 8 dicke Stäbchen eingesenkt, 4 kürzere und 4 längere. Die 4gliedrigen Taster bieten nichts Besonderes. Zwischen den beiden Maxillopoden-Coxiten und ihren Cardines sind jederseits breite Häute ausgedehnt, welche bei der weitesten Auswärtsdrehung jener angespannt werden! Zwischen diesen Häuten aber treffen wir zwei Sternite, die sich nach den im Abschnitt B 2 gegebenen Erklärungen, d. h. im Anschluß an die Vorkommnisse bei den Imagines, mit aller Bestimmtheit als Mentum und Sub-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mentum erkennen lassen. Jedes dieser beiden, einige Tastborsten tragenden Sternite ist allseitig scharf umgrenzt, und voneinander werden sie durch ein kurzes häutiges Feld (*h*) geschieden, vor welchem das Mentum (*mt*) in der Mitte seines Hinterrandes innen wulstig quer verdickt ist (*w*). Schiödte hat es (in seinen fig. 3 u. 18) so dargestellt, als wenn das Gebiet *h* ein selbständiger Abschnitt wäre. Seine runzlige strukturlose Beschaffenheit und der Mangel an Tastborsten, Porenkanälen und Pigmentierung zeigt aber, daß es sich nur um eine Zwischenhaut handelt.

Die Labiopoden sitzen nach Schiödte's fig. 3, 12 u. 18 seiner tab. 9 auf einem einheitlichen Grundstück, es handelt sich also um 2gliedrige Taster auf einem Syncoxit. Wenn auch eine Verwachsung der Coxite deutlich genug zu erkennen ist und nicht einmal Mediannähte bemerkt werden, so kommt ihre ursprüngliche Selbständigkeit doch noch in der getrennten Verteilung des Pigmentes (*co*, Fig. 35) zum Ausdruck.

Wenn auch die Beschaffenheit der Maxillopoden und ihre Beziehungen mit den Nachbarorganen eine weitgehende Übereinstimmung mit imaginalen Verhältnissen bekunden, so bleibt doch ein auffallender Unterschied im Fehlen der Gula und demgemäß sind die Wurzelgelenke (*g*) der Cardines außerordentlich nahe an die Hinterhauptöffnung gerückt, d. h. es findet sich zwischen dieser und den Maxillopodenbuchten nur noch eine schmale Brücke (*p*). Der Rand derselben hinter dem Submentum, innen von dem cardinalen Wurzelgelenk ist leistenartig verdickt (*l*), hinter der Leiste aber ist jederseits die quere Anwachsungsstelle eines starken tentorialen Bandes zu finden.

Auch der Oberkopf bezeugt insofern die primitive Stellung der *Silpha*-Larven als sich an ihm alle wesentlichen Abschnitte unterscheiden lassen, nämlich eine große, breite, weit vorragende Oberlippe (*la*, Fig. 37), Clypeus, Frons und Vertex. Eine deutliche Quernaht scheidet die am Vorderrand fein gezähnelte Oberlippe, deren dreieckige Seitenteile mehr häutig sind, vom Clypeus. Schiödte gibt in seiner fig. 2 die Grenze zwischen Clypeus und Frons als vollständig durchlaufend an, was ich nicht bestätigen kann, vielmehr bleibt reichlich das mittlere Drittel ohne Grenze. Die seitlichen Nahtstücke (*y*), welche dicht hinter den oberen mandibularen Gelenkhöckerchen beginnen, enden innen mit einer deutlichen Verdickung. Der Frons schließt sich nach hinten an die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gewöhnlichen Seitenäste der Y-Naht an, deren hinterer Medianast (*md*, Fig. 37) mehr als die halbe Länge der seitlichen erreicht.

Diese primitive Gliederung des Oberkopfes zeigt eine weitgehende Ähnlichkeit mit manchen niederen Insecten, z. B. den Dermapteren.

Es dürften sich kaum andere Larven unter den recenten Coleopteren nachweisen lassen, welche noch primitivere Kopforganisation aufweisen als die eben besprochenen von *Silpha*, die ich wegen ihres weitgehenden Anschlusses an den Kopfbau der Entwickelten als imaginale Larven bezeichne, also imaginale Larven mit blattoidem Typus.

Indem wir jetzt zu den ***Carabus***-Larven zurückkehren, lassen sich als wichtige derivate Charaktere derselben, im Vergleich mit den Silphiden-Larven folgende hervorheben:

1. Der Oberkopf ist nur in zwei Abschnitte hintereinander geschieden,
2. Mentum und Submentum sind verdrängt und dadurch ist eine lange ventrale Kopfmediannaht zustande gekommen,
3. die Maxillopodenbuchten sind verschwunden, daher auch die Angelfelder,
4. die Cardines verkürzt,
5. die Maxillopoden-Coxite sind vom Kopfe losgelöst,
6. die Cardines an Unterkopfzapfen angeschlossen,
7. die Mandibeln stark zurückgedrängt,
8. haben die inneren Coxomerite ihre Bedeutung als Kauorgane eingebüßt.

Auf Grund dieser abgeleiteten Umwandlungen können wir jetzt auch ein bestimmtes Urteil gewinnen über das oben schon besprochene mutmaßliche Submentomentum von *Licinus*.

Da nämlich für diese Gattung die eben angeführten derivaten Erscheinungen mit Ausnahme von No. 2 u. 6 ebenfalls gelten, diese also dieselben Umformungen erfahren und nur hinsichtlich Mentum und Submentum eine besondere Richtung eingeschlagen hat, so ist an der Richtigkeit des Submentomentum als solchem kein Zweifel mehr möglich. D. h. wenn die Lage desselben der typischen Charakteristik von Mentum und Submentum, die für die große Masse der Imagines und für primitive Larven wie diejenigen der Silphiden gilt, auch nicht vollständig entspricht, namentlich nicht hinsichtlich des Lageverhältnisses zu den Cardines, so folgt doch aus den ganzen geschilderten derivaten Abweichungen, daß die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Lage des Submentomentum weit hinter den Maxillopoden-Coxiten und den Cardines lediglich eine Konsequenz der übrigen Lageverschiebungen der Organe darstellt. Anders ausgedrückt ergeben sich etwa folgende Zusammenhänge:

Die typischen Coleopteren-Mundwerkzeuge der Imagines und der imaginalen Larven besitzen zwei Paar Beißwerkzeuge, deren gröbere obere und vordere durch die Mandibeln und deren zartere untere und hintere durch die inneren Coxomerite dargestellt werden. Die letzteren liegen genau unter den ersteren. Beide Paare von Beißwerkzeugen arbeiten von außen nach innen und umgekehrt gegeneinander. Die starken Drehungen werden bei den Mandibeln durch zwei Kugelgelenke vermittelt, bei den Maxillopoden durch die Angeln. Um aber weit ausgreifen zu können, sind die Angeln weit auseinander gerückt und werden durch das Mentum breit getrennt. Die Aufgabe der Labiopoden, die Nahrungsteile im Verein mit dem Hypopharynx von unten her zu fassen, vollführen sie bei einer Lage unterhalb der zwei Paar Beißwerkzeuge, d. h. genauer gesagt liegen ihre Taster unter denselben, während sich der Hypopharynx dahinter befindet. Die Maxillopoden-Coxite haben, weil ihre inneren Coxomerite Beißwerkzeuge sind, einen starken Druck auszuüben, benötigen also einer so starken Muskulatur, daß dieselbe direkt an die Coxite angreifen muß.

Die derivaten Mundwerkzeuge der Carabiden-Larven dagegen besitzen, wenn überhaupt, nur ein Paar Beißwerkzeuge und zwar in den Mandibeln, d. h. diese sind je nach den Gattungen bald mehr als Beiß-, bald mehr als Stechorgane eingerichtet. Bei *Carabus* haben sie entschieden den Charakter von Stechwerkzeugen und zwar mit doppelten Spitzen. Indem nun die Maxillopoden ihren Charakter als Beißwerkzeuge ganz aufgegeben haben und den Labiopoden physiologisch ähnlich geworden sind, hat die drehende Tätigkeit unter starkem Muskeldruck nicht nur ganz aufgehört, sondern die Coxite haben als Folge davon schließlich ihre direkte Verbindung mit dem Kopf ganz aufgegeben.

Es bedurfte nun aber auch nicht mehr der Auswärtslage der Angeln, nicht mehr der ausgezeichneten Führungsbahn, welche durch die Maxillopodenbuchten im Verein mit den Angelfeldern gebildet wird, nicht mehr der Seitenlappen des Mentum, welche innere Widerlager darstellen, kurz die Cardines konnten zu einfachen Verbindungsringen verkümmern. Wenn aber jetzt Maxillo- und Labiopoden fast dieselbe Leistung übernommen hatten, nämlich die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Beutetiere von unten zu betasten und zu stützen, dann mußten auch die Coxite beider Paare zusammenwirken (wie das aus Fig. 23 ersichtlich ist), wobei sich ein stark entwickeltes Mentum als unzweckmäßig erweisen würde.

Die Verdrängung von Mentum und Submentum ist also auch eine notwendige Folge der eben genannten Veränderungen der Mundwerkzeuge. Diese Folge mußte aber um so sicherer eintreten, als den Mandibeln an Größe und Muskelkraft das hinzugefügt wurde, was die Maxillopoden-Coxite verloren haben. Die larvalen Mandibeln der Carabiden haben sich also nach unten hin ausgedehnt und also an der Zusammendrängung der Coxite der Maxillo- und Labiopoden mitgewirkt.

Für die bedrängten Unterkopfsternite ergaben sich aber zwei Möglichkeiten, nämlich entweder ganz zu verschwinden, wie das bei der Mehrzahl der Gattungen eingetreten ist, oder aber nach hinten verdrängt und von den Hälften des Unterkopfes umfaßt zu werden, wie bei *Licinus, Panagaeus* u. a.

Die imaginalen Larven, welche uns durch diejenigen der Silphiden vorgeführt werden, haben trotz der weitgehenden Ähnlichkeit mit den Imagines, doch ihre eigene phylogenetische Bahn eingeschlagen, was am deutlichsten aus dem Fehlen der bei den Imagines so stark entwickelten Gula hervorgeht. Indem sie verkümmerte, haben sie sich abgeleiteter verhalten, zugleich aber auch ursprünglicher insofern, als die Gula am Aufbau des Kopfes nicht beteiligt ist.

3. Der Larvenkopf von *Staphylinus* (*Ocypus*).

In der Einleitung zu seinen Staphylinoidea, Wien 1895, schreibt Ganglbauer auf p. VI Folgendes: „Verhoeff hat in seinen vergleichenden Untersuchungen über die Abdominalsegmente und die Copulationsorgane der männlichen Coleoptera (in: Deutsch. entomol. Ztschr., 1893, p. 147) beide Familien (Staphyliniden und Silphiden) zu einer höheren Gruppe vereinigt und dieser, unter der Annahme, daß die Staphyliniden von den Silphiden abzuleiten seien, den Namen Silphoidea gegeben. Ich möchte aber der phylogenetischen Hypothese Verhoeff's entgegenhalten, daß gerade die den Typus der Familie am markantesten zum Ausdruck bringenden Staphyliniden (Staphylininae, Paederinae) nach den Larven für ältere Formen zu halten sind als die Silphiden". — „Je näher Larve und Imago einander und der Form der Stamm-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

kerfe stehen oder je weniger die Imago die Larve an vollkommener Organisation übertrifft, desto älter ist die Form. So wird uns der *Staphylinus* als eine der ältesten Käferformen gelten," sagt Brauer in seinen „Betrachtungen über die Verwandlung der Insekten im Sinne der Deszendenztheorie" (in: Verh. zool.-bot. Ges. Wien, Vol. 9, 1869, p. 313). Unter den Staphylininen aber scheinen mir die Xantholininen nach der Bildung der Flügeldecken (diese wie die Vorderflügel der Blattidea übereinandergreifend) und nach dem primären Verhalten der neunten Dorsalplatte im weiblichen Geschlechte besonders alte Formen zu repräsentieren."

Hinsichtlich der Xantholininen sei auf das im vorigen über den Bau des Kopfes der Imagines erörterte hingewiesen. Was aber deren Flügeldecken betrifft, so kann das an und für sich nur geringfügige Übereinandergreifen derselben um so weniger mit den „Blattidea" verglichen werden, als deren Thorax nicht an verkürzte Elytren angepaßt und überhaupt wesentlich abweichend gebaut ist.

Der nach Brauer angeführte Grundsatz steht durchaus mit meinen obigen Erklärungen in bestem Einvernehmen, aber die Nutzanwendung desselben ist verfehlt, nicht im Sinne Brauer's, denn dieser Forscher sprach in seinem ausgezeichneten Aufsatze von den Campodea-Formen und wenn auch sein Ausspruch vom „*Staphylinus*" genau genommen nicht ganz zutreffend ist, so hat er doch insofern eine gewisse Berechtigung, als Brauer von den Käfern im allgemeinen sprach und den *Staphylinus* offenbar andern viel abgeleiteteren Gattungen gegenüberstellen wollte. Ganglbauer dagegen vergleicht Staphyliniden und Silphiden und ruft deshalb Brauer mit Unrecht zum Zeugen an. Wir werden vielmehr aus dem Folgenden entnehmen können, daß durch die Larven meine frühere Anschauung über die auch im Vergleich mit den Staphyliniden primäre Stellung der Silphiden eine neue und sehr bedeutsame Stütze erhält durch Tatsachen, die zum Teil bisher nicht bekannt waren und daher zum Teil auch von jenen beiden Forschern nicht berücksichtigt wurden. So viel ist übrigens sicher, daß sowohl Brauer als auch Ganglbauer zu der Auffassung „der *Staphylinus* als einer der ältesten Käferformen" hauptsächlich durch die habituelle Ähnlichkeit der Larven und Imagines bestimmt worden sind. Diese allein kann aber niemals den Ausschlag geben, sondern die Entscheidung hängt ab von den Organisationsverhältnissen, welche eine so einschneidende Bedeutung

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

haben wie Gestalt und Lagebeziehungen der Maxillopoden und Labiopoden.

Bekanntlich ist die Ernährungsweise vieler Staphyliniden-Larven der vieler Carabiden-Larven ähnlich und deshalb kann es uns nicht überraschen, daß sich die ersteren auch im Bau des Kopfes weit mehr an die letzteren anschließen als an die Silphiden-Larven.

Die auch von Ganglbauer a. a. O. zum Ausdruck gebrachte Ansicht, daß (p. 9) „die Larven der Staphyliniden im Allgemeinen durch den Mangel einer Oberlippe ausgezeichnet" seien, kann ich nicht vollständig unterschreiben. Bei *Staphylinus olens* (Fig. 38) ist zwar ein so selbständiges Labrum wie wir es bei den Silphiden-Larven antreffen, nicht gegeben, aber trotzdem kann dasselbe auch nicht als völlig fehlend bezeichnet werden, wie sich aus der folgenden Erörterung des Kopfes ergeben wird:

An die sagittale Mediannaht des Oberkopfes (*md*, Fig. 38) schließt sich eine Quernaht, welche dadurch merkwürdig ist, daß sie nicht zum Vorderrand der Kopfkapsel durchläuft, sondern jederseits eine kurze Strecke hinter dem Antennenschaftgelenk stark umbiegt (*sue*) und dadurch den Charakter einer Ellipsoidnaht erhält. Innen von ihm biegt sie (*c*) unter fast rechtem Winkel abermals nach außen stark ab. Der hintere, fast halbkreisförmige Bogen der Ellipsoidnaht trennt Vertex und Frons (*fr*), während sich außen von ihr ein schräges Feld hinzieht, an dessen Rand sich vorn das Antennengelenk und unter ihm das untere Mandibelgelenk (*umg*) befindet, hinten außen aber das obere Mandibelgelenk (*omg*), bzw. der Gelenkhöcker. Den vor der starken Umbiegung der Ellipsoidnaht befindlichen Bezirk kann man als Antennalfeld (*anf*) von dem äußeren als Mandibularfeld (*mdf*) unterscheiden. Eine vollständige Abgrenzung von Frons und Clypeus ist nicht gegeben, aber eine starke Absetzung kommt doch insofern zustande, als sich an den vorderen Enden (*c*) der Ellipsoidnaht die durch die Antennalfelder erzeugten tiefen Einbuchtungen befinden. Außerdem stößt der Frons nirgends an den Kopfrand, während der Clypeus den mittleren Vorderrand einnimmt und durch besondere dicke und dunkle Pigmentierung ausgezeichnet ist. Die Seitenteile des Clypeus (*cly*) umfassen also die Antennenbasis von vorn und innen. Der Vorderrand des Clypeus trägt die bekannten 3+3+3 Zahn- oder Lappenbildungen, von welchen aber nur die 3+3 seitlichen wirklich ganz dem Clypeus angehören (*b*), während die drei mittleren (*a*) labraler

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Natur sind. Das Labrum (*la*) kommt jedoch nur nach unten hin in seiner selbständigen seitlichen Abgrenzung also gegen den Epipharynx zum Ausdruck (*a*), während es nach oben hin vollständig mit dem Clypeus verwachsen ist und daher bislang als fehlend ausgegeben.

Die sehr interessanten Verhältnisse des Unterkopfes von Staphylinus und Verwandten sind auch von Schiödte (auf tab. 19 und 16 der Naturhist. Tiddskr., 1864) nicht ganz zutreffend dargestellt worden. Deshalb verweise ich auf Fig. 39 und Fig. D, Taf. 12 für *Staphylinus olens*. Das Überraschende liegt darin, daß die vorderen Maxillopoden vom unteren Vorderrand des Kopfes ganz abgerückt sind und in eigenen cardinalen Acetabula Aufnahme gefunden haben. Diese großen, rundlichen Gelenkgruben (*ac*) umfassen die kurzen gedrungenen Cardines (*ca*), bleiben aber von den sehr großen und langen Coxiten (*co*) völlig getrennt. Daß sich die Maxillopoden nebst ihren Angeln hauptsächlich schräg von außen hinten nach innen vorn bewegen, bezeugt eine kleine acetabuläre Lamelle (*lo*, Fig. D, Taf. 12), welche sich schräg von innen und hinten über den Angelgrund erhebt, während ihr gegenüber die Angel selbst wulstig vorragt. Die Coxite tragen nur ein einziges, längliches Coxomerit (*com*). Die Taster (*1—5*) sind 5gliedrig. Schiödte hebt auf der fig. 3 seiner tab. 9 am Grund der Taster besonders hervor als „*b* stipes palpi, *c* membrana ejusdem articularia." Dies ist, wie meine Fig. D bezeugt, nicht richtig, denn das Coxit schiebt sich oben (*y*) bis zur Hälfte unter das Grundglied des Tasters. Auch Schiödte's fig. 1 (von Ganglbauer als fig. 15 wiedergegeben) ist hinsichtlich des Mentum und der Verbindung der Labiopoden mit demselben nicht zutreffend. Die 3gliedrigen Taster der Labiopoden sitzen auf einem völlig vorschmolzenen Syncoxit (*sco*, Fig. 39) welches durch eine anscheinend sehr dehnbare Zwischenhaut (*i*) von ihnen geschieden ist. Das Syncoxit besitzt aber nicht die von Schiödte gezeichnete und nur durch sehr aufgetriebenen Zustand erklärliche Lage, sondern es ist mehr oder weniger eingesenkt in eine Tasche, in Fig. 39 etwa zur Hälfte und wird unten von einem Hautfeld (*h*) verdeckt, welches zwischen zwei dicken Zähnen (*z*) ausgespannt ist. Diese Zähne sitzen vorn auf den Vorderenden einer Doppelnaht, welche ein breites, nach hinten in ein Dreieck auslaufendes Feld umschließen (*sm*, Fig. 39 und D). Hinten neben dem Hinterende dieses Feldes, also neben dem Vorderende der Sagittalnaht liegen die beiden Anwachsungs-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

stellen (*tt*) der tentorialen Bänder, welche das Kopfinnere durchsetzen.

Da die beiden Zähne (*z*) gegen die Doppelnaht durch eine kurze Quernaht (*x*) abgesetzt sind und das Hautfeld flankieren, so erblicke ich unter Berücksichtigung der geschilderten Lageverhältnisse in beiden gemeinsam umgewandelte Mentum-Reste, in dem von der Doppelnaht umschlossenen und vorn jederseits durch eine gebogene Linie (*b*) gegen jene abgesetzten Felde dagegen das gut entwickelte Submentum (*sm*, Fig. 39) zumal diese Sternite, soweit das unter den veränderten Verhältnissen möglich ist, den obigen für die Imagines gegebenen Definitionen entsprechen.

Brauer's (und Ganglbauer's) Auffassung der *Staphylinus* „als eine der ältesten Käferformen" ist somit durch das Studium der Organisation des Larvenkopfes nicht bestätigt worden, vielmehr zeigen die Maxillopoden sogar ein sehr abgeleitetes Verhalten, denn abgesehen von der Verkümmerung der inneren Coxomerite und der Lösung der direkten Verbindung zwischen Kopf und Coxiten, sind die Cardines ganz vom unteren Kopfvorderrand abgerückt und haben eigene Acetabula entwickelt. Man kann im Vergleich mit dem Zustand der Carabiden-Larven dieses Verhalten der *Staphylinus*-Larven als eine noch weiter abgewichene tertiäre Entwicklungsstufe bezeichnen. In anderer Hinsicht allerdings sind die *Staphylinus*-Larvenköpfe weniger derivat als diejenigen der Carabiden, so in der teilweisen Anlage eines Labrum und besonders in der weitgehenden Absetzung von Clypeus und Frons. Den Silphiden-Larven gegenüber sind dagegen die *Staphylinus*-Larvenköpfe durchweg abgeleiteter Natur.

Ein weiterer, wichtiger Charakter sehr abgeleiteter Natur ist uns in der Beschaffenheit der *Staphylinus*-Puppen gegeben, die Brauer anscheinend unbekannt waren und auch von Ganglbauer nicht berücksichtigt worden sind. Als primäre Nymphe der Käfer kommt natürlich diejenige in Betracht, welche wie z. B. bei *Carabus*, vollkommen freie Gliedmaßen bewahrt hat und sich dadurch an die zeitweise wandelnden Nymphen der Neuropteren anschließt. Wenn dagegen die Gliedmaßen mit dem übrigen Nymphenskelet verbacken sind, also nicht mehr frei herausragen, dann ist eine neue, noch abgeleitetere Stufe erreicht, und eben diesen Zustand sehen wir an den *Staphylinus*-Puppen verwirklicht. —

Näheres über dieselben findet man im III. Aufsatz meiner Studien über die Organisation der Staphylinoidea (Ztschr. wiss.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Insektenbiologie, Vol. 14, 1918, Heft 3—4, p. 42—47; Heft 7—8, p. 167—171, dazu 12 Abbild.).

Nach Schiödte's tab. 9—12 in: Naturh. Tidsskr. 1864 schließen sich die Larven von *Philonthus*, *Quedius* und *Xantholinus* im wesentlichen an die von *Staphylinus* an.

Ich will noch hervorheben, daß meine für *Staphylinus olens* gemachten Mitteilungen fast vollständig auch für *St. (Ocypus) similis* gelten. An dessen letzter Larvenexuvie konnte ich die Selbständigkeit des Submentum mit besonderer Deutlichkeit feststellen, indem es sich von seinen Nachbarteilen leicht loslöst und damit auch durch die kleinen Quernähte (*x*, Fig. 39, Taf. 11 u. Fig. D, Taf. 12) von den Mentum-Seitenzähnen. Letztere sind übrigens mit dem (in Fig. 39 größtenteils verdeckten) Hypopharynx verwachsen und zwar dem Hinterhypopharynx (in Schiödte's Tafeln fehlt derselbe vollständig), welcher aus zwei Querspangen besteht, nämlich einer vorderen, die einen Verbindungsbogen zwischen den Seitenzähnen bildet und vorn so dicht mit langen Haaren bewimpert ist, daß ein bürstenartiger Kamm zustande kommt, sowie einer hinteren, die nur wenige Porenkanäle, offenbar Geschmacksporen enthält.

Der Vorderhypopharynx ist dagegen ganz mit dem Syncoxit der Labiopoden verwachsen und ragt nach vorn in drei abgerundeten, dichtbehaarten Läppchen heraus, Fig. 39 *li* und *pg* (Mittelzunge und Nebenzungen), deren seitliche außen und oben den Grund der Taster umgeben, während der mittlere zwischen den Tastern vorragt. Auf dem mittleren Läppchen findet sich als derberes, am Ende etwas eingeschnittenes Kissen eine Prälingua (*prl*). Im Gegensatz zu dem dichtbehaarten Vorderhypopharynx ist letztere nackt.

Das Hautfeld (*i*, Fig. 39) zwischen den Tastern und dem Syncoxit ist wie der Zustand verschiedener Individuen bezeugt, aus- und einstülpbar, in Fig. 39 ist es ausgestülpt, kann aber so weit eingezogen werden, daß der Syncoxitendrand fast bis zum Tastergrund reicht. Die ebenfalls dichtbehaarte Haut, welche Vorder- und Hinterhypopharynx verbindet, bildet zugleich die obere Wandung für das mit dem Vorderhypopharynx völlig verwachsene Labiopodensyncoxit.

Da übrigens Ganglbauer auf p. 421 von den *Staphylinus*-Larven verschiedener Arten behauptet, daß sie sich „nur unwesentlich" unterschieden, so möchte ich hier einige Unterschiede zwischen den Larvenköpfen von *olens* und *similis* erwähnen:

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Bei *similis* ragt die Praelingua über den Mittellappen viel weiter heraus und ist überhaupt an und für sich erheblich länger. Die Zähne am Clypeusvorderrand sind bei *similis* viel stumpfer, der kleine mittelste ist undeutlich und die inneren seitlichen sind breit und abgestutzt. Die Antennen des *similis* sind entschieden länger und die einzelnen Glieder schlanker. Während bei *olens* das 3. + 4. Glied zusammen so lang sind wie das 2. und das 4. nur $1^1/_2$mal länger als das 3. breit, ist bei *similis* das 3. + 4. erheblich länger als das 2. und das 4. reichlich $2^1/_2$mal länger als das 3. breit ist.

c) Die beiden Larventypen der Staphylinoidea.[1])

Es ist ein hervorragendes Verdienst Schiödte's (in: Naturh. Tidsskr. 1864 auf p. 193) für die Staphylini und (auf p. 207) für Oxytelini eine allgemeine in jeder Gruppe auf mehreren Gattungen fußende Charakteristik gegeben und damit zwei große Gegensätze in dieser Familie hervorgehoben zu haben. Die 1872—1873 noch von ihm beschriebenen Larven von *Stenus, Tachinus, Tachyporus* und *Syntomium* gehören alle zu den Oxytelinen.

Ganglbauer jedoch, welcher auf p. 10 seiner Staphylinoidea eine freie Übersetzung der lateinischen Charakteristik Schiödte's von den beiden Larvengruppen gegeben hat, behauptet „die Larven von *Stenus* sind besonders bemerkenswert, weil sie zwischen den beiden von Schiödte zuerst unterschiedenen Typen tatsächlich in der Mitte stehen". Hiermit hat aber Ganglbauer, dessen eigene Larvenkenntnisse offenbar sehr bescheiden waren, nur den Beweis erbracht, daß ihm das Wesentliche des Gegensatzes der Staphylininen- und Oxytelinen-Larven entgangen ist. Freilich hat auch Schiödte selbst die vergleichend-morphologischen Grundlagen, d. h. die wichtigsten Gegensätzlichkeiten im Bau der Köpfe nicht vollständig erkannt.

Schiödte schreibt u. a. von den Staphylinini: „Instrumenta cibaria exserta, libera, membrana articularia maxillari brevissima, cardines non excedente". Dagegen heißt es bei Oxytelini: „In-

1) Inzwischen sind meine Untersuchungen über die Larven der Staphylinoidea erheblich vervollständigt und erweitert worden und verweise ich auf meine im Arch. Naturg., Berlin 1920 erschienene Arbeit: Studien über die Organisation und Biologie der Staphylinoidea, IV und V. Zur Kenntnis der Staphyliniden- und Oxyteliden-Larven, dazu 4 Tafeln.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

strumenta cibaria retracta, membrana articularia maxillari completa, plicata, pulvinata."

Ganglbauer verstand diesen Gegensatz nicht richtig und schrieb für die Staphylinini: „die Maxillen mit äußerst kurzer Artikulationsmembran", dagegen für die Oxytelini: „die Maxillen mit wohlausgebildeter Artikulationsmembran".

Was es aber mit dieser „Artikulationsmembran" für eine Bewandtnis hat, haben uns Schiödte und Ganglbauer nicht verraten. Die typischen Verbindungen (also „Artikulationsmembranen") der Maxillopodencoxite sind aber von zweierlei Natur, denn es handelt sich einerseits um die Verbindung mit dem Kopf, zu Seiten der Labiopodencoxite und des Mentum und andrerseits um die Verbindung mit den Angeln.

Meine eigenen Untersuchungen haben nun ergeben, daß sich zwischen den Larven der Staphylininen und Oxytelinen dieselben fundamentalen Gegensätze im Bau des Kopfes vorfinden, die im Vorigen bereits als die Gegensätze zwischen Staphylininen und Silphiden besprochen worden sind, oder mit andern Worten stehen nach dem Bau der Larvenköpfe die Oxytelinen den Silphiden viel näher als den Staphylininen.

Die Staphyliniden im heutigem Sinne sind also eine unnatürliche Mischgruppe, von welcher ich übrigens bereits die Micropeplidae ganz abgetrennt habe (vgl. Ztschr. wiss. Insektenbiol., 1916). Die Staphyliniden s. ampl. zerfallen nach den Larven mit aller Deutlichkeit in zwei natürliche Familien, nämlich Staphylinidae s. str. mit den Staphylininae, Quediinae und Xantholininae, sowie Oxytelidae mit den Oxytelinen, Oxypornen, Tachyporinen, Steninen und Aleocharinen, während von einigen kleinen Gruppen die Larven noch unbekannt sind, voraussichtlich aber auch hierhin gehören. (Auf Paederinen hoffe ich in einem besonderen Aufsatz eingehen zu können.)

Staphylinidae s. str.: Larven räuberisch, mit völlig freien, vom Kopfe abgelösten vorderen Maxillopodencoxiten, deren Cardines mit selbständigen Acetabula.Maxillopodenbuchten fehlen, Unterkopf mit sagittaler Mediannaht. Untere Mandibelgelenke ungefähr in einer Querebene mit mentalen Zähnen und wenig vor den cardinalen Gelenkgruben. Coxomerite der vorderen Maxillopoden klein und gelenkig eingefügt, griffelförmig. Antennen 4gliedrig. Larven mit echten Larvenköpfen. —

Oxytelidae *m.*: Larven polyphag, mit breit an den Kopf an-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gewachsenen vorderen Maxillopodencoxiten, Cardines ohne selbständige Acetabula, vielmehr nach Art der Coleopteren-Imagines hinten in den Maxillopodenbuchten eingewurzelt. Unterkopf ohne Mediannaht. Die unteren Mandibelgelenke liegen weit vor den Angelwurzeln. Die Coxomerite der vorderen Maxillopoden sind mit den Coxiten verwachsen, als Kauladen entwickelt und ragen nach vorn heraus. Antennen 3gliedrig, bei Stenus 4gliedrig. Larven mit imaginalen Köpfen. —

Alle die übrigen zum Teil auch nicht durchgreifenden Unterschiede, welche Schiödte (und Ganglbauer) angeführt haben, treten ganz zurück gegen die vorgenannten grundsätzlich wichtigen, deren Bedeutung sich ja schon zur Genüge aus der allgemeinen vergleichenden Morphologie der Coleopteren-Larven ergibt. Nach dem Vorigen genügt ein einziger Blick auf Schiödte's Charakteristik der *Stenus*-Larven, um zu zeigen, daß Ganglbauer mit seiner Ansicht von der Mittelstellung derselben vollkommen im Irrtum war, wenn man auch zugeben muß, daß die mehr nebensächlichen Charaktere auf Grund deren er urteilte, seinen Schluß gangbar erscheinen ließen, so insbesondere die 4gliedrigen Antennen.

Inzwischen habe ich mich auf Grund eigener, eingehender Untersuchungen an selbst gezüchteten Larven der Gattungen *Stenus*, *Stilicus* und *Paederus* davon überzeugen können, daß die vorstehende Beurteilung der Gattung *Stenus* vollkommen richtig ist und daß ferner die tiefgreifende Kluft zwischen dem Bau der Larvenköpfe der Staphyliniden und Oxyteliden auch durch die Paederinen keine Vermittlung erfährt. Die Paederinen sind vielmehr ebenso entschieden Staphyliniden, wie die Steninen Oxyteliden sind, doch nehmen beide Gruppen in beiden Familien eine eigenartige Stellung ein, worauf ich an anderer Stelle näher eingehen werde.

5. Larvenschlüssel für Silphoidea und Carabiden.

Im Anschluß an die im vorigen besprochenen Larven mehrerer Gattungen und als Folge der erörterten beiden Larventypen der bisherigen unnatürlichen Staphyliniden s. ampl. empfiehlt es sich, einen Schlüssel beizufügen, für die auf Grund der Larvenorganisation zu unterscheidenden Familien, wobei gleichzeitig die Carabiden berücksichtigt werden, um deren wichtige Beziehungen zu den echten Staphyliniden hervortreten zu lassen. Die phylogenetische

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Bedeutung dieses Schlüssels ergibt sich ohne weiteres daraus, daß die Gruppe A primäre imaginale Larvenköpfe besitzt, während bei der Gruppe B in Anpassung an die beißend-saugende-räuberische Lebensweise sekundär eine starke Umwandlung der Mundwerkzeuge eingetreten ist (Adaptive Larven).

A. Maxillopodenbuchten vorhanden, in ihrem Hintergrunde die Cardines eingewurzelt. Vordere Maxillopoden-Coxite innen breit mit dem Kopfe durch Haut und Muskeln verwachsen. Untere Mandibelgelenke sehr weit vor den Angelwurzeln gelegen. Kopfkapsel unten offen.

a) Mandibeln mit parallel quergerieften Mahlplatten, die Endglieder der langen Pseudocerci geringelt. Prothorax doppelt so breit wie der Kopf. Antennen 4gliedrig, das Endglied sehr klein 1. **Catopidae** (= Cholevinae + Liodinae)

b) Mandibeln ohne Mahlplatten c, d

c) Prothorax wenigstens doppelt so breit wie der Kopf, die Coxomerite der vorderen Maxillopoden sind am Ende in einen inneren Borstenkamm und ein äußeres Haarbüschel abgesetzt. Pseudocerci 2gliedrig, Antennen 3gliedrig 2. **Silphidae** s. str.

d) Prothorax ebenso breit wie der Kopf, oder schmäler oder wenig breiter, ist er aber ausnahmsweise doppelt so breit (Syntomium), dann sind die äußerst kurzen Pseudocerci nur 1gliedrig. Coxomerite der vorderen Maxillopoden am Ende innen nur mit Borstenkamm. Antennen 3—4gliedrig 3. **Oxytelidae** m.

B. Maxillopodenbuchten fehlen, vordere Maxillopoden-Coxite frei, d. h. nur vermittels der Cardines mit dem Kopfe verbunden. Kopfkapsel unten geschlossen

a) Die Cardines sind mit dem Vorderrand des Unterkopfes gelenkig verbunden, besitzen aber keine breiten Gelenkgruben. An den Beinen sind selbständige Tarsen durch Gelenke von den Endklauen getrennt. Mentalzähne fehlen 4. **Carabidae**

b) Die Cardines sitzen in selbständigen, breiten, vom Vorderrande des Unterkopfes abgerückten Acetabula. Beine ohne selbständige Tarsen, diese sind vielmehr mit den Endklauen zu Tarsungula verwachsen. Jederseits vom Labiopoden-Syncoxit ein Mentalzahn, oder dieselben fehlen 5. **Staphylinidae** m.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

C. Die Entwicklungsstufen der *Carabus*-Larven.

Zuverlässige Beobachtungen über die Zahl der Häutungen der Käferlarven gibt es noch sehr wenige und insbesondere von *Carabus* sind mir nur die Angaben von Lapouge bekannt geworden. Meine Zuchtversuche an *Carabus ulrichii*, *granulatus*, *auratus* u. a. haben nur zwei Häutungen festgestellt, wenn man das Schlüpfen aus dem Ei und den Übergang zur Nymphe nicht mitrechnet, richtiger ist es aber von drei Häutungen und drei Larvenstufen zu sprechen, da jede der letzteren durch das Abwerfen einer Larvenexuvie abgeschlossen wird. Hinsichtlich dieser drei Larvenstufen befinde ich mich also in Übereinstimmung mit Lapouge und mit H. Blunck, welcher für *Dytiscus* und *Acilius* dieselbe Zahl feststellte (vgl. seine verschiedenen Aufsätze im Zool. Anz., 1913—1916). Daß drei Larvenstufen jedoch nicht für alle Käfer gelten, sei ausdrücklich betont, da ich z. B. für *Cassida viridis* fünf Larvenstufen festgestellt habe, für manche Coccinelliden, z. B. *Anatis ocellata*, deren vier.

Die genauere Beschaffenheit der Larvenstufen ist bisher unbekannt geblieben, d. h. es liegt kein Nachweis darüber vor, ob sich die Larvenstufen, von der Größe abgesehen, irgendwie voneinander unterscheiden oder nicht. Dies festzustellen war mir von vornherein einer der wichtigsten Punkte meiner Larvenstudien und meine Erwartung, daß sich namhafte Unterschiede zwischen den Larvenstufen einer bestimmten Art vorfinden dürften, hat sich vollkommen erfüllt. Wenn aber Unterschiede vorhanden sind, dann haben dieselben nicht nur an und für sich ein Interesse, sondern sie sind, wie wir sehen werden, auch von biologischer Bedeutung. Außerdem ist aber die Feststellung dieser Unterschiede für die systematische Kenntnis sehr wichtig, da sonst ohne Einblick in dieselben leicht Larven verschiedener Stadien und verschiedener Arten vermengt werden könnten.

Ich unterscheide die jüngste Larve als I. von der mittleren als der II. und der letzten als der III. Man kann aber auch von Primär-, Sekundär- und Tertiärstadium sprechen.

Die interessanteste Eigentümlichkeit der I. Larven besteht in einer Vorrichtung, welche zur Gruppe der sog. „Eizähne“ gehört, d. h. es finden sich am Kopfe genau in der queren Verbindungslinie der beiden Ocellenhaufen zwei nach vorn gerichtete stachelartige Spitzen, welche ich schon geraume Zeit vor dem Schlüpfen des Embryos, nämlich gegen das Ende der im Abschnitt A be-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sprochenen Periode C (also der vorletzten), als zwei anfänglich dünn und borstenartig erscheinende, später deutlich pigmentierte Gebilde an einer Reihe von Embryonen beobachtet habe. Sie sind auch in Fig. 2 u. 4 als zwei feine paramediane Striche zu erkennen. Ungefähr in der Mitte zwischen diesen stachelartigen Spitzen und den Ocellenhaufen steht jederseits eine lange, an der Larve leicht wiederzuerkennende Borste. Vergleicht man mikroskopisch den isolierten Embryokopf mit dem durchsichtigen Oberkopf der Primärlarve, dann ist bei letzterer trotz der dunkeln Pigmentierung des Clypeofrons die stachelartige Spitze jederseits sofort wiederzuerkennen, so daß es sich nach Gestalt, Größe und Lage unzweifelhaft um die beim Embryo zu sehenden Spitzen handelt. Vergleicht man dann aber den Clypeofrons der I. Larve mit dem der II. und III; so ist bei diesen an den betreffenden Stellen von Stacheln keine Spur mehr zu erkennen (Fig. G u. H, Taf. 9).

Mithin handelt es sich tatsächlich um „Eizähne", die ich nach ihrer Lage (Fig. G, Taf. 9) im Bereich des Hinterviertels des Clypeofrons als Frontalstachel hervorheben will.

Beim Embryokopf sind nicht nur diese Frontalstachel pigmentiert, sondern auch noch ein feiner nach hinten an sie angeschossener, braunschwarzer Verstärkungsstreifen. Stachel und Streifen heben sich daher beim schlüpfreifen Embryo von der hellen Umgebung sehr scharf ab, während bei der Primärlarve die Frontalstachel von der ebenfalls dunkeln Umgebung so wenig abstehen, daß sie schon deshalb leicht zu übersehen sind.

Der Kopf des Embryo ist im Ei stark eingekrümmt und so wirken vor dem Schlüpfen desselben die Frontalstachel schon infolge des natürlichen Strebens des Embryonalkörpers sich zu strecken als „Hauer", welche die Eihäute aufschlitzen können. Bei deren Zähigkeit dürfte aber trotzdem kein Aufreißen der Häute erfolgen, wenn nicht durch die im Abschnitt A besprochenen Schlüpfwehen wiederholte Hin- und Herbewegungen des Kopfes bewirkt würden und damit schließlich ein Aufritzen von Eihaut und Chorion. Daß die Frontalstachel keine andere Bedeutung haben können, wird negativ eben durch ihr Verschwinden vom II. Stadium ab bewiesen.

Namhafte Stufenunterschiede finden sich ferner hinsichtlich der Bewehrung der Vorderrandmitte des Clypeofrons. Fig. 8 zeigt uns denselben von der I. Larve des *ulrichii*. Außer einer starken

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dreieckigen Mittelspitze finden sich jederseits zwei vorspringende Sinneshöcker, deren jeder, wie aus Fig. E, Taf. 9 ersichtlich ist, ein nach endwärts nicht herausragendes Sinnesstäbchen enthält. Fig. F, Taf. 9 zeigt uns dieselben Sinneshöcker von der II. Larve. Sie sind nicht nur vergrößert sondern auch am Endrand unregelmäßig fein gezähnelt und gekerbt, und der Rand zwischen den Sinneshöckern ragt stärker vor. Noch derber gelappt sind die Seiten der Vorderrandmitte bei der III. Larve.

Die Mandibeln besitzen bekanntlich am Innenrande bei allen *Carabus*-Larven einen starken, das Festhalten der Beute erleichternden Innenzahn, welcher sich hinter dem kleinen Haarbüschel findet, das dicht hinter dem inneren Grund vorragt. Dieser Innenzahn erscheint bei der I. Larve durchsichtig, wenig pigmentiert und in fast gleichmäßigen Bogen hakig nach innen und etwas nach rückwärts gekrümmt (Fig. M). Bei der II. Larve ist er nur wenig dunkler geworden, gegen seinen Grund aber mehr rechtwinklig gekrümmt (Fig. N). Viel stärker und zugleich weniger gekrümmt erscheint der Innenzahn bei der III. Larve, wo er zugleich sehr dunkel pigmentiert ist und beiderseits am Grunde ungefähr rechtwinklig abgesetzt (Fig. O, Taf. 9).

Sehr wichtig für die Beurteilung der Larven ist der Umstand, daß die Pseudocerci und die Labiopodentaster während der Larvenstufen keine nennenswerte Veränderung erfahren, d. h. die an diesen Organen auftretenden artcharakteristischen Merkmale sind bei allen drei Larvenstufen in derselben Weise zu beobachten.

Zur Charakteristik gebe ich folgende Übersicht für die Entwicklungsstufen des *Carabus ulrichii*:

I. Larve.

1. Zwei Frontalstachel im hintersten Gebiet des Clypeofrons sind vorhanden und liegen zwischen den beiden Ocellengruppen (Fig. G, Taf. 9).

2. Die am Vorderrand des Clypeofrons auftretenden 2 + 2 Sinneshöcker sind klein und der Rand zwischen ihnen ragt nicht vor (Fig. E. Taf. 9 und Fig. 8, Taf. 5).

3. Die Innenzähne der Mandibeln sind hakig gekrümmt, wenig pigmentiert und bilden gegen den Hauptast einen spitzen Winkel (Fig. M, Taf. 9).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

4. Die obere Kopfkapsel besitzt keine unregelmäßigen gewundenen Linien.

5. Die oberen Kopfnähte sind außen von den Frontalstacheln nur leicht nach vorne eingebuchtet (Fig. G, Taf. 9).

6. An der Oberfläche der Seitenfelder des Labiopodensyncoxit stehen 7—8 Stachelborsten und 8—9 kleinere Borsten.

7. Die Embryonalorgane in den Pleuralgebieten (Fig. J) des 1. Abdominalringes erscheinen als strahlig gerunzelte rundliche Feldchen (Fig. J 1, J 2, Taf. 9).

8. Unten am Tarsus aller Beinpaare fehlen die Stachelborsten.

II. Larve.

1. Die Frontalstachel fehlen vollständig.[1])

2. Die am Vorderrand des Clypeofrons auftretenden 2 + 2 Sinneshöcker sind etwas breiter und der etwas unregelmäßig in kleine Zähnchen oder Läppchen gekerbte Rand zwischen ihnen ist etwas mehr vorgezogen (Fig. F, Taf. 9).

3. Innenzähne der Mandibeln wie bei der I. Larve aber gegen ihren Grund mehr rechtwinklig abgesetzt (Fig. N, Taf. 9).

4. An der oberen Kopfkapsel treten zahlreiche gewundene und unregelmäßig angeordnete Linien auf (Fig. H, Taf. 9).

5. Die oberen Kopfnähte sind in der Richtung der Verbindungslinie der Ocellengruppen stärker nach vorn eingebuchtet (Fig. H).

6. An der Oberfläche der Seitenfelder des Labiopodensyncoxit stehen etwa 20 Stachelborsten zerstreut.

7. Die Embryonalorgane in den Pleuralgebieten des 1. Abdominalringes sind entweder vollständig verschwunden oder werden nur noch durch kleine Knötchen angedeutet, um welche sich keine Strahlung findet.

8. Unten am Tarsus sind Stachelborsten vorhanden und zwar an den Vorder- und Mittelbeinen 2 + 2 oder 2 + 3, an den Hinterbeinen 2 + 3 oder 3 + 4.

1) Nur an einer II. Larve des *Carabus cancellatus* habe ich ausnahmsweise Frontstachel beobachtet, dieselben waren jedoch kleiner und schwächer als sie bei der I. Larve zu finden sind.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

III. Larven.

1. Die Frontalstachel fehlen vollständig.

2. Sinneshöcker vorn am Clypeofrons wie bei der II. Larve, nur etwas derber ausgeprägt und stärker pigmentiert.

3. Die Innenzapfen der Mandibeln sind nicht nur weniger gekrümmt als bei den zwei anderen Stufen, sondern auch dicker, verhältlich kürzer und stärker pigmentiert (Fig. O, Taf. 9).

4. An der oberen Kopfkapsel gewundene Linien wie bei der II. Larve, doch können sie auch ausnahmsweise undeutlich werden.

5. Die oberen Kopfnähte sind in der Richtung der Verbindungslinie der Ocellengruppen stark und fast halbkreisförmig nach vorn und innen vorgezogen.

6. Wie bei der II. Larve.

7. Die Embryonalorgane des 1. Abdominalringes sind verschwunden.

8. Unten am Tarsus treten Stachelborsten wie bei der II. Larve auf.

Was die Embryonalorgane des 1. Abdominalringes betrifft, welche bei *Carabus* bisher unbekannt geblieben sind, so sei darüber noch folgendes zur Erklärung beigefügt. Ihre Lage erkennt man am besten aus Fig. J, in welcher die Sklerite des 1. Abdominalsegments in eine Fläche auseinandergebreitet dargestellt sind, wobei jedoch die rechten Pleurite und der größte Teil des Tergit fortgelassen worden sind. Wir sehen also unter dem linken Randstück des 1. Tergit das Stigma (*st*), unter diesem das längliche Epimeron (*ep*) und das in zwei Stücke zerfallene Episternum (*es*), schließlich das in 2 + 4 Teile zerklüftete Sternit (*stn*). Zwischen dem Epimeron und Episternum treffen wir nun ein rundliches Gebilde (*o*) als das äußere Anzeichen der Embryonalorgane in jedem Pleuralgebiet des 1. Abdominalringes. Es scheint, daß dieselben bei allen *Carabus*-Arten vorkommen, tatsächlich beobachtet habe ich sie bei *ulrichii, cancellatus, granulatus, nemoralis, coriaceus* und *auratus* und zwar finden sie sich bei allen in derselben Lage.

Was nun die Ausprägung der Organe im Bereich des Hautskelets betrifft, so erscheinen sie bei der I. Larve stets als ein rundliches Feldchen (Fig. J, *o*), welches von der feinen Wärzchenstruktur der Pleuralhäute rings umgeben wird (Fig. J 1, J 2, Taf. 9). Der Umstand, daß im Bereich dieses Feldchens die Wärzchen fehlen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und statt ihrer eine unregelmäßige oder im ganzen und großen radiäre Fältelung zu bemerken ist, deutet schon darauf hin, daß die Haut des rundlichen Feldchens zu einer Leistung bestimmt ist, welche von der der übrigen Pleuralhaut völlig abweicht. Im Zentrum des Feldchens ist meistens ein länglicher, von einem dicken, schwarz pigmentierten Wall umgebener Porus (Fig. J 1, Taf. 9) zu bemerken, auch kann man an günstigen Objekten deutlich erkennen, daß das ganze rundliche Feldchen hügelig nach außen vortreten kann.

Bei der II. Larve sind diese Feldchen entweder ganz verschwunden oder nur noch als kleine Knoten zu erkennen, so daß eine Unterscheidung von Porus und radiären Fältchen nicht mehr möglich ist.

Aber auch an der I. Larve konnte ich von einem inneren zelligen Hauptteil der Organe nichts mehr nachweisen, d. h. innen von den beschriebenen Feldchen streichen nur Muskeln und Tracheen vorbei. Leider konnte ich die Embryonen nach dieser Richtung nicht mehr untersuchen, da, als sich hierfür ein Bedürfnis herausstellte, schon alle Embryonen geschlüpft waren. Trotzdem unterliegt es kaum einem Zweifel, daß die bei der I. Larve auftretenden rundlichen Feldchen Überreste embryonaler Organe sind und zwar auf „Extremitätenanlagen des 1. Abdominalsegmentes“ zu beziehen, welche mehrfach bei Orthopteren und Coleopteren nachgewiesen wurden. Man vergleiche z. B. die fig. 489 in Korschelt's Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgesch. d. wirbellosen Tiere“, in welcher rechts am älteren Embryo von *Melolontha* nach Graber eine „sackförmige Extremität“ angegeben ist, während die Lage der „Anheftungsstellen“ vollkommen den Feldchen von *Carabus* entspricht.

Was die biologische Beurteilung der zur Unterscheidung der Larvenstufen benutzten Charaktere betrifft, so sind No. 1 u. 7 übernommene Embryonalorgane und zwar No. 1 unverändert übernommen, während No. 7 rudimentäre Organe betrifft. No. 2, 3 u. 6 sind Gebilde, welche mit der Nahrungsaufnahme in Zusammenhang stehen und so aufzufassen, daß den durchschnittlich größeren Beutetieren der größeren Larven eine Verstärkung der Organe angemessen ist. Die Verstärkung der Tarsalbestachelung (No. 8) ist der Grabtätigkeit der älteren Larven dienlich.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zeitliches Auftreten der *ulrichii*-Stufen.

Von 3 Weibchen des *Carabus ulrichii* erzielte ich vom 17./4. bis Mitte Juni im ganzen 41 Eier, also innerhalb 7—8 Wochen 14 Eier auf ein Weibchen, von denen übrigens eines Anfang Juni starb. Wenn auch hiermit sicherlich nicht die Totalzahl der von einem Weibchen abgelegten Eier festgestellt ist, da sie noch vorher und nachher solche ablegen konnten, auch unter natürlichen Verhältnissen wohl mehr Eier zu produzieren imstande sind, so geht doch, da ich bei *cancellatus* und *granulatus* ähnliche Beobachtungen machte, so viel hervor, daß die *Carabus* im Vergleich mit vielen anderen Käfern eine nur bescheidene Zahl von Eiern ablegen, was auch ganz natürlich ist, da räuberische Landtiere von der Größe der *Carabus* nur bei einer mäßigen Zahl von Larven Aussicht haben, die erforderliche Nahrung zu finden.

Im Süßwasser, wo die Beutetiere häufig in viel größerer Menge beieinander sind, liegen die Ernährungsverhältnisse für Raubtiere viel günstiger. Dem entsprechend erzeugt auch z. B. *Dytiscus marginalis* eine viel größere Zahl von Eiern, hat doch H. Blunck gefunden, daß derselbe an einem einzigen Tage mehrfach etwa 20 Eier, in einzelnen Fällen sogar 30—35 Eier ablegte (vgl. H. Blunck, Das Geschlechtsleben des Dytiscus marginalis, 2. Teil, die Eiablage, in: Z. wiss. Zool., 1913, p. 166).

Ich beobachtete die

I.	Larven	($12^1/_2$—$15^1/_2$ mm lang)	vom 30./4.—29./6.,
II.	„	(etwa 20 mm lang)	„ 15./5.— 9./7.,
III.	„	(etwa 25 mm lang)	„ 28./5.—24./7.

Daß die Zahl meiner II. und III. Larven immer geringer wurde, liegt zum Teil daran, daß die I. Larven zu verschiedenen Zwecken verwendet werden mußten, zum Teil daran, daß mehrere Larven starben. So erzielte ich schließlich am 12./7. nur eine einzige Nymphe. Da die Nymphen überaus empfindlich sind und bei der geringsten Verletzung sterben, brachte ich keines der Tiere ins Imaginalstadium (man vgl. aber *granulatus*). In dem einzigen Falle, in welchem ich die Nymphe erzielte, dauerte die Entwicklung vom Schlüpfen aus dem Ei bis zum Abwerfen der letzten Larvenhaut (Nymphe) 70 Tage, vollzog sich nämlich vom 3./5. bis zum 12./7.

Das einzige Pigment, welches an der soeben aus der III. Larvenexuvie gestiegenen *ulrichii*-Nymphe zu bemerken ist, be-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

trifft die 6+6 Larvenocellen, welche also ins Nymphenstadium übernommen werden und hinter der Anlage der Komplexaugen sich als schwarze Punkte und davon ausgehende Stränge scharf abheben (man vgl. auch K. Günther „Die Sehorgane der Larve und Imago von Dytiscus marginalis“ in: Z. wiss. Zool., Vol. 100, 1912, p.87, fig. 16, wo „kurz vor dem Ausschlüpfen der Puppe“ am Larvenkopf vor den Ocellen die breite Masse des Pigmentes der Komplexaugen schon deutlich sichtbar ist).

Die *Carabus ulrichii*-Nymphe besitzt keine Pleuralfortsätze, nur am Hinterrand des 9. Abdominaltergits jederseits einen Pseudocercusfortsatz, an welchen oben noch eine kleine Vorecke zu sehen ist, entsprechend den larvalen Vorspitzen. Unter dem 10. Abdominalring ragen nach unten und hinten zwei zitzenartige Zapfen heraus, als Anlage der Hälften des weiblichen Genitalsternites. Kopf und Thorax sind nackt, nur am Metanotum stehen zwei kleine quere Borstengruppen. Kräftige, gelbbraune Bürsten aus starken Borsten (mechanische Isolatoren gegen Nässe in der Nymphenkammer) erstrecken sich quer über das 1.—5. Abdominaltergit, während das 6. und 7. nackt sind und am 8. sich ebenfalls eine Querbürste vorfindet. Weitere isolierende Borstengruppen stehen auf den pleuralen Wülsten des 1.—8. Abdominalringes, während an der Bauchfläche wegen der abstehenden Gliedmaßen solche Isolatoren nicht erforderlich sind. — Diese Nymphe gab offenbar infolge einer unbedeutenden Verletzung einen großen hellbraunen Safttropfen zwischen den Mundwerkzeugen ab. Derselbe bräunte sich bis zum nächsten Tage noch dunkler und erzeugte ebenfalls den sauer-stechenden Geruch.

Zur Entwicklung des *Carabus granulatus*.

Am 9./6. 1916 fand ich mitten auf einer Betonbrücke im Sonnenschein an einem schwülen Tage (in Bruck a. Amper) ein *granulatus*-Weibchen von sehr lebhaftem Temperament. Wenn ich nicht ausdrücklich die zum Fluge untauglichen Flügelstummel festgestellt hätte, wäre der Gedanke eines Herbeifliegens an den für *Carabus* so ungeeigneten Platz möglich gewesen. Dieses Tier wurde von mir in einem Glaskasten mit reichlicher Erde isoliert und zwar ergab die weitere Beobachtung, daß es sich um ein nicht nur befruchtetes, sondern auch schon legereifes Weibchen handelte.

Da ich dies nicht voraussehen konnte und anderweitig in An-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

spruch genommen war, untersuchte ich in der nächsten Zeit die Erde nicht nach Eiern und so kam es, daß ich diese bei *granulatus* nicht beobachtet habe. Dann aber brachen in der Zeit vom 4.—8./7. neun Larven aus der Erde hervor und rannten an der Oberfläche derselben umher. Die Untersuchung ergab, daß diese schon durch ihre kleinere und schlankere Gestalt sich von denen des *ulrichii* unterscheidenden, höchst lebhaften Larven sämtlich der II. Stufe angehörten, so daß also die I. Stufe, die ich ebenfalls nicht zu Gesicht bekam, sich vollkommen in der Erde verborgen hielt.

Übrigens habe ich einmal an der Oberfläche der Erde 6—7 auffallende Grübchen beobachtet, die durch das Eilegen des Weibchens hervorgerufen worden waren, und sah das Tier selbst, das sich mit den Vorderbeinen an einem Stein festhielt, das Hinterleibsende tief in die Erde einsenken.

Von den erzogenen II. Larven ließ ich zwei Stück am Leben und hielt sie isoliert. Sie griffen beide die ihnen gebotenen Regenwürmer sehr energisch an und häuteten sich am 14./7., so daß sie also ins III. Larvenstadium eintraten. Diese letzte Stufe wühlte sich in der feuchten Erde einen Gang mit gefestigten Wänden.

Die am 28./7. und 10./8. erscheinenden Nymphen von weißer Farbe strömen (ganz wie bei *ulrichii*) einen scharfen, stechend-aromatischen Wehrduft aus. Wie kräftig die Nymphensäure ist, geht am besten aus folgendem hervor:

Unter die auf einem Uhrschälchen liegende, aus ihrem Erdkämmerchen hervorgeholte Nymphe legte ich einen Streifen von blauem Lackmuspapier. In wenigen Tagen wurde derselbe deutlich gerötet und zwar nicht nur an der Berührungsstelle mit der Nymphe, sondern auch jederseits derselben bis zu einem Abstand von etwa einem Zentimeter.

Die Ausfärbung der Nymphe und Imago verlief in folgender Weise: An der am 28./7. erschienenen weißen Nymphe sind am 29./7. nur die Augen hellbraun, am 2./8. die Augen und zum Teil auch Mandibeln schwarz. Am 3./8. Tibien und Tarsen tief geschwärzt und lebhaft von den weißen (später rot bleibenden) Schenkeln abstechend. Nachmittags 5 Uhr schlüpfte die Imago: größenteils rein weiß, nur Augen, Schienen, Tarsen, Mandibeln, Taster und der größte Teil der Antennengeißel schwarz. Weiß sind also auch Pronotum und Elytren.

9 Uhr abends: Hüften grauschwarz, 7. Sternit chitingelb, Pronotum grauschwärzlich, Elytren und Kopf grau, sonst noch weißlich.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Nach 10 Uhr sind am Pronotum und den Elytren schon Spuren des Metallglanzes sichtbar geworden. — Am 4./8. 11 Uhr morgens ist die Ausfärbung scheinbar beendet, indessen sind die Abdominaltergite noch grauweißlich, die beiden hintersten gelblich, Schenkel blaß, rötlichgelb, Elytren dunkel grünlich-erzfarben. — Am 8./8. wurde von der Imago das erste Räupchen verzehrt. Die von mir aufgezogenen Imagines sind nur 17 mm lang, während das mütterliche Tier, von welchem sie abstammen, 23 mm erreicht.

Für die Entwicklung des *Carabus granulatus* ergibt sich also folgende Übersicht, bei welcher die beiden ersten Daten nur annähernd erschlossen werden können.

Etwa 11.—15./6. Ablage der Eier.
„ 21.—25./6. schlüpfen die I. Larven aus.
Am 4.—8./7. kamen die II. Larven aus der Erde hervor.
„ 14./7. schlüpfen die III. Larven.
„ 28./7. und 10./8. erschienen 2 Nymphen.
„ 3./8. und 18./8. erschienen 2 Imagines.

Vom Schlüpfen aus dem Ei bis zum Erscheinen der Nymphe vergehen mithin etwa 40 Tage (36—45), d. h. die Entwicklung des *Carabus granulatus* verlief erheblich schneller als diejenige des *ulrichii* (70 Tage), was sich jedoch ohne weiteres daraus erklärt, daß die Wärme in der Entwicklungszeit des *granulatus* eine beträchtlich höhere gewesen ist.

Entwicklungsstufen des *Carabus granulatus*.

(I. Larve nicht beobachtet.)

II. Larve.

Mandibeln (im durchfallenden Lichte) gelbbraun, Innenzahn innen im Bogen verlaufend, hakig gekrümmt. Vorderrand des Clypeofrons jederseits vom Mittelzahn mit einem sinnesstäbchentragenden Höcker, der weit hinter dem Mittelzahn zurückbleibt Tarsus der Vorderbeine unten mit 2+2 Stachelborsten. 1. Abdominalring mit strahligen Organrudimenten. Hinterrand des 1. bis 9. Abdominaltergit glatt, 9. Tergit oben ohne Höckerchen.

III. Larve.

Mandibeln dunkler braun, Innenzahn innen stumpfwinklig geknickt, dicker und wenig gebogen. Vorderrand des Clypeofrons

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

jederseits mit einem breiten Lappen, der ebenso weit (oder fast ebenso weit) nach vorn vorragt wie der Mittelzahn. Tarsus der Vorderbeine unten mit 4+6 Stachelborsten. 1. Abdominalring ohne Organrudiment. Hinterrand der Seitenlappen des 1.—8. Abdominaltergit mit kleinen kornartigen Höckerchen. 9. Tergit (von den Pseudocerci abgesehen) auf der ganzen Fläche mit zahlreichen zerstreuten, kleinen Höckerchen, von denen einige am Hinterrand außen von den Pseudocerci im Profil vorragen.

Eiablage des *Carabus cancellatus*.

Im Gegensatz zu dem vorigen *granulatus* ♀ isolierte ich ein *cancellatus*-Weibchen, welches keine Larven erzeugte, aber vom 2./6. bis 29./6. im ganzen 14 Eier ablegte und am 8./8. starb, trotz reichlich gebotener Nahrung an Regenwürmern. Im Gegensatz zu allen sonstigen *Carabus*-Beobachtungen wurden hier alle Eier an der Oberfläche der Erde abgesetzt. Hieraus sowohl wie auch aus dem Mangel jeglicher Entwicklungserscheinungen an den Eiern ergibt sich, daß sie unfruchtbar waren. Die Unfruchtbarkeit der Eier führte zum Erlöschen des Grabinstinktes. Zwar habe ich vom 13./6.—20./6. ein ♂ beigesetzt, da diesem jedoch ein Vordertarsus geknickt war, fand offenbar keine Copulation statt. Die Eier wurden abgelegt am 2., 4., 7., 10., 12., 20., 24., 25., 26./6. und am 5., 10., 13. und 29./7., außerdem fand sich ein Ei, dessen Termin ungewiß. Die Eierzahl harmoniert also gut mit meinen Beobachtungen an *Carabus ulrichii*. — Die Eier sind $1^2/_3$ mm breit und $4—4^1/_2$ mm lang.

Inzwischen habe ich von *Carabus cancellatus* und noch einigen anderen Arten die Larven zur Aufzucht gebracht. Näheres darüber kann aber erst in einer späteren Arbeit beigebracht werden.

D. Zur Systematik der *Carabus*-Larven.

Es sind angeblich schon von über 20 *Carabus*-Arten die Larven „bekannt", wenigstens zählt eine solche Anzahl schon 1904 L. Weber auf in seinem Aufsatz „Zur Kenntniß der Carabus-Larven" (in: Allg. Ztschr. Entomol., p. 414) und hierauf haben sich einige spätere Autoren gestützt, z. B. Lampert in seinen „Bildern aus dem Käferleben", Stuttgart 1909, p. 6. Nachdem ich den „Bekanntschaften" der *Carabus*-Larven jedoch näher getreten bin, d. h. nach-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dem ich die Charakteristiken derselben kritisch geprüft habe, muß ich erklären, daß von etwa 20 bekannten *Carabus*-Larven gar keine Rede sein kann. Wirklich gute Beschreibungen hat, soweit ich die Literatur verfolgen konnte, nur Schiödte geliefert, Schiödte ist zugleich der Entdecker der wichtigsten diagnostischen Charaktere, die aber meistens von seinen Nachfolgern entweder nicht berücksichtigt oder nicht verstanden worden sind. Letzteres gilt auch für Lapouge, welcher ca. 22 Arten in seinen genannten „Tableaux" unterscheidet. Darstellungen der ganzen Larven, also Habitusbilder, sind überhaupt nicht geeignet die artlichen Charaktere zum Ausdruck zu bringen. Wenn daher z. B. Weber's fig. 1 a. a. O. als Darstellung einer *Carabus*-Larve im allgemeinen ganz brauchbar ist, so hat sie als Darstellung für eine besondere Art gar keinen Wert. Übrigens sollen sich Weber's Mitteilungen auf *Carabus ulrichii*-Larven beziehen, während sie, wie die Angaben über die Labiopoden und Pseudocerci beweisen nichts mit *ulrichii* zu tun haben.

Dieses Beispiel einer unrichtigen Larvenbeschreibung, dem ich ein zweites noch hinzufügen muß, welches Schiödte's angebliche *cancellatus*-Larve betrifft (wovon noch weiterhin die Rede sein wird), führt mich zu der allgemeinen Frage nach der Sicherstellung der Larvenbestimmung.

Die Zugehörigkeit einer Larve zu einer bestimmten Imago-Form kann auf drei verschiedenen Wegen gewonnen werden:

1. durch Aufzucht einer Larve zur Imago,

2. durch Zucht von Larven aus den Eiern einer bekannten Imago,

3. durch Vergleiche in der freien Natur, sei es, daß man Larven und Imagines gemeinsam findet oder, daß man aus einer gewissen Zahl von anderweitigen lokalen Beobachtungen statistisch den Schluß zieht, daß eine bestimmte Larvenform zu einer bestimmten Imagoform gehören muß.

Der dritte Weg ist leider derjenige, welcher am häufigsten beschritten wird und deshalb auch zu zahlreichen Irrtümern geführt hat, weil die betreffenden Autoren nicht mit der nötigen Vorsicht vorgegangen sind. Liegen gründliche Unterlagen vor, dann kann trotzdem der dritte Weg mit Sicherheit beschritten werden. Das größte Übel aber hinsichtlich der Larvenkenntnis der Käfer liegt darin, daß viele Autoren (wie z. B. im obigen Falle Weber) überhaupt keinen Ausweis darüber beibringen, auf welchem Wege sie zur Kentnis der von ihnen beschriebenen Larven gelangt sind. Auf

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

den Wegen No. 1 u. 2 muß man normalerweise zu einem sicheren Ergebnis gelangen, wenn auch die 2. Methode entschieden die vorteilhafteste ist. Auf dem Wege No. 1 kann nämlich ebenfalls insofern ein Irrtum entstehen, als Larven identifiziert werden ohne die nötige Vorsicht. Zieht man nämlich eine Imago aus einer Larve auf und benutzt die dazu gehörige Exuvie des letzten Larvenstadiums, dann befindet man sich auf absolut sicherem Wege. Es können jedoch mehrere Larven vorliegen, die ein Autor für identisch hält, die aber nicht identisch sind. Er erzieht dann aus einer Larve *a* eine Imago *a* und beschreibt eine Larve *b*, die äußerlich mit *a* übereinstimmt, in ihrem feineren Bau jedoch verschieden ist, als Larve der Imago *a*. Ein derartiger Irrtum kann besonders dann eintreten, wenn scheinbar identische Larven von verschiedenen Fundplätzen zusammengebracht werden, eine derselben zur Imago gebracht wird und nun eine beliebige der scheinbar identischen Larven als die der gezüchteten Imago beschrieben wird.

Auch Schiödte hat uns, so hervorragend sonst sein Larvenwerk ist, keine Ausweise gegeben, auf welchem Wege er zur Kenntnis der von ihm beschriebenen Entwicklungsformen gelangt ist und dieser Mangel ist um so empfindlicher als viele spätere Autoren geglaubt haben, es ebenso machen zu können.

Im Folgenden gebe ich eine systematische Übersicht über nur wenige Arten, diese aber sollen einmal so behandelt werden, daß sie als eine zuverlässige Grundlage für weitere Studien dienen können und zwar unter Berücksichtigung wirklich maßgebender Charaktere. Als solche haben aber in erster Linie die Mundwerkzeuge und überhaupt die Organe des Kopfes zu dienen. Alle von mir selbst untersuchten *Carabus*-Larven sind auf Grund zergliederter Individuen an der Hand mikroskopischer Präparate derselben behandelt worden. Die Kopforgane sind für alle Käferlarven von so entscheidender Bedeutung, daß jede Larvenbeschreibung ohne Berücksichtigung derselben als minderwertig zu bezeichnen ist.

Lapouge hat in seinen oben erwähnten Schriften zwar ganz richtig den Wert der Exuvien hervorgehoben, aber seine eigenen „Tableaux de détermination des Larves de Carabes et de Calosomes“ beweisen, daß ihm die Mundwerkzeuge der *Carabus*-Larven nur oberflächlich bekannt waren. Demgemäß hat er auch die wichtigen Unterschiede im Bau der Taster, obwohl Schiödte sie wenigstens teilweise bereits gebührend hervorgehoben hatte, nicht gewürdigt. Sein Schlüssel basiert vielmehr in erster Linie

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

auf der verschiedenen Gestalt der Tergite, Gegensätze, welche er noch überdies in einer Weise zum Ausdruck gebracht hat, daß leicht Mißverständnisse entstehen können. Seine Hauptgegensätze lauten also:

A. Tegmina débordant largement le corps,

B. Tegmina faiblement débordant,

C. Tegmina ne débordant que de l'épaisseur de l'ourlet; lobes décourrents nuls ou presque, même aux derniers anneaux.

Die Tatsachen, welche diesen Gegensätzen in der Bildung der Tergite namentlich des Abdomens zugrunde liegen, betreffen die verschiedene, lappenartige Erweiterung der seitlichen Hinterrandgebiete. Wenn dieselben auch ganz zweifellos für die Systematik der Larven von namhafter Bedeutung sind, so müssen sie doch erheblich zurückstehen gegenüber den viel bedeutenderen und tiefgreifenderen Organisationsunterschieden, welche uns die Mundwerkzeuge aufweisen, denn die Verschiedenheiten im Bau der letzteren sind nicht nur viel mannigfaltiger, sondern es handelt sich auch um viel schärfere Gegensätze, durch welche sehr natürliche Artengruppen viel klarer umschrieben werden, während die tergalen Lappenbildungen verschiedener Prägung ganz allmählich ineinander übergehen.

Die merkwürdigsten und schärfsten Gegensätze begegnen uns hinsichtlich der einfachen oder gespaltenen Bildungsweise der Endglieder der larvalen Taster. Während Schiödte diesen fundamentalen Gegensatz hinsichtlich der Endglieder der Labiopodentaster richtig erkannte, ist er ihm hinsichtlich der Maxillopodentaster entgangen, wohl deshalb, weil er hier insbesondere bei *intricatus* nicht mit einer so starken Keulenbildung des Endgliedes verbunden und daher weniger auffällig ist. Von diesem Punkte abgesehen, stimme ich jedoch mit Schiödte hinsichtlich der Auffassung der *intricatus*-Larven vollkommen überein. Nach der Bildung der Tasterendglieder erhalten wir drei scharf umschriebene Gruppen, welche um so wichtiger sind, als sie auch in phylogenetischer Hinsicht sich sehr einfach und sicher beurteilen lassen, nämlich

I. Endglieder beider Tasterpaare einfach gebildet,

II. Endglieder der Maxillopodentaster einfach, der Labiopodentaster gespalten und mit zwei Sinnesfeldern,

III. Endglieder beider Tasterpaare gespalten und mit zwei Sinnesfeldern.

Denkbar ist noch die vierte Möglichkeit, daß nur die End-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

glieder der Maxillopodentaster zwei Sinnesfelder besitzen, die Endglieder der Labiopodentaster dagegen einfach gebildet sind. Ob dieser Modus aber in der Natur wirklich vorkommt, ist fraglich.

Wichtige Verschiedenheiten treffen wir an den Mandibeln namentlich insofern, als bei einigen Arten vor dem großen und spitzen Innenzahn noch ein kleinerer, abgerundeter Höckerzahn vorkommen kann, der bisher ebenfalls übersehen worden ist.

Zu den wichtigsten Charakteren der Larven zählt fraglos die Gestalt des Clypeofrons, doch ergeben sich hier insofern einige Schwierigkeiten, als die Bildung desselben gewisse mehr oder weniger namhafte Veränderungen beim Übergang zum II. und III. Larvenstadium erfährt. Die Stadien müssen also Berücksichtigung erfahren. Wer aber einmal die Unterschiede der drei Larvenstufen einer Art hinsichtlich der Bildung des Clypeofrons genauer geprüft hat, wird sie nicht verwechseln können mit den tiefgreifenderen Differenzen hinsichtlich des Clypeofrons mehrerer Artengruppen. Das Vorderrandgebiet des Clypeofrons zerfällt stets in drei Lappen, einen Mittellappen und zwei seitliche (Fig. 27). Dieselben sind nicht nur nach ihrer Gestalt, sondern auch nach dem gegenseitigen Größenverhältnis sehr verschieden. Lapouge hat nur die oberflächliche Bezahnung des Mittellappens berücksichtigt und die Seitenlappen überhaupt nicht verwertet, obwohl sie für bestimmte Arten eine sehr charakteristische Ausprägung zeigen.

Selbst Schiödte hat den Clypeofrons nicht genau genug berücksichtigt, auch sind seine entsprechenden Figuren etwas zu klein gehalten. So hat er den unteren Medianzahn, den man in meiner Fig. 27 findet, bei *coriaceus* in seiner fig. 2 der tab. 16 nicht angegeben und ebenso nicht bei seinem *glabratus* in fig. 6. Dieser Mittelzahn ist aber schon wegen des Vergleiches mit anderen Arten, die ihn ebenfalls, aber in anderer Stellung besitzen, wichtig.

In der Ztschr. wiss. Insektenbiologie, 1917, H. 3—4, p. 41—43, gab ich bereits eine kurze Mitteilung „Zur Systematik der Carabus-Larven“ mit einem Schlüssel für 6 Arten. Dieser Artikel ist insofern bemerkenswert, als er zeigt, wie gefährlich der dritte der drei zur Larvenbestimmung führenden Wege, die ich soeben besprochen habe, tatsächlich ist, denn die von mir dort als „*cancellatus*“-Larven aufgefaßten, habe ich inzwischen als *hortensis*-Larven nachweisen können. Allerdings wurde ich durch Schiödte zu diesem Irrtum insofern veranlaßt, als derselbe (in: Naturhist. Tidsskr., 1867, tab. 17 fig. 9—12) eine „*cancellatus*“-Larve abbildet, welche

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nach dem Clypeofrons diese bestimmt nicht ist, wie ich inzwischen dadurch habe erweisen können, daß mir bei meinem zweiten Versuche die Aufzucht der *cancellatus*-Larven geglückt ist, was aber weiter zur Folge hatte, daß die zunächst auf diese Art bezogenen Larven nur noch für *hortensis* in Betracht kommen können. In der nächsten Nachbarschaft von Pasing kommen nämlich nur folgende *Carabus*-Arten vor:

1. *ulrichii*, 2. *granulatus*, 3. *cancellatus*, 4. *convexus*, 5. *hortensis*, 6. *nemoralis*, 7. *coriaceus*.

Da nun von No. 1—4, 6 u. 7 die Larven durch Zucht sichergestellt sind, so bleibt für die letzten noch unbekannten, aber hier nicht seltenen *Carabus*-Larven nur *hortensis* übrig, eine Auffassung, welche auch mit meinen in Mittelbayern und Sachsen gefundenen *hortensis*-Larven in Einklang steht, da sie ebenfalls von Plätzen stammen, an welchen *hortensis*-Imagines nicht selten sind.

Im folgenden gebe ich zwei Schlüssel für 12 Arten, den ersten nach dem Bau des Kopfes, den zweiten nach Rumpforganen.

Durch Aufzucht aus dem Ei habe ich die Larven von *ulrichii*, *granulatus*, *cancellatus*, *convexus* und *auratus* völlig sichergestellt, hinsichtlich der übrigen Arten habe ich teils durch örtliche Vorkommnisse, teils durch Übereinstimmung mit anderen Autoren, teils durch beides zugleich Gewißheit erlangt. Die *silvestris*-Larven, welche ich am Nebelhorn im Allgäu sammelte, sind sowohl durch ihre Verwandtschaft mit *hortensis* und *linnei* als auch durch ihr Vorkommen als solche kaum zweifelhaft. Hinsichtlich des *linnei*, welchen ich aus Schlesien durch Tausch von Herrn F. van Emden erhielt, muß ich diesem die Richtigkeit der Bestimmung überlassen. Jedenfalls steht aber meine Auffassung der *silvestris*-Larve in gutem Einklang mit der *linnei*-Auffassung van Emden's.

Die folgenden Schlüssel wurden erst 3 Jahre nach Ausführung der übrigen vorliegenden Abhandlung, deren Druck durch den Krieg sehr verzögert wurde, fertiggestellt. Über mehrere der in denselben enthaltenen Arten hoffe ich in einem späteren Aufsatz genauere Mitteilungen machen zu können.

Hinsichtlich der Tasterendglieder sei noch folgendes hervorgehoben: Daß wir es in den einfach abgerundeten Endgliedern mit dem primären Zustand zu tun haben, liegt auf der Hand; als Beispiel für denselben sei auf Fig. K, Taf. 9 für *ulrichii* verwiesen. Dieser Zustand gilt überhaupt für die große Masse der Käferlarven.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ein sekundäres Verhalten dagegen, welches Schiödte mit „*fissus*“ kennzeichnet, gilt für die Mehrzahl der *Carabus*-Larven, es wird durch Fig. L erläutert. Der Ausdruck „*fissus*“ ist zwar nicht gerade falsch, aber doch nicht besonders geeignet, das Wichtigste, um das es sich handelt, gebührend hervortreten zu lassen, solange nicht das verschiedene Verhalten hinsichtlich der Sinnesfelder ins rechte Licht gerückt wird. Die einfachen Endglieder besitzen nämlich nur ein einziges Sinnesfeld am abgerundeten Ende, d. h. einen ellipsoidischen häutigen Bezirk, in welchem zahlreiche winzige Sinneszäpfchen liegen. Die „gespaltenen“ Endglieder dagegen besitzen zwei Sinnesfelder, welche durch eine mehr oder weniger tiefe, furchenartige Einsenkung geschieden werden. Man hat deshalb ein oberes (*sf2*, Fig. L, Taf. 9) und ein unteres (*sf1*) Sinnesfeld zu unterscheiden, während ein dunkler durchscheinender Stützbogen (*a*) eine Versteifung des Grundes der Einsenkung darstellt. Auch hier enthält jedes Sinnesfeld zahlreiche Sinneszäpfchen.

Was die Pseudocerci betrifft, deren artliche Bezahnung in allen drei Larvenstufen übereinstimmt, so habe ich von der Endspitze die an der Oberfläche im mittleren Drittel auftretenden Zähne als Vorspitzen unterschieden. Eine Heranziehung der abdominalen Sternite zur Larvenunterscheidung halte ich vorläufig für unzweckmäßig, zumal deren Ausprägung zwischen den drei Stufen nicht unbedeutende Unterschiede zeigt, außerdem aber die einzelnen Sclerite schon wegen ihrer großen Zahl und nicht sehr scharfen Abgrenzung etwas variabel sind.

Weber behauptet auf p. 418 seines genannten Aufsatzes 1904: „Die scharfe Differenzierung der Ventralplatten der Bauchsegmente, welche bei unmittelbar vor der Verpuppung stehenden Larven durch Verschmelzung der Einzelstücke und stärkere Chitinisierung der Zwischenhäute verwischt erscheint, dürfte sich vielleicht als ersprießlich für die Artunterscheidung der einzelnen Larven, welche bis jetzt Schwierigkeiten macht, erweisen.“ Diese angebliche „Verschmelzung der Einzelstücke und stärkere Chitinisierung der Zwischenhäute“ kann ich in keiner Weise bestätigen, d. h. an den letzten Larvenexuvien, die eine solche Erscheinung doch zeigen müßten, habe ich von einer „Verwischung“ der Scleritgrenzen nicht das Geringste feststellen können, vielmehr sind die Einzelplatten der Segmente, also die 2+4 Sklerite des 1. Abdominalsternites (Fig. J, Taf. 9) bei der III. Larve ebenso scharf abgegrenzt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wie bei der II. und I. Daß ganz im allgemeinen die Chitinisierungsstärke von der I. zur III. Larve zunimmt, ist selbstverständlich.

A. Schlüssel für *Carabus*-Larven nach dem Bau des Kopfes.

I. Endglied der Maxillopodentaster am Ende am breitesten, das Ende durch eine Einschnürung in zwei kurze Äste geteilt, deren jeder ein Sinnesfeld besitzt. Endglied der Labiopodentaster keulig, ebenfalls sehr deutlich am Ende gespalten

a) Sinnesfelder am Ende der Maxillopodentaster ohne Sinneskegel. Mittellappen des Clypeofrons (ähnlich *violaceus*) dreieckig, vorn in der Mitte eingeschnitten, ohne vorragende Zähne, Seitenlappen mit quer gerichtetem Vorderrand, ohne Einbuchtung, zwischen Vorder- und Mittellappen ein tiefer Einschnitt. Innenränder der Mandibeln glatt. Antennen lang, 1. Glied mehr als doppelt so lang wie breit. Grundglied der Labiopodentaster $1^1/_2$mal länger als breit. Äußere Maxillopoden-Coxomerite ungewöhnlich kurz erscheinend, indem sie nur bis zur Mitte des 2. Tastergliedes reichen, 2. und 3. Maxillopoden-Tasterglied doppelt so lang wie breit
1. *intricatus*

b) Inmitten eines Kranzes gewöhnlicher Sinnesstäbchen erhebt sich am Ende der Maxillopodentaster ein größerer Sinneskegel in jedem der beiden Sinnesfelder. Mittellappen des Clypeofrons (ähnlich *silvestris*) mit 4 (5) vorragenden Zähnen, durch fast halbkreisförmige Buchten gegen die Seitenlappen abgesetzt, der Vorderrand der letzteren schräg nach außen und vorn gebogen. Innenrand der Mandibeln und ihres Innenzahnes fein gesägt-gekerbt. Antennen kürzer, das 1. Glied nur $1^1/_2$mal länger als breit. Grundglied der Labiopodentaster kaum so lang wie breit. Äußere Maxillopoden-Coxomerite fast bis zum Ende des 2. Tastergliedes reichend. 2. Tasterglied nur wenig länger als breit, 3. so lang wie breit
2. *convexus*

II. Endglied der Maxillopodentaster am Ende verschmälert, nicht in Äste geteilt und daher nur mit einem Sinnesfeld. Endglied der Labiopodentaster einfach oder geteilt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

A. Endglied der Labiopodentaster am Ende einfach zugerundet und nur mit einem Sinnesfelde.

Mittellappen des Clypeofrons trapezisch bis dreieckig vortretend, stets mit einem vorragenden kräftigen Medianzahn und jederseits mit 2(—3) mehr oder weniger schwachen Nebenspitzen, Höckerchen oder Läppchen. Gegen die Seitenlappen, deren Vorderrand fast gerade verläuft, ist der Mittellappen winklig abgesetzt, aber ohne tiefen Einschnitt. [Primitivste Larvengruppe]

a) Die inneren Coxomerite griffelförmig, also länglich. Mittellappen des Clypeofrons mehr oder weniger trapezisch vortretend, mit starkem vorragendem Medianzahn, bei der II. Larve wenig oder nur kurz trapezisch vorragend, der Medianzahn spitz, jederseits 1—2 kleine Zähnchen oder Höckerchen (Fig. 7). Bei der III. Larve der Mittellappen kräftig trapezisch, der Medianzahn stumpf und der Vorderrand jederseits von ihm entschieden ausgebuchtet, die Seiten abgeschrägt, aber ohne deutliche Zähnchen 3. *granulatus*

b) Die inneren Coxomerite kurz, knopfförmig bis kuglig, Mittellappen des Clypeofrons aller 3 Larvenstufen dreieckig vortretend, mit starkem, vorragendem Medianzahn, jederseits unregelmäßig höckerig oder kleinlappig oder jederseits mit 2—3 deutlicher vorragenden Höckern mit Sinnesstäbchen. (Bei der I. und II. Larve jederseits 2—3 Höckerchen oder Zähnchen vorhanden und der Medianzahn spitz, bei der III. Larve die Seiten unregelmäßiger höckerig-lappig und der Medianzahn stumpf) (Fig. 8) 4. *ulrichii*

B. Endglied der Labiopodentaster mehr oder weniger keulig, am Ende mehr oder weniger auffallend in 2 kurze Äste geteilt und mit 2 Sinnesfeldern C, D

C. Mandibeln innen vor dem Innenzahn mit einem abgerundeten Nebenhöcker, welcher durch schmalen Einschnitt vom Innenzahn getrennt ist. Seitenlappen des Clypeofrons mit fast geradem Vorderrand, welcher schräg von innen hinten nach außen vorn zieht

a) Trapezischer Mittellappen des Clypeofrons vorn seichter ausgebuchtet, Medianzahn verdeckt, aber doch mehr oder weniger vorragend, jederseits mit 2 schwächeren und

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nicht warzigen Sinneshöckern, gegen die Seitenlappen unter stumpfem Winkel abgesetzt. Die beiden Sinnesfelder am Labiopodenendglied liegen weit hintereinander, weil das Ende stärker gespalten ist und der Ast mit dem unteren Sinnesfeld viel weiter nach vorn herausragt. Antennen schlanker, das 2. Glied $2^1/_2$—3mal länger als breit 5. *cancellatus*

b) Trapezischer Mittellappen des Clypeofrons vorn breit und tief ausgebuchtet, in der Bucht bei den älteren Larven mit etwas vorragendem Medianzahn, jederseits mit 2 feinwarzigen Höckern, gegen die Seitenlappen unter rechtem Winkel abgesetzt. Die beiden Sinnesfelder am Labiopodenendglied liegen dicht übereinander, weil das Ende schwächer geteilt ist und die Äste beide sehr kurz sind. Antennen gedrungener, das 2. Glied ungefähr doppelt so lang wie breit 6. *auratus*

D. Mandibeln innen vor dem Innenzahn ohne Nebenhöcker E, F

E. Die Außenlappen des Clypeofrons mit einem tief ausgebuchteten Vorderrand, daher außen mit Nebenlappen kräftig vorragend. Zwischen Außen- und Mittellappen jederseits mit tiefem Einschnitt. Mittellappen abgerundet-dreieckig vortretend, vorn mit oder ohne Ausbuchtung, nur mit einem, unten vor dem Ende versteckten Medianzahn, aber ohne frei vorragende Zähne (Fig. 27)

a) Außenlappen des Clypeofrons nur $1^1/_4$—$1^1/_2$ mal breiter als der Mittellappen, letzterer vorn in der Mitte tief ausgebuchtet. Mandibularer Innenzahn am Grunde nur $1^1/_2$mal breiter als hinter der Mitte 7. *violaceus*

b) Außenlappen mehr als 3mal so breit wie der Mittellappen, dieser dreieckig, vorn fast spitz, ohne Ausbuchtung oder seltener mit einer schwachen. Mandibularer Innenzahn am Grunde $1^2/_3$ bis doppelt so breit wie hinter der Mitte 8. *coriaceus*[1])

F. Die Außenlappen des Clypeofrons verlaufen mit ihrem Vorder-

1) Die Abbildung der Larven-Mundwerkzeuge des *coriaceus* auf tab. 3 in Reitter's Fauna Germanica, 1908 ist hinsichtlich der Mandibeln unrichtig, denn der Hauptast besitzt keine Knickung, während der Innenzahn innen bogig gekrümmt ist und mit dem Ende hakig nach innen gerichtet.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

rand schräg von innen hinten nach außen vorn und besitzen weder eine Ausbuchtung noch einen äußeren Nebenlappen. Zwischen Außen- und Mittellappen jederseits nur eine seichte Einbuchtung. Mittellappen entweder mit 4 (5) vorragenden Zähnen, deren 2 paramediane die stärksten sind, oder trapezisch, vorn breit abgestutzt und mit freiem Medianzahn

a) Mittellappen des Clypeofrons trapezisch vorragend, vorn breit abgestutzt, nur mit einem vorragenden Medianzahn. Innenzahn der Mandibeln innen bogig ausgebuchtet. 3. und 4. Antennenglied fast gleich lang 9. *nemoralis*

b) Mittellappen mit 4 kräftigen, vorragenden Zähnen, deren innere länger als die äußeren, während ein 5. Medianzahn versteckt liegt. Innenzahn der Mandibeln innen stumpfwinklig ausgebuchtet. Das 4. Antennenglied erreicht höchstens $^2/_3$ der Länge des 3.

× Der Mittellappen des Clypeofrons ist kürzer und breiter, die äußeren der 4 Zähne sitzen dicht an der mehr winkligen Einbuchtung zwischen Mittel- und Außenlappen 10. *hortensis* und 11. *linnei*

×× Der Mittellappen ist länger und schmäler, daher sind die 4 Zähne mehr zusammengedrängt, die äußeren sind kleiner als bei den vorigen Arten und mehr von der Basis abgerückt; sie befinden sich an einer fast halbkreisförmigen Einbuchtung zwischen Mittel- und Außenlappen 12. *silvestris*

Die Arten des Schlüssels gehören 6 phylogenetischen Zweigen an, nämlich

a) *intricatus*-Gruppe No. 1,
b) *convexus*-Gruppe No. 2,
c) *ulrichii*-Gruppe No. 3 u. 4,
d) *cancellatus*-Gruppe No. 5 u. 6,
e) *coriaceus*-Gruppe No. 7 u. 8,
f) *hortensis*-Gruppe No. 9, 10, 11 u. 12.

Die *ulrichii*-Gruppe kann als primäre, die *hortensis*-Gruppe als sekundäre bezeichnet werden, während den 4 übrigen Gruppen der Charakter von tertiären zukommt.

Hinsichtlich der Bildung des Clypeofrons besteht zwischen den

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Gruppen a und e einerseits und b und f andrerseits eine so unverkennbare Beziehung, daß die *intricatus*-Gruppe von der *coriaceus*-Gruppe, die *convexus*-Gruppe aber von der *hortensis*-Gruppe abgeleitet werden darf, die verwandtschaftliche Stellung der *coriaceus*-Larve inmitten der übrigen *Carabus*-Larven zeigt mit aller Entschiedenheit, daß die Gattung *Procrustes* als solche unhaltbar ist. Dieser Ansicht waren übrigens auch die meisten neueren Systematiker, welche *Procrustes* als *Carabus*-Untergattung behandeln. An *Carabus*-Untergattungen ist freilich auch eine Produktivität zu verzeichnen, die nur noch als Spielerei bezeichnet werden kann. Die Kenntnis der Larven wird hier wesentlich mitwirken, den besonders von Reitter geschaffenen Ballast wieder zu beseitigen.

B. Schlüssel für *Carabus*-Larven nach dem Bau des Rumpfes.

a) 1.—8. abdominales Paratergit nach hinten und außen in breite, abgerundete Lappen erweitert, an den hinteren Segmenten stärker als an den vorderen. Diese Lappen ragen nach hinten weit über den Hinterrand des mittleren Teiles der Tergite hinaus

× Pseudocerci nur mit einer und zwar einer inneren Vorspitze

α) Hinterecken des 9. Abdominaltergits in Spitzen ausgezogen 1. *coriaceus*

β) Hinterecken des 9. Abdominaltergits abgerundet 2. *hortensis* und 3. *convexus*

×× Pseudocerci mit zwei, meist starken Vorspitzen

α) Die Vorspitzen stehen nebeneinander, die äußeren sind fast ebenso stark wie die inneren. Pseudocerci kaum länger als das 9. Abdominalsegment 4. *violaceus*

β) wie α, aber die äußere Vorspitze nur halb so groß wie die innere 5. *linnei* und 6. *silvestris*

γ) die äußere Vorspitze steht bedeutend hinter der inneren, Pseudocerci so lang wie das 8. und 9. Abdominalsegment zusammengenommen 7. *intricatus*

δ) wie γ, aber die Pseudocerci nur wenig länger als das 9. Abdominalsegment 8. *granulatus*

b) 1.—4. abdominales Paratergit nicht in Lappen erweitert,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

am 5. und 6. findet sich nur eine Lappenandeutung, am 7. und 8. zwar schmale, aber doch entschieden nach hinten vorgezogene Lappen. Pseudocerci mit 2 schwachen und schräg hintereinander gelegenen Vorspitzen 9. *nemoralis*

c) Die 1.—8. abdominalen Paratergite nicht in Lappen erweitert, so daß sie nach hinten über den mittleren Teil der Tergite nicht hinausragen, oder es finden sich doch höchstens am 7. und 8. Tergit schwache Vorragungen

× Pseudocerci statt der Vorspitzen mit 2 + 2 schräg hintereinander gestellten Dörnchen 10. *auratus*

×× Pseudocerci mit 2 kräftigen und nebeneinander stehenden Vorspitzen 11. *ulrichii*

××× Pseudocerci mit 2 stumpfen und schräg hintereinander stehenden Vorspitzen 12. *cancellatus*

Anm. 1. In der Allgem. Zeitschr. Entomologie, Neudamm 1901, Vol. 6, No. 18, p. 273—276 schrieb R. Zang über „Beiträge zur Biologie von Carabus nemoralis." Er hat aber das Werk Schiödte's nicht gekannt und beruft sich auf Ganglbauer, welcher allerdings Schiödte's Beschreibung der *nemoralis*-Larve (in: Naturhist. Tidsskr. 1867, tab. 17, fig. 5—8) übersehen hat, da dieselbe in seinen Citaten auf p. 40 der *Caraboidea* nicht aufgeführt ist. Der Vorzug der Mitteilung Zang's liegt darin, daß er seine *nemoralis*-Larven gezüchtet hat, auch hat er Eier und Larven zugleich erhalten. Beide sind ihm dann zugrunde gegangen und es scheint, daß sich seine Beschreibung auf die Primärlarven bezieht. Diese Beschreibung ist freilich recht mangelhaft, da von den charakteristischen Merkmalen auch aus den beigegebenen Figuren nichts zu erkennen ist. Die Figuren sind überhaupt nicht naturgetreu, sondern schematisiert, so namentlich fig. 3, welche trotz ihrer Größe weder die Gestaltung des Vorderrandes des Clypeofrons erkennen läßt, noch die wichtige Beschaffenheit der Labiopodenendglieder. In fig. 4 fehlen sogar die Vorspitzen der Pseudocerci vollständig. Das Bein in fig. 5 ist grob schematisiert. fig. 2 zeigt eine als „halberwachsene" bezeichnete Larve, die aber nach biologischen Angaben und Größe nur Primärlarve sein kann.

Anm. 2. Lampert's fig. 2 in seinen „Bildern aus dem Käferleben", welche *Carabus auratus* darstellen soll, möchte ich deshalb erwähnen, weil sie scheinbar genau gehalten ist. In Wirklich-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

keit aber gibt es solche *Carabus*-Larven überhaupt nicht und zwar schon deshalb, weil 1. dem Larvenkopf ein selbständiges Mentum gezeichnet ist, 2. einfache Pseudocerci ohne Vorspitzen, die vom Hinterrand des 9. Tergits ausgehen.

Inhaltsübersicht.

A. Vorbemerkungen, embryonale Bewegungen, Schlüpfen des Embryos, Ausfärbung, Eihaut und Chorion, postembryonale Dotterperiode, Nahrungsaufnahme, erste Häutung, Larvenausfärbung, Bewegung der Larven von *Carabus*. Die biologische Bedeutung der Pseudocerci.

B. Zur vergleichenden Morphologie der *Carabus*-Larven, zugleich ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie der Mundwerkzeuge der Coleopteren.

1. Die beiden Maxillenpaare bei Imagines und Larven.
   a) Vorbemerkungen.
   b) Die Maxillopoden der Imagines.
   c) Die Labiopoden und der Hypopharynx der Imagines.
   d) Die Maxillopoden, die Labiopoden und der Hypopharynx der *Carabus*-Larven.
2. Einheitliche Beurteilung der Kopfsternite Mentum, Submentum und Gula der Imagines.
   a) Die primäre Isolierung der Gula bei Staphyliniden und *Lagria*.
   b) Die sekundäre Vereinigung von Submentum und Gula bei Staphyliniden.
   c) Mentum, Submentum und Gula bei den Carabiden, sowie die derivate Verwachsung aller zu einer Mentogula.
   d) Derivate Prägungen des Unterkopfes mit indifferenter Zone.
   e) Der Unterkopf von *Hylecoetus*.
   f) Vorkommen eines Syncoxomentum bei den Lamellicornia.
3. Frühere Auffassungen des Mentum und seiner Nachbarteile.
4. Der Unterkopf bei den Larven und die allgemeine, vergleichend-morphologische und phylogenetische Beurteilung desselben.
   a) Allgemeine Beurteilung der Larven.
   b) Die Larvenköpfe von Carabiden, *Silpha* und *Staphylinus*.
   c) Die beiden Larventypen der Staphylinoidea.
5. Larvenschlüssel für Silphoidea und Carabiden.

C. Die Entwicklungsstufen der *Carabus*-Larven.

D. Zur Systematik der *Carabus*-Larven.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 5.

Fig. 1—5. *Carabus ulrichii* GERM. Ältere Eier mit Embryonen.

Fig. 1 zeigt bei *a* und *b* zwei verschiedene Lagen der beiden Ocellengruppen an dem von unten her betrachteten Ei. Die Striche *x y* deuten die Exkursionsweite der Ocellen bei den rhythmischen Atembewegungen des Embryo an, die Pfeile die verschiedene Richtung der Ocellenbewegung. Embryo in Periode *b*. 12 : 1.

Fig. 2. Ei mit Embryo, von unten her gesehen, die Ocellen nur wenig vor der Mitte gelegen, hinter ihnen das stark eingekrümmte Abdominalende. Übergang von Periode *c* zu *d*. 10 : 1.

Fig. 3. Derselbe Embryo, von der Seite dargestellt. *v* Ventral-, *d* Dorsalfläche, *thst* thoracales, *1. ast* das erste der 8 abdominalen Stigmenpaare. 10 : 1.

Fig. 4. Ein etwas asymmetrisch verkrümmter Embryo in Periode *d*, von unten gesehen. *pl* die Segmentation der Abdominalseite. Außer einigen Borstenpaaren sind die Endspitzen der Mandibeln und die Endklauen der 3 + 3 Beine durch die Eihaut sichtbar. 20 : 1.

Fig. 5. Ein ebenfalls etwas asymmetrischer Embryo in Periode *b* mit asymmetrisch gelagerten Ocellen. Vor denselben 3 Buckel (*y*), an welchen das Chorion unterbrochen ist. An mehreren Stellen traten zeitweise Schrumpfungen (*x*) ein, welche später wieder verschwanden. 20 : 1.

Fig. 6. *Carabus ulrichii* GERM. Struktur des Chorions. In *a* ist das Gitterwerk regelmäßiger, in *b* unregelmäßiger, *r* zeigt den abgerissenen Rand der Chorionmembran, *e* abgerissene Verzweigungen des Gitterwerkes. 340 : 1.

Fig. 7. *Carabus granulatus*. II. Larve. Vorderteil des Kopfes, von unten gesehen. 56 : 1.

Fig. 8. *Carabus ulrichii*. I. Larve. Ebenso. 56 : 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 9—10. *Patrobus excavatus* Payk.

Fig. 9. Der rechte Maxillipod, von oben gesehen, das 3. und 4. Tasterglied wurden fortgelassen. *enco*, *baco*, *exco* Endo-, Baso- und Exocoxit, *comi* inneres, *como* äußeres Coxomerit, *ca* Cardo, *s* sehnige Lamelle. 56 : 1.

Fig. 10. Der linke Maxillopod ohne die Endhälften der Coxomerite, von unten gesehen. Bezeichnung ebenso. 125 : 1.

Fig. 11 u. 12. *Leistus ferrugineus* L.

Fig. 11. Linker Maxillopod, von unten her dargestellt. Bezeichnung wie vorher. *su* Grenznaht, *k* Fortsatz des Exocoxits. 56 : 1.

Fig. 12. Dasselbe ohne die Endteile, von oben her gesehen. 125 : 1.

Tafel 6.

Fig. 13—16. *Staphylinus* (*Ocypus*) *olens* F.

Fig. 13. Der linke Maxillopod, von unten gesehen, das 3. und 4. Tasterglied wurden fortgelassen. *a* Grundglied, *b* Endglied des äußeren Coxomerits. 80 : 1.

Fig. 14. Der rechte Maxillopod, von oben gesehen; von den beiden Coxomeriten ist nur ein Teil angegeben worden. *pf* innere, *pf'* äußere Pufferfeder, *f* Stütze des Grundgliedes des äußeren Coxomerits. 125 : 1.

Fig. 15. Labiopoden und Hypopharynx, von oben her dargestellt. *hyb* Hypopharynxbasis, *ml* Mentum, *vc* Zwischenhautfeld, *h* hinterer, *v* vorderer Zungenabschnitt, *ba* Zungenläppchen, *hyl* Hypopharynxkämme, *k* Syncoxitknoten, *prl* Prälingua, *1*, *2*, *3* die Tasterglieder. 80 : 1.

Fig. 16. Syncoxit (*syn*) und Grundglieder der Taster der Labiopoden (*1*), von unten gesehen. *su* Mediannaht, *ba* Syncoxitbasis, *li* Linie, welche die Lage der Grundknötchenreihen der Hypopharynxstämme anzeigt, sonstige Bezeichnung wie vorher. 220 : 1.

Fig. 17 u. 18. *Patrobus excavatus* Payk.

Fig. 17. Coxite (*co*), 1. und zum Teil 2. Tasterglied der Labiopoden, vorragende Teile des Hypopharynx und anschließende Bezirke des Mentums (*ml*), von unten gesehen. *prl* Praelingua, *l* Linguae laterales, *vc* Zwischenhaut, *pr* Muskelfortsätze der Coxite. 125 : 1.

Fig. 18. Der ganze Hypopharynx, von oben her dargestellt, die Coxite (*co*) sind nur teilweise sichtbar, vom Mentum (*ml*) ist nur der rechte Lappen eingezeichnet. *hy* Vorder-, *hy* Hinterhypopharynx, *hyb* Hypopharynxbasis. 125 : 1.

Fig. 19 u. 20. *Cychrus rostratus*.

Fig. 19. Der isolierte Hypopharynx, von oben gesehen, die rechte Paraglosse mehr als die linke nach außen gelegen, *v* Verbindung zwischen Praelingua (*prl*) und Linguae laterales (*l*). 125 : 1.

Fig. 20. Wie Fig. 17, von unten her dargestellt. 80 : 1.

Fig. 21. *Chlaenius vestitus*. Hypopharynx isoliert und von oben gesehen. *hb* Hypopharynxbasis, *v* Anschluß an die Innenbuchten der Mentum-Seitenlappen. 125 : 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel 7.

Fig. 22. *Leistus ferrugineus* L. Hypopharynx, Coxite (*co*) und Tastergrundglieder (*1*), von oben her dargestellt. *prl1* Praelingua, *prl2* dreizinkiger Fortsatz derselben, *lm* Lingula, *ll* Linguae laterales, *a* Verbindungsbogen der Coxite. 125 : 1.

Fig. 23. *Carabus ulrichii* Germ. I. Larve, 2 Tage alt. Labiopoden und rechter Maxillopod nebst anschließendem hinterstem Stück der unteren Kopfkapsel, von unten gesehen. *1*, *2*, *3*, *4* Tasterglieder, *sco* Syncoxit, *h* Hautfeld, *z* Gelenkfortsatz, *ca* Cardo, *co* Coxit, *come* äußeres, *comi* inneres Coxomerit. 80 : 1.

Fig. 24—27. *Carabus* (*Procrustes*) *coriaceus*. Erwachsene Larve.

Fig. 24. Syncoxit (*sco*) der Labiopoden, Hypopharynx und Pharynx (*ph*), von oben gesehen, *hf* häutiges Feld, *li* Lingua, *ll* Linguae laterales, *hyb* Hypopharynxbasis, *ep* anschließendes Epipharynxstück, *oe* Ösophagus. 80 : 1.

Fig. 25. Cuticularfortsätze. *sco* vom häutigen Feld des Syncoxit, *hy* von der Zunge. 220 : 1.

Fig. 26. Linkes Maxillopodencoxit, von oben her dargestellt. *h* Hautfeld. *exco* Exo-, *enco* Endo-, *baco* Basocoxitabschnitt, *comi* inneres Coxomerit. 80 : 1.

Fig. 27. Vorderteil des Kopfes, von unten gesehen. 56 : 1.

Fig. 28. *Oxytelus rugosus*. Imago. Mentum (*mt*), Submentum (*sm*), Unterkopfseiten (*uk*), rechte Cardo (*ca*), Gula (*gu*) und Halspleurite (*hpl*), von unten gesehen, *msi* Maxillopodenbuchten, *tt* Tentorium, *md* Mediannaht. 125 : 1.

Fig. 29. *Dromius agilis*. Imago. Kopf nach Entfernung der Mundwerkzeuge mit Ausnahme der rechten Cardo (*ca*), von unten gesehen, Angelfeld (*arpm*), Maxillopodenbuchten (*msi*), Facettenauge (*a*), unteres Mandibelgelenk (*g*), *a* Übergang des Mentosubmentum in die Gula (*gu*). 80 : 1.

Fig. 30. *Leistus ferrugineus*. Imago. Unterkopfseiten (*h*), Mentum (*mt*), Submentum (*sm*), rechte Cardo (*ca*) und Gula, von unten her dargestellt. *z* Zapfen, *g* unteres Mandibelgelenk, *arpm* Angelfeld. 80 : 1.

Fig. 31. *Loricera pilicornis*. Imago. Rechtes und mittleres Gebiet des Submentums (*sm*) nebst anstoßenden Teilen der Gula und des Mentums, von unten gesehen. *cl* Cardinallamelle, *x y* seitliche Teile des Tentoriums. 80 : 1.

Tafel 8.

Fig. 32. *Tachyporus obtusus*. Erklärung wie in Fig. 30. 125 : 1.

Fig. 33. *Harpium inquisitor* L. Imago. Unterkopf, von unten gesehen, nur die linke Cardo eingezeichnet. *idf* indifferente Zone, *e* Vorderende der tentorialen Seitenfurchen (*slc*), der Gula posterior (*gup*). 56 : 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 34. *Hylecoetus dermestoides* F. Imago. Unterkopf, von unten gesehen, mit linkem Komplexauge. *tl* Tentoriumleisten, *tlb* Tentoriumbrücke, *mtsm* Mentosubmentum, *hpl* Microthoraxhalspleurite, *hoc* Hinterhauptöffnung, *g* mandibulare Gelenkgrube, *lpm* Angelfeldlinie, *arpm* Angelfeld. 80 : 1.

Fig. 35—37. *Silpha rugosa*. Ältere Larve.

Fig. 35. Unterkopf mit beiden Labiopoden und dem rechten Maxillopod, von unten her dargestellt. *1—4* Taster, *come* äußeres, *comi* inneres Coxomerit der Maxillopoden, *ca* Cardo, *g* Gelenk derselben mit dem Rand (*msi*) der Maxillopodenbucht. *p* schmale Brücke zwischen der Hinterhauptöffnung (hinten) und den Cardines nebst Submentum (*sm*) vorn. *co* Coxite der Labiopoden (*1*, *2*), *h* Hautfeld zwischen Submentum und Mentum (*mt*). 80 : 1.

Fig. 36. Inneres Coxomerit der Maxillopoden, von unten gesehen. 220 : 1.

Fig. 37. Vorderkopf, von oben her gesehen. *la* Labrum, *cly* Clypeus, *fr* Frons, *md* Mediannaht, *mh* Gelenkhöcker der Mandibel. 80 : 1.

Fig. 38 u. 39. *Staphylinus* (*Ocypus*) *olens*. Ältere Larve.

Fig. 38. Vorderkopf, von oben her dargestellt. *ant* antennales, *mdf* mandibulares Feld, *1. an* 1. Antennenglied, *umg* unterer, *omg* oberer Gelenkhöcker für die rechte Mandibel, *a* labraler, *b* clypealer Vorderrand, *suc* Außenbiegung der Naht. 80 : 1.

Fig. 39. Labiopoden, Mentum und Submentum, in der Ansicht von unten her. *sco* Syncoxit, *1—3* Taster der Labiopoden, *z* Seitenzapfen, *h* Hautfeld des Mentums, *mg* sein Vorderrand, *sm* Submentum, *tt* Tentoriumansatz. 80 : 1.

Fig. 40. *Carabus ulrichii*. II. Larve. Vorderteil des Kopfes, von unten gesehen. 56 : 1.

Tafel 9.

Fig. A. *Chrysomela menthastri*. Imago. Mentum, Submentum und Gula, von unten gesehen. *mt* Mentum, *sm* Submentum, *gu* Gula, *ca* Cardo, *clm* Cardinallamelle, *cg* Angelgelenk, *g* unteres Mandibelgelenk, *lpm* Angelfeldlinie, *h* Hinterhauptöffnung, *b* Seitenbänder des Submentums, *t* Tentorium. 80 : 1.

Fig. B. *Adimonia tanaceti*. Imago. Ebenso. Erklärung wie bei Fig. A.

Fig. C. *Clythra laeviuscula*. Imago. Ebenso. Erklärung wie bei Fig. A.

Fig. D. *Staphylinus* (*Ocypus*) *olens*. Erwachsene Larve. Rechter Maxillopod nebst Gelenkgrube (*ac*) und Nachbarteilen, von unten gesehen. *smt* Submentum, *lo* innerer Lappen über dem Grunde der Cardo (*ca*), *g* unteres Mandibelgelenk, *co* Coxit, *com* Coxomerit, *1—5* Taster. 56 : 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. E—K. *Carabus ulrichii*. Larvenorgane.

Fig. E. Zwei Höcker mit Sinnesstäbchen an den Seiten des Mittelgebietes vom Vorderrande des Clypeofrons der Larve I. 220 : 1.

Fig. F. Dieselben von Larve II. 220 : 1.

Fig. G. Hinteres Gebiet des Clypeofrons mit den zwei Frontalstacheln der I. Larve („Eizähnen"), dahinter (*v*) die zusammenstoßenden Zipfel des Scheitels. 125 : 1.

Fig. H. Dasselbe von der Larve II. 56 : 1.

Fig. J. 1. *Carabus nemoralis*, 2. *C. ulrichii*. I. Larve. Das 1. Abdominalsegment auseinandergebreitet. *stn* Sternitfelder, *es* Episterna, *ep* Epimere, *st* Stigma, *te* Tergit. 56 : 1. *o* rudimentäres Embryonalorgan (220 : 1).

Fig. K. *Carabus ulrichii*. III. Larve. Endglied der Labiopodentaster, von oben gesehen. 125 : 1.

Fig. L. *Carabus coriaceus*. III. Larve. Dasselbe Endglied, von oben gesehen. *sf1* unteres, *sf2* oberes Sinnesfeld, *a* Stützbogen dazwischen. 125 : 1.

Fig. M—P. *Carabus ulrichii*. Larvenorgane. 56 : 1.

Fig. M. Mandibularer Innenzahn und innerer Grundabschnitt der Mandibel mit dem Kugelgelenk (*g*), von unten her dargestellt. I. Larve.

Fig. N. Dasselbe von der II. Larve.

Fig. O. Dasselbe von der III. Larve.

Fig. P. Linker Pseudocercus der I. Larve, von oben gesehen.

Fig. Q. *Carabus nemoralis*. I. Larve. Linker Pseudocercus, von oben gesehen.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.

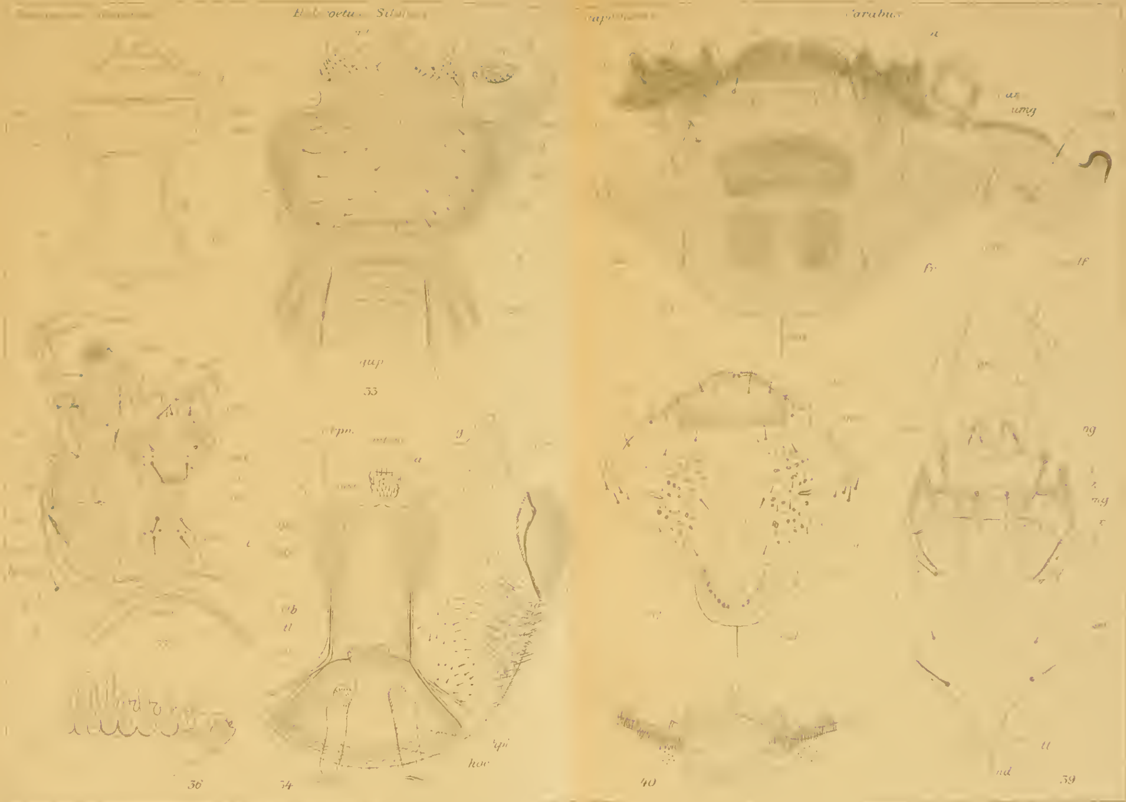
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

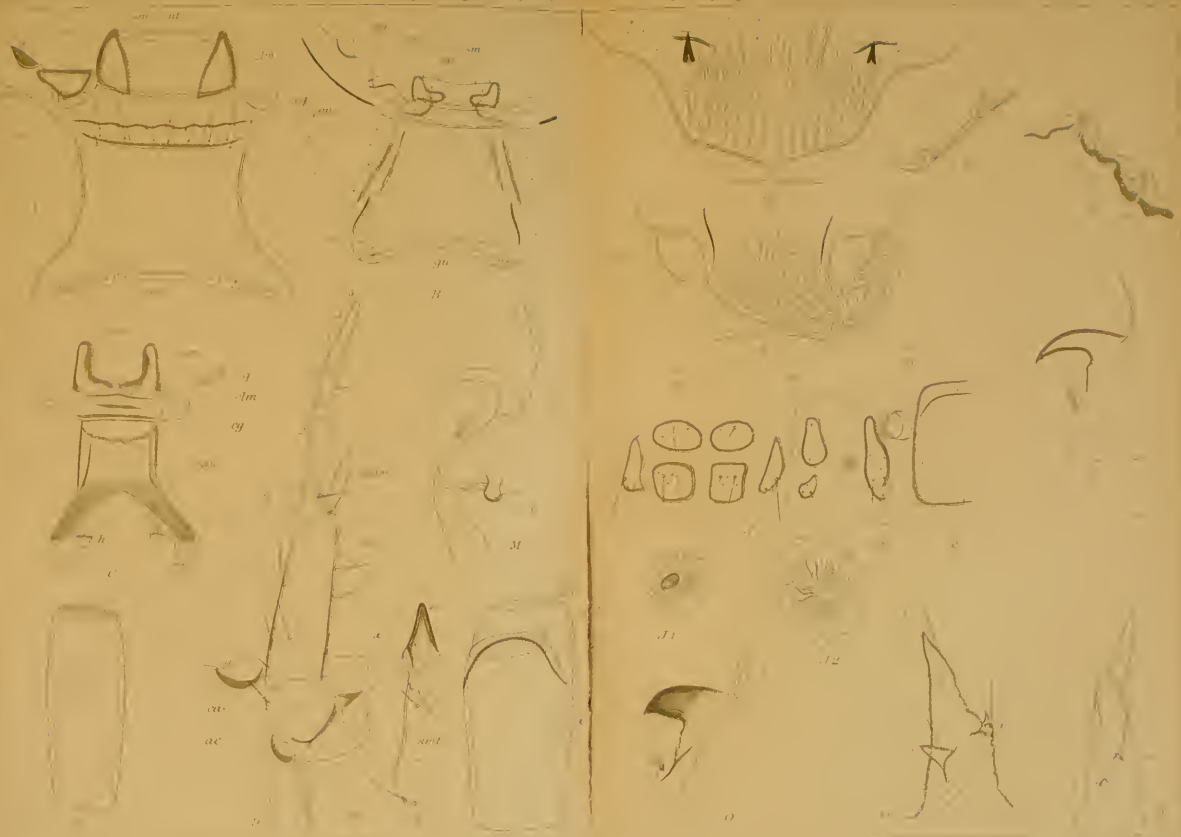
Dromius

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Verlag von Gustav Fischer in Jena
Lith.Anst.v.A.Wesser Jena

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Gustav Fischer