

riert. Vorläufig scheint mir die Gattung *Zygonemertes* noch zu den typischen Vertretern der Holo rhynchocoelomia zu gehören. Daß Coe sie zwischen *Emplectonema* und *Nemertopsis* stellt (6), ist wahrscheinlich nur ein Versehen; in seiner systmatischen Übersicht rechnet er sie zu den Amphiporiden.

#### Literatur.

- 1) Verrill, The marine Nemerteans of New-England and adjacent Waters. Trans. Conn. Acad. vol. 8. 1892.
- 2) Montgomery, Descriptions of new Metanemerteans, with notes on other species. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Bd. 10. 1898.
- 3) Coe, Papers from the Harriman Alaska Expedition. XX. Nemerteans. Proc. Washington Acad. Sciences. vol. III. 1901.
- 4) —, Harriman Alaska Expedition. vol. XI. Nemerteans. 1904.
- 5) Bürger, Nemertini. Bronns Klassen und Ordn. des Tierreichs. 1897—1907.
- 6) Coe, Nemerteans of the West and Northwest coasts of America. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. vol. 47. 1905.

### 4. Die Metamorphose des Gelbrands (*Dytiscus marginalis* L.).

#### Vorläufige Zusammenstellung.

Von Hans Blunck.

eingeg. 9. November 1915.

Inhaltsfolge: Das Ei — Embryonalentwicklung (Dauer und Prozeß) — Schlüpfakt der Larve — Morphologie der Larve — Aufenthalt — Schwimmprozeß — Atmung — Gesichtssinn — Nahrung — Nahrungserwerb — Giftwirkung des Larvenbisses — Verdauung — Biologische Bedeutung der Rectalampulle — Entwicklungsdauer — Häutung — Vorbereitungen zur Puppenruhe — Die Puppenwiege — Umwandlungsprozeß der Larve in die Puppe — Morphologie der Puppe — Puppenleben — Das Schlüpfen der Imago — Ausfärbungsprozeß und Aushärtung des Käfers — Die Gesamtentwicklungsdauer und ihre Faktoren.

Der nachstehende Aufsatz holt die in meinem Artikel über die Biologie des Gelbrands (vgl. die letzten Nummern dieser Zeitschrift) aus äußeren Gründen zurückgestellte Darstellung der Metamorphose dieses Käfers nach.

Die Eier des Gelbrands sind durch bedeutende Größe ausgezeichnet. Sie sind wurstförmig und messen in der Länge rund 7 mm, im Durchmesser 1,2 mm. Eine leichte Krümmung in der Längsrichtung wird den Eiern durch Druck im Ovarium und durch den Legesäbel bei der Ablage gegeben.

Die Dauer der Embryonalentwicklung schwankt je nach der Temperatur zwischen 8 Tagen und mehreren Monaten. Sie beträgt bei 28° C 9 Tage, bei 20° 11 Tage, bei 16° 14 Tage, bei 12° 20 Tage, bei 8° 40 Tage und dürfte bei 4—6° zum Stillstand kommen.

Frisch abgesetzte Eier sind blaßgelb, weich und leicht verletzlich.

Chorion und Dotterhaut liegen dem Keimhautblastem fest auf. Bereits in den ersten Tagen der Embryonalentwicklung nehmen die Eier in dessen große Wassermengen auf, wachsen dadurch scheinbar und werden prall und elastisch. Der sich langsam steigernde Innendruck bringt schließlich das Chorion zum Platzen, so daß die reifen Embryonen nur noch von der Dotterhaut umhüllt sind.

Aus der Embryonalentwicklung ist die Anlage eines Extremitätenpaares am 1. Abdominalsegment bemerkenswert, das gleichzeitig und gleichgestaltig mit den übrigen Beinpaaren auftritt, bald aber eine saugnappförmige Einstülpung erhält und in dieser ein gelbes Secret zu produzieren beginnt. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß dieses ölarartige Secret die Oberfläche des Embryo geschmeidig zu erhalten und schließlich das Ausschlüpfen der Larve zu erleichtern hat.

Die ersten Eigenbewegungen stellen sich in Gestalt von Kontraktionen des Rückengefäßes bereits zu Beginn des letzten Drittels der Embryonalentwicklung ein. Einige Tage später führt der Keimling auch Kontraktionen des ganzen Körpers, Neigungen des Kopfes und zuckende Bewegungen mit den Extremitäten aus. Er ist reif und bereitet sich, die Eihüllen zu sprengen.

Während der letzten Minuten vor dem Schlüpfen werden die Bewegungen des Embryo lebhafter und energischer. Die Ringmuskulatur kontrahiert sich in regelmäßigen Intervallen, und der Kopf wird gegen den vorderen Eipol vorgetrieben. Auf der Stirn steht jederseits ein kleiner, spitzer, stark chitinisierter Eizahn, der bei den nickenden Bewegungen des Kopfes die Dotterhaut ritzt. Auffallenderweise platzt schließlich die Hülle bei *Dytiscus* durchaus nicht immer in der von den Eizähnen bestrichenen Linie, sondern oft in einem T-förmigen Spalt, dessen einer Schenkel über den Kopf nach dem Thorax zu in der dorsalen Mittellinie zieht, und dessen anderer Arm quer über dem Vorderpol des Eies gelegen ist. Die Öffnung des Spaltes erfolgt unter dem von dem Embryo ausgeübten Druck ganz plötzlich, und im selben Moment gleitet auch schon die Larve überraschend schnell unter lebhaften Kontraktionen und Dilatationen des ganzen Körpers aus der zurückbleibenden Hülle heraus. Der ganze Schlüpfprozeß dauert höchstens 2 Minuten. Da der vordere Eipol dem Zugang zur Eiloge zugekehrt ist, genügen einige wurmförmige Bewegungen, das Tier bis zu dem klaffenden Spalt in der Pflanze zu befördern. Dann schiebt sich die Larve mit langsam schwingendem Vorderkörper aufwärts aus dem Loch, und nachdem sie noch einen kurzen Moment wie ein starrer Stab lotrecht, beinahe parallel zum Stengel, hervorgeragt hat, schlagen die bis dahin dem Körper fest anliegenden Beine plötzlich nach außen. Dann befreit das Tier auch sein Abdomen, und in derselben Minute, in der es seine Wiege verlassen hat,

ruht es, auf seinen großen, starken, befiederten Beinbogen schwebend, im Wasser.

Frisch geschlüpfte Larven sind bestrebt, so schnell wie möglich den Wasserspiegel zu erreichen und in die Atemstellung zu gelangen. Normalerweise haben die jungen Tiere etwas größere Schwierigkeiten, zur Oberfläche aufzusteigen als die älteren Larven und ersticken daher leichter. Sie sind etwas schwerer als Wasser und würden schnell zu Boden sinken, wenn sie nicht ähnlich wie manche Meereskruster durch ihre weit ausgelegten Extremitäten und die langen, sich horizontal einstellenden Haare der Beine sowie des Hinterleibs im Wasser schwebend erhalten würden. Die Länge der Extremitäten und der Körperhaare ist in der Tat verhältnismäßig viel bedeutender als bei den erwachsenen Individuen. In der Regel genügen einige wassertretende Bewegungen der Beine, das Tier zum Wasserspiegel emporzuheben.

Während der scheinbaren Ruhe in der Atemstellung vollzieht sich ein bedeutendes Längen- und Dickenwachstum der Tiere. Die enormen gestaltlichen Veränderungen, die sich innerhalb weniger Minuten während und nach dem Schlüpfen abspielen, sind es, welche das Studium dieser Periode so anziehend gestalten. Es ist kaum faßbar, daß das 1,4 cm lange Tier mit den fast 9 mm langen, lebhaft schwingenden Beinen und dem großen, breiten Kopf noch vor knapp einer Stunde zu einem kleinen Cylinder von nur 8 mm Länge und 2 mm Breite zusammengedrückt war, und daß dasselbe Individuum, das so ganz das flüssige Element zu beherrschen und mit ihm verwachsen zu sein scheint, erst soeben im Mesenchym einer Pflanze dem Ei entstiegen ist! In der Tat sind die Formwandlungen und die Größenzunahme der Larve in der ersten Stunde ganz erstaunlich und fast bedeutender als während des ganzen restlichen Teils des ersten larvalen Stadiums. Das Tier mißt beim Schlüpfen 10 mm, nach 90 Minuten 15 mm und 6 Tage später 21 mm.

Frisch geschlüpfte Larven sind ähnlich gefärbt wie die noch von der Eihülle umschlossenen reifen Embryonen, also lichtweiß mit dunkleren Tönen an der Ventralseite und schwarzgrauen Haaren. Die Tiere dunkeln indessen schnell nach und nehmen bald einen gleichmäßig braunen Ton an.

Die eben geborenen Larven sind äußerst weichhäutig, leicht verletzlich, ganz wehrlos und infolge ihrer auffallenden Färbung mannigfachen Gefahren ausgesetzt. Viele werden eine Beute der Fische, der Frösche und Molche, und selbst vor größeren Wasserinsekten dürften sie nicht sicher sein. Die Tierchen sind dementsprechend scheu und ergreifen bei der geringsten Bewegung die Flucht.

Innerhalb weniger Stunden vollzieht sich indessen ihre Aushärtung

und ein dementsprechender Wandel in ihrem Wesen: Aus dem furchtsamen Flüchtling wird ein kühner Räuber, der unter dem Kleingetier seines Wohngewässers aufzuräumen beginnt, und gar nicht so selten ist sein erstes Opfer ein schwächeres Individuum der eignen Art.

Die Larve des *Dytiscus* hat den Typus der caraboiden Jugendformen (Campodeatypus) im wesentlichen bewahrt, in Konsequenz ihrer Lebensweise aber doch mancherlei morphologische Wandlungen erfahren und sich in der Anpassung an das Wasserleben beträchtlich modulationsfähiger erwiesen als die Imago.

Wie bei den Larven der Carabiden ist der Körper langgestreckt, ziemlich deutlich in Kopf, Brust und Hinterleib gegliedert und mit wohlentwickelten Extremitäten ausgerüstet. An diesen hat in erster Linie die Anpassung an das Wasserleben eingegriffen.

Die Anhänge der Brust sind zu sechs schlanken, mit langen Haarkämmen besetzten Schwimmbeinen umgestaltet, die untereinander im Gegensatz zu den Beinen der Imago ziemlich gleichgebaut sind. — Am spatelförmigen Kopf lassen sich vor den sechs punktförmigen Larvenaugen, neben denen ein siebenter hellerer Fleck auffällt, die kurzen Fühler als erstes Extremitätenpaar ohne weiteres nachweisen. Die Homologisierung der übrigen Kopfanhänge macht aber Schwierigkeit.

Die Beißmandibeln der Laufkäferlarve sind zu langen, spitzen Sicheln umgestaltet, die an der Innenseite mit einer fast zum Rohr geschlossenen Rinne versehen, also nach Art der proteroglyphen Schlangenzähne gebaut sind. Durch diese Rinne saugt die Larve ihre Beute aus. Die Nahrung betritt den Kanal durch einen Porus kurz hinter der nadelscharfen Spitze und verläßt die Mandibeln durch einen zweiten Porus an der Basis, um hier in die Mundhöhle überzutreten. Die ursprüngliche Mundöffnung ist geschlossen oder, besser gesagt, zugeklemmt, die Mundhöhle aber in zwei seitliche Zipfel ausgezogen, die unter den vorspringenden Stirnwinkeln nach außen münden. Ihre Öffnungen decken sich mit den Basalporen der Mandibeln, so daß die Überleitung der Nahrung sichergestellt ist. Die Vielseitigkeit der Mandibeln hat die Maxillen entlastet. Beide Paare sind dementsprechend zu reinen Sinnesorganen umgestaltet und fühlertförmig geworden. Sie beherbergen wie die Fühler Organe des chemischen Sinnes.

Von der Mundhöhle aus betritt die Nahrung den Darm, der des weiten Kropfes der Imago und auch des Kaumagens entbehrt, wohl aber einen langen, blindsackförmigen Anhang des Rectums zeigt, der einer außerordentlichen Längenausdehnung fähig ist.

Mit dem Darmtractus sind auch die Organe der Sauerstoffernährung in Mitleidenschaft gezogen. Der tracheale Apparat ist stärker umgestaltet als bei der Imago, obgleich auch die Larve ihr Sauerstoff-



bedürfnis direkt aus der Atmosphäre deckt, also durch Stigmen atmet. Diese Stigmen sind aber mit Ausnahme eines Paares alle rudimentär, bei jungen Larven sogar völlig geschlossen. Nur das letzte abdominale Stigmenpaar dient der Inspiration, ist entsprechend hoch ausgestaltet und gleichzeitig an das Körperende verlagert worden. Diese Lage wurde dadurch erreicht, daß das bei den Carabidenlarven wohlausgebildete, aber stets stigmenfreie 9. Hinterleibssegment ebenso wie das 10. eingeschmolzen wurde und das Stigmenpaar des 8. Leibesringes von der Segmentmitte nach hinten rückte. Von den nunmehr in Afterhöhe gelangten Stigmen ziehen zwei mächtige Tracheenstämme an den Seiten des Larvenkörpers bis in den Kopf und versorgen durch Nebenzweige alle Organe. Bemerkenswert und noch ungeklärt ist eine schwarze Pigmentierung der Hauptstämme, die auch bei der *Hydrous*-Larve wiederkehrt.

Zum Schutz gegen das zahllose Raubgesindel des süßen Wassers ist die *Dytiscus*-Larve stärker chitinisiert als die Jugendform der an Land lebenden Vettern. Besonders der Rücken ist kräftig gepanzert, so daß die sehr hoch entwickelte Rumpfmuskulatur gute Insertionspunkte findet. Am Leibesende fallen zwei kleine gefiederte Anhänge auf, die gelenkig gewordenen Styli der Carabiden, die übrigens ziemlich sicher den Parameren der Imago homolog sind. Sonstige Eigentümlichkeiten, die an dieser Stelle bemerkenswert wären, besitzt der Körper der *Dytiscus*-Larve nicht.

Die geschilderten anatomischen Verhältnisse lassen voraussehen, daß die Larve noch mehr ein ausgesprochenes Wassertier ist als die Imago. In der Tat verläßt die Jugendform des *Dytiscus* das flüssige Element vor Beendigung der larvalen Periode freiwillig überhaupt nicht. Sie bleibt bis zu ihrer Verpuppung an das Gewässer gefesselt, in dem sie geboren ist und geht zugrunde, wenn dieses austrocknet oder die Nahrung in ihm versiegt. In ihrem Element weiß sie sich anderseits sehr geschickt zu bewegen. Wie der Käfer liebt die Larve die pflanzenreiche Uferzone, sucht aber gelegentlich das freie Wasser auf und entfaltet hier im besonderen ihre Schwimffertigkeit, in der sie unter den Dytiscidenlarven nur von *Acilius* und *Cybister* übertroffen wird.

Das spezifische Gewicht der *Dytiscus*-Larve ist nahezu = 1, je nach dem Ernährungszustand etwas größer oder geringer. Der Hinterleib ist spezifisch leichter als Kopf und Brust. Der Gewichtsverteilung entspricht die Haltung der Larve im Wasser. In der Ruhestellung trägt sie, mit den Beinen leicht an Pflanzen verankert, das Abdomen aufwärts gekrümmt, den Kopf abwärts geneigt, während die Brust mehr oder weniger horizontal bleibt. Das Tier wiederholt also die Form eines Fragezeichens.

Bei der geringsten Beunruhigung ergreift die Larve die Flucht. Die Fortbewegung im Wasser erfolgt vornehmlich mit Hilfe der Beine, die sich im Wasser in demselben Rhythmus bewegen wie bei den Laufkäferlarven an Land. Die *Dytiscus*-Larve »paddelt« sich also durchs Wasser, d. h. sie bewegt gleichwertige Beine wechselsinnig. Die Kleinheit und Schwäche der Extremitäten im Vergleich zur Körpergröße wird ersetzt durch behende Bewegung, weiten Ausschlag und schnellen Rhythmus. So schwimmt die Larve ziemlich flott, wenn auch langsamer als die Imago. Als Vertikalsteuer wirkt der Hinterleib, während die Beine vornehmlich die Seitensteuerung übernehmen. Das Abdomen wird zur Vorwärtsbewegung nur in besonderen Fällen herangezogen, bei eiliger Flucht und beim Nahrungserwerb. Dann treiben peitschende Vertikalschläge des Leibesendes den Körper beschleunigt durch das Wasser. Große Tiefen sucht die Larve nur ungern auf. Sie bevorzugt die oberflächlichen Schichten, und sucht diese, auch wenn sie vertrieben wird, stets bald wieder zu erreichen. Dieses Bestreben hängt mit der Atmungsform des Tieres zusammen.

Der Respirationsprozeß ist ziemlich eigenartig. Zur Erneuerung der Atemluft muß die Larve von Zeit zu Zeit wie der Käfer den Wasserspiegel aufsuchen und ihre Stigmen mit der Atmosphäre in Verbindung bringen. Zu dem Zwecke strebt das Tier in schräger Richtung mit Hilfe der Beine zur Oberfläche oder läßt sich von dem eignen Auftrieb emporheben. Das Abdomen wird aufwärtsgekrümmt und die beiden Styli horizontal von unten her gegen den Wasserspiegel ange-drückt. Der anale Pol taucht dank seiner Unbenetzbarkeit ein wenig über die Oberfläche empor, so daß durch die nun sich öffnenden beiden terminalen Stigmen der Luftaustausch erfolgen kann. Die Larve wiederholt beim Atmen die bereits beschriebene Ruhestellung mit dem Unterschied, daß die Beine jetzt nicht an Wasserpflanzen verankert sind, sondern frei im Wasser hängen. In der Atemstellung kann das Tier lange Zeit regungslos verharren, nur die Atemzüge versetzen den Rumpf in eine kaum merkliche Schaukelbewegung. Dieses Verhalten ändert sich indessen sofort, wenn sich in der Nähe des Tieres irgend etwas bewegt.

Der in sechs großen Punktaugen jederseits lokalisierte Gesichtssinn ist bei der Jugendform des Gelbrands viel höher organisiert als bei der Imago. Ein über das Wasser huschender Schatten, das sich im Winde bewegende Blatt, ein vorüberhuschender Fisch — nichts entgeht der Aufmerksamkeit des Tieres. — Die Reaktion ist je nach der Art des Sinnesreizes verschieden. Bei starken Störungen entflieht die Larve und sucht sich durch ein paar kräftige, sprungartige Bewegungen in dichtem Pflanzengewirr oder in der dunklen Tiefe in

Sicherheit zu bringen. Sind die sich bewegenden Gegenstände aber klein genug, so geht das Tier in Erwartung von Beute aggressiv vor.

Wie die Imago, so deckt auch die Larve des *Dytiscus* ihre Nahrung ausschließlich aus dem Tierreich, zieht aber hier ihre Betätigungsgrenzen etwas anders als der Käfer. Aus dem Speisezettel kann ich nach eigener Beobachtung folgende Stücke anführen: Regenwürmer, Blutegel, die Larven und Imagines der weitaus meisten Wasserinsekten, Wasserspinnen, Schnecken, Fische, Frösche, Molche und ihre Brut. Tote Tiere frißt die Larve für gewöhnlich nicht.

Der Nahrungserwerb vollzieht sich mit Hilfe anderer Mittel als bei der Imago. Während der Käfer auf Streifzügen durch das Wohngewässer nach Beute sucht und sie mit Hilfe des chemischen Sinnes aufspürt, läßt die Larve das Opfer an sich herankommen, um es aus der Lauerstellung heraus zu erlegen. Sie späht nach Beute aus, während der Käfer sie zu spüren sucht. Die Imago verhält sich wie der Jäger auf dem Pirschgang, die Larve wie der Schütze auf dem Anstand. Untergetaucht im Gewirr der Wasserpflanzen oder atmend hängt die Larve regungslos in der beschriebenen Ruhestellung. Wagt sich ein Beutetier, also etwa eine Kaulquappe, in ihren Gesichtskreis, so geht die Larve aus der Ruhe- in die Lauerstellung über, d. h. sie öffnet weit die Mandibeln, dreht den Kopf dem Opfer zu und richtet auf dieses die Fühler und Taster. Der Rücken wird noch etwas stärker gebeugt als bisher. Die Aufmerksamkeit des Tieres wird bereits auf Entfernungen von 5—10 cm hin erregt, es verharret aber in der Lauerstellung, bis sich das Opfer ihm fast zur Berührung genähert hat. In diesem Augenblick springt die Larve durch einen peitschenden Schlag des Abdomens blitzschnell auf die Beute los und schlägt mit fast unfehlbarer Sicherheit dem überraschten Opfer die Saugzangen tief in den Leib. Dann erst erfolgt mit Hilfe der Fühler und Taster die Untersuchung des Fanges auf seine genießbarkeit hin. Die Larve schnappt nach allen sich bewegenden Gegenständen, die nicht gar zu groß sind. Sie stürzt sich ebenso unfehlbar auf die Kaulquappe wie auf den menschlichen Finger und den von ihm gehaltenen Glasstab. Die außerordentlich scharfen und harten, von den mächtigen Kopfmuskeln bewegten Kiefer dringen in einen Pflanzenstengel so gut ein wie in den beschuppten Fisch. Voraussetzung für das Zugreifen der Larve ist nur, daß der Gegenstand sich bewegt oder bewegt wird. Ruhende Stücke werden in der Regel auch dann nicht angegriffen, wenn sie eine beliebte Nahrung darstellen. Es müßte denn schon sein, daß das Tier zufällig darauf stößt und sie dann mit Hilfe des chemischen Sinnes als erwünschte Beute erkennt. Normalerweise läßt sich die Larve bis zur Ergreifung der Beute nur vom Gesichtssinn leiten, erst dann tritt der chemische

Sinn in Funktion. Er bewirkt, daß Ungenießbares schleunigst wieder fortgestoßen, geeignet Befundenes aber mit aller Energie festgehalten wird, selbst dann, wenn sein Besitz wilde Kämpfe erfordert. Es ist kein Raubtier denkbar, das rücksichtsloser angreift, zäher kämpft und gieriger frißt als die Gelbrandlarve. Sie ist die Personifizierung der tierischen Wildheit und wäre sicherlich das Symbol derselben, wenn sie und dementsprechend die Folgen ihres Treibens augenfälliger wären. Auch unter den gegebenen Verhältnissen ist ihre Betätigung eindrucksvoll genug. Die Bewältigung kleiner Beutestücke gestaltet sich allerdings für den Beschauer wenig aufregend. Eine Kaulquappe ist durch die mörderischen Zangen sehr bald so zugerichtet, daß sie an keinen Widerstand mehr denken kann. Größere Opfertiere geben sich nicht so schnell gefangen. Der Molch schnappt mit dem Maul nach dem Leibe des Peinigers, der Frosch sucht sich mit Hilfe der Extremitäten zu befreien, und der Fisch versucht, durch seine Schnelligkeit zu entkommen. Währenddessen beschränkt sich die Larve darauf, sich mit den Mandibeln an ihrem Opfer verankert zu halten, haftet mit diesen allerdings so fest, daß sich leichter der Kopf vom Rumpfe trennt, als der Kiefer von der Beute. Trotz der geringen Aktivität des Räubers ermattet in der Mehrzahl der Fälle die Beute ziemlich schnell, auch dann, wenn sie ihm an Körperkraft augenscheinlich überlegen ist. Dieses Mißverhältnis findet darin seine Erklärung, daß die Larve, während sie sich scheinbar machtlos durch das Wasser schleppen läßt, keineswegs untätig ist. Sie vergiftet inzwischen das Opfer durch ein aus den Saugzangen austretendes Secret. Der Giftstoff ist enthalten in dem Magensaft der Larve, den diese in Form einer braunen Flüssigkeit ausbricht und in den Leib des Opfers entleert. Dieses Secret hat eine doppelte Wirkung. Zunächst betäubt und tötet es die Beute innerhalb kurzer Zeit. Dann aber führt es die Organe in den flüssigen Aggregatzustand über und macht sie erst dadurch für die eines eigentlichen Mundes entbehrende Larve aufnahmefähig. Der Magensaft des Tieres hat neben der neugewonnenen Giftwirkung seine auflösende Kraft beibehalten: Die Nahrung der *Dytiscus*-Larve wird außerhalb des Körpers verdaut. Präorale Digestion findet sich bei den Jugendformen aller Dytisciden, sowie bei ihren Verwandten und den Laufkäfern, im übrigen unter den Insekten meines Wissens nur bei den Larven einiger Neuropteren, die bekanntlich auch mit Saugmandibeln ausgerüstet sind.

Die Verdauung geht nach dem Gesagten bei der Gelbrandlarve mit dem Nahrungserwerb Hand in Hand. Die unter der Einwirkung des Magensaftes präoral verflüssigte Nahrung wird beim Absterben der Beute mit Hilfe einer pharyngealen Saugpumpe durch die Mandibeln



in die Mundhöhle und weiter in den Oesophagus und Chylusmagen befördert. Dabei verweilt die Larve gern atmend am Wasserspiegel. Festen Bestandteilen und gröberen Brocken ist der Zutritt in den Saugkanal durch einen an seinem Eingang aufgestellten Reusenapparat verwehrt. Die lösende Kraft des Mitteldarmsecretes geht aber anderseits so weit, daß von Insekten stets nur der Chitinpanzer, von Wirbeltieren nur formlos zusammengeballte Elemente der Stützsubstanz zurückbleiben. Nach ausgiebigster Durchknetung mit den Mandibeln, wobei sich diese und die Beine im Drehen und Wenden der Beute äußerst geschickt erweisen, werden die unverdaulichen Reste fortgestoßen, und die Larve sucht die Atemstellung zu gewinnen, um in Ruhe das Verdauungsgeschäft zu beenden. Dieses erschöpft sich in der Resorption des aufgelösten Nahrungsbreies, der ziemlich restlos von der Darmwand übernommen wird. Die abgehenden Kotmassen sind entsprechend gering. Nur selten stößt die Larve nach einer reichlichen Mahlzeit eine trübe Wolke flüssiger Excremente ins Wasser aus. Portier gibt neuerdings an, daß die Larve sich in Gefangenschaft von den Kotmassen durch Herausspritzen über den Wasserspiegel aus dem Aquarium befreit. Im Wasser bleibende Excremente sollen die Stigmen verstopfen, giftig sein und die Larve töten. Ich konnte dergleichen nicht beobachten. Auch ist wohl schwerlich anzunehmen, daß die Intelligenz der *Dytiscus*-Larven mit ihrem Aufenthaltsort wechselt. Es ist eher möglich, daß Portier das beim Sprung auf Beute vom Hinterleib der Larve aus dem Aquarium geschleuderte Wasser als den Kot des Tieres angesprochen hat. Bei dem genannten Autor findet sich in seinen umfangreichen Aufzeichnungen unter anderm noch eine merkwürdige Mißdeutung. Die Rectalampulle der *Dytiscus*-Larve ist oft sehr reichlich mit Flüssigkeit gefüllt und kann von dieser mit ihrem terminalen Zipfel bis in die Brust, ja sogar bis in den Kopf des Tieres vorgetrieben werden. Was dieser Vorgang physiologisch zu bedeuten hat, werden wir noch weiter unten zu würdigen haben. Hier sei nur festgestellt, daß es sich bei dem Inhalt der Ampulle in erster Linie um Wasser handelt, dem flüssiger Kot und Harn beigemischt sind. Portier spricht den Ampulleninhalt statt dessen als Reservoir an, in dem die Nahrung während des Beuteerwerbs bis zu gelegener Zeit ruht, dann in den Mitteldarm zurückgepumpt und hier resorbiert wird. Ohne weiter darauf einzugehen, daß diese Behauptung experimentell nicht gestützt ist, sei ihre Unhaltbarkeit durch die Überlegung bewiesen, daß der nach Portiers eignen Angaben giftige Kot- und Harninhalt des mit der Ampulle in untrennbarer Verbindung stehenden Rectums das Tier zugrunde richten müßte, wenn es in die resorbierenden Darmteile durch antiperistaltische Bewegungen zurückbefördert würde. In der Tat findet eine Aufspeicherung von

resorbierbaren Nahrungsstoffen im Darmsystem der *Dytiscus*-Larve nicht statt. Der den Darm betretende Nahrungsbrei wird im Gegenteil sehr schnell den Körpersäften einverleibt, so schnell, daß die Larve fast immer bereit ist, neue Nahrung aufzunehmen. Die Jugendform des Gelbrands ist immer hungrig, sobald sie über die ersten Tage hinaus ist. Ganz junge Tiere fressen täglich etwa drei mittelgroße Kaulquappen, die älteren aber 30, 40, ja 50 und mehr, sobald sie ihnen nur geboten werden und die Temperatur der Umgebung nicht zu niedrig ist. Der erbeuteten Nahrungsmenge entsprechend wachsen die Larven verschieden schnell heran.

Ihre Entwicklungsdauer wechselt. Unter den günstigsten Bedingungen, die wohl nur im Aquarium erreicht werden, sind sie nach gut 3 Wochen erwachsen, für gewöhnlich brauchen sie indessen bedeutend länger. Alle Lebensäußerungen der Larve, also auch ihre Freßlust, sind in hohem Maße abhängig von der Temperatur ihres Wohngewässers. An sehr kalten Tagen, wenn das Wasser unter 4° C mißt, stellen die Tiere den Nahrungserwerb ganz ein. Wasser über 30° C tötet sie, und zwischen 20 und 25° erreichen sie das Optimum ihrer Betätigungslust. Andererseits können sie bei kaltem Wetter wochen- und monatelang hungern, gehen aber bei hoher Temperatur ein, wenn sie nicht genügend ernährt werden. Im Freien dürften die im April geborenen Larven im Juni verpuppungsreif sein; von den später aus dem Ei geschlüpften haben die letzten Ende August das Reifestadium erreicht. Die anfangs nur 1½ cm messenden Tiere sind auf Fingerlänge herangewachsen, allerdings nicht, ohne sich inzwischen mehrfach gehäutet zu haben.

Der starre Chitinpanzer macht den Insekten ein Wachstum über den durch die Gelenkhäute gegebenen Spielraum hinaus unmöglich. Erst durch periodisches Abwerfen des alten Panzers und beschleunigtes Wachstum, solange die neue Haut noch weich ist, wird eine Größenzunahme ermöglicht. Die Häutungen sind Zeiten gesteigerter Anfälligkeiten bei allen Insekten. Sie sind wehrlos gegen alle kleinen und großen Feinde. Dieser Umstand dürfte die Ursache für die Erscheinung sein, daß die Zahl der Häutungen mit steigender Organisationshöhe der Insekten abnimmt. Mit jedem fortfallenden Hautwechsel wird ein Gefahrmoment eliminiert. Die recht ursprünglichen Eintagsfliegen häuten außerordentlich häufig, die Käfer und Schmetterlinge dagegen in der Regel nur 5—7 mal. Im Wasser ist die mit der Häutung verbundene Lebensgefahr wegen des dort aufs äußerste gesteigerten Kampfes ums Dasein besonders groß. Das mag die Ursache sein, weshalb die Dytisciden als Larve nur zweimal die Haut wechseln und damit, soweit die bisherigen Erfahrungen reichen, einen Rekord aufstellen. Mir persön-

lich ist es allerdings zweifelhaft, ob eine so tiefgreifende Änderung, wie der Fortfall eines Hautwechsels, sich zwischen die land- und wasserbewohnenden Caraboiden einschieben konnte. Die morphologischen Divergenzen beider erscheinen mir dazu nicht groß genug. Nach den mir vorliegenden Literaturangaben sollen aber die Laufkäfer drei- oder mehrmals häuten, und entgegen andern Angaben kann ich versichern, daß die *Dytiscus*-Larve nie mehr als zweimal die Haut wechselt, ehe sie zur Puppe wird. Nicht einmal notwendig werdende Regenerationen führen bei ihr, wie das sonst wohl der Fall ist, zu sekundären Häutungen.

Der Häutungsprozeß verdient besonders beschrieben zu werden. Die vor der Häutung stehende Larve stellt bereits einige Tage, zum mindesten mehrere Stunden vorher die Nahrungsaufnahme ein, wird faul und träge und verweilt länger als sonst in der Atemstellung. Jede Angriffslust ist geschwunden. Das Tier ist furchtsam und scheu und entflieht vor der sonst beliebtesten Beute, um baldigst hastig wieder zur Oberfläche emporzuklettern, die es schließlich überhaupt nicht mehr verläßt. Regungslos hängt die Larve mit geschlossenen Kiefern am Wasserspiegel, nur zuweilen zuckt ein Bein und verrät, daß das Leben nicht erloschen. Der Kopf ist scharf ventral geneigt, der Thorax stärker als sonst gekrümmt und etwas aufgetrieben. Während der scheinbaren Ruhe vollziehen sich im Innern die die Häutung vorbereitenden Prozesse. Die Häutungsdrüsen entleeren ihr Secret zwischen Hypodermis und Chitinpanzer und fördern dadurch die Loslösung der toten Haut. Die Tracheen arbeiten unausgesetzt, um den Körper mit frischer Luft zu durchspülen, die Leibesflüssigkeit aber wird durch geeignete Muskelkontraktionen nach dem Vorderende des Körpers getrieben. Damit tritt die Larve in die letzte Prophase der Häutung ein. Die Ansammlung der Leibesflüssigkeit in den vorderen Körperpartien bewirkt nämlich eine sich langsam steigernde Auftreibung derselben, die schließlich zu einem Platzen der alten Haut in der vorbereiteten Naht führt. Als solche ist die mediane Rückennaht anzusprechen, die sich in Scheitelhöhe in zwei nach den vorderen Stirnwinkeln ziehende Äste gabelt. Hier erfolgt schließlich die Aufspaltung. Wie von einer unsichtbaren Macht bewegt, gleiten plötzlich und ohne besonderes Vorzeichen im Prothorax die Tergithälften langsam auseinander, und in dem klaffenden Spalt wird blendend weiß die junge Haut sichtbar. Schnell erweitert sich der Riß bis in das 1. Hinterleibssegment und die Stirnecken des Kopfes hinein. Dann aber kommt der Spaltprozeß zum Stehen, und das Tier ist darauf angewiesen, seinen Körper aus der verhältnismäßig kleinen Öffnung herauszuziehen. Dieser Vorgang vollzieht sich indessen unter lebhaften peristaltischen Kontraktionen des ganzen Körpers ziemlich schnell. Gelblichweiß gleitet das Tier wie

vom eignen Gewicht gezogen aus der am Wasserspiegel hängenden alten Hülle heraus. Nach wenigen Minuten sind nur noch die Beine und die Kopfanhänge sowie das Leibesende mit der braunen Haut in Verbindung, und auch diese Organe befreit das Tier schließlich durch einige energische Kontraktionen des ganzen Körpers. Frei schwebt die Larve im jungfräulichen Kleid auf ihren weit ausladenden Beinbogen im Wasser, während die zusammengefallene alte Haut am Wasserspiegel zurückbleibt.

Untersucht man die braunen Reste, so läßt sich unschwer feststellen, daß der Hautwechsel sich keineswegs auf das Abwerfen des äußeren Panzers beschränkt hat, daß vielmehr alle chitinisierten Organe der Larve sich an der Häutung beteiligt haben, also auch der Vorderdarm, das Rectum mit seiner Ampulle und die Tracheen. Die cuticulare Auskleidung des Darmes verläßt den Körper natürlich durch Mund und After. Zu dem Zwecke muß sich der Mundverschluß zeitweilig öffnen. Er wird erst nach der Häutung wieder hergestellt. Die frisch gehäutete Larve besitzt einen offenen, breiten Mund. Das Abstreifen der in der alten Körperhülle zurückbleibenden Tracheen ist weniger leicht verständlich. Gelegentlich eigener Untersuchungen konnte ich das Problem lösen. Von den Tracheenhauptstämmen zieht in jedem Segment jederseits ein seitlicher blinder und lumenloser Ast nach der Körperwand, wo er angeheftet ist. Die Anheftungsstelle entspricht dem verlorenen Stigma, der Seitenast dem Stigmenhals. Bei der Häutung zerfallen die Tracheenlängsstämme in ebensoviele Abschnitte wie Stigmenpaare vorhanden sind. Beim Abstreifen der Haut werden sie an den Stigmenhälsen aus den neuen Tracheen herausgezogen. Daraus ist zu folgern, daß die frisch gehäutete Larve keine geschlossenen, sondern nur offene Stigmen hat. Das ist in der Tat der Fall. Nach der ersten Häutung schließen sich die Stigmen aber schnell wieder bis auf das letzte Paar, und bald ist selbst die Stelle, wo sie liegen, von außen kaum noch festzustellen.

Frisch gehäutete Larven sind bestrebt, baldigst die Atemstellung zu gewinnen. In dieser vollziehen sich an ihnen noch weitgehende gestaltliche Veränderungen. Der anfangs fast kugelige Kopf plattet sich ab zur Spatelform, ein eigentümlicher Knick in den Mandibeln verstreicht, der Mundverschluß wird wieder hergestellt, und die noch stark ineinander geschachtelten Segmente ziehen sich aus. Die tiefen Kerben zwischen den Körperringen gleichen sich aus, und die Intersegmentalhäute strecken sich. Das Volumen des Tieres steigt innerhalb einer Stunde bis auf das Doppelte; man möchte sagen: das Tier wächst zusehends, wenn es sich auch wohl eigentlich um Entfaltungsercheinungen handelt. Welche Kräfte bewirken das verblüffende



scheinbare Wachstum? Zunächst bläht die durch die Stigmen aufgenommene Luft das Tier auf. Viel wirkungsvoller aber arbeiten beträchtliche Wassermassen, die die Larve durch den noch offenen Mund dem Darm zuleitet. Bei frisch gehäuteten Tieren ist der Mitteldarminhalt in lebhaft fluktuierender Bewegung begriffen, eine Folge der schluckenden Bewegungen des Pharynx. Der Mitteldarm schwillt gewaltig an, drängt alle Organe der Leibeshöhle zusammen und drückt auf die Körperwand, die dadurch aufgeweitet und entfaltet wird. Das Wasser hält sich jedoch nicht lange im Mitteldarm auf, sondern passiert den Enddarm und tritt in die schlauchförmige Rectalampulle ein, die dadurch immens ausgedehnt und mit ihrem blinden Ende bis in den Kopf des Tieres vorgetrieben wird; eine höchst absonderliche Erscheinung, die die biologische Bedeutung dieses Anhanges in ganz anderm Licht erscheinen läßt, als Portier vermutete. Die Schwellung der Ampulle dehnt und entfaltet die neue Larvenhaut ähnlich wie der in das Geäder gepreßte Leibessaft die Flügel des Schmetterlings ausspannt.

Nicht jeder Larve glückt die Häutung. Jeder Hautwechsel bedeutet für die Insekten eine Krisenzeit. Vielen Individuen gelingt es überhaupt nicht, den alten Panzer zum Platzen zu bringen, andre bleiben mit den Extremitäten oder mit dem Kopf in der toten Haut stecken, und wieder andre sind nach der Häutung so erschöpft, daß ihnen die Kraft fehlt, zum Atmen aufzusteigen. Sie alle ersticken. Aber auch mit der geglückten Häutung ist die Gefahr noch nicht beendet.

Frisch gehäutete Larven sind naturgemäß äußerst weichhäutig, darum leicht verletzlich, ganz wehrlos und infolge ihrer auffallenden Färbung mancherlei Fährnissen ausgesetzt. In diesem Zustande werden viele eine Beute der Fische, Frösche und Molche und vor allem der eignen Schwestern, soweit diese nicht auch gerade in Häutungswehen liegen. Die gefährdeten Larven sind entsprechend scheu, ergreifen bei der geringsten Bewegung ihrer Umgebung die Flucht und hängen sich am liebsten in der Pflanzenzone des Ufers in Atemstellung auf. Solange die Mandibeln noch nicht erhärtet sind, können sie von ihren Waffen keinen Gebrauch machen. Während die Aushärtung vor sich geht, erfolgt aber auch eine lebhaft Chitinabscheidung in allen Teilen des Körpers, besonders an den Beinen, an der Kopfkapsel und an den Mundwerkzeugen. Die Mandibeln nehmen ihre sichelförmige Gestalt an und werden eingeschlagen. Der Mund schließt sich, und nach 6—12 Stunden ist die Larve fähig, ihre Waffen offensiv und defensiv zu verwenden. Gleichzeitig vollzieht sich auch ein dementsprechender Wandel in ihrem Wesen: die Raubtiernatur kommt wieder zum Vorschein, und die Larve fährt fort, unter den Mitbewohnern ihres Gewässers aufzuräumen.

Die Zahl der Häutungskrisen ist bei der *Dytiscus*-Larve, wie bereits erwähnt, verhältnismäßig sehr gering. Der 1. Hautwechsel erfolgt in der Regel nach Ablauf des 1. Achtels der larvalen Periode, der 2. bereits nach einem weiteren Achtel, und dann bleibt die Larve von weiteren Häutungen verschont, bis sie erwachsen ist und zur Verpuppung schreitet.

Beim Herannahen der Puppenperiode vollzieht sich im Wesen der Larve eine tiefgreifende Wandlung. Das Tier schnappt zwar noch gelegentlich nach Beute, läßt diese aber bald wieder fahren, um sich nach einer andern umzusehen, schwimmt viel hin und her, verharret auch in der Atemstellung immer nur kurze Zeit und verrät in allen Bewegungen eine tiefgreifende Unruhe. In den Seitenstigmen treten Luftbläschen auf, die bei plötzlichen Bewegungen des Tieres entweichen und aufperlen. Der Körper erscheint leicht gedunsen, die Segmenthäute im Thorax sind angespannt, und der Hinterleib ist in seinen Bewegungen steifer geworden. Die Fragezeichenform des Körpers beginnt, durch Abflachen der Kurven zu verstreichen. Die Larve hat Mühe, den fett-schweren Hinterleib in die Atemstellung zu bringen, die Beine arbeiten schwer, wenn sie das Tier durch das Wasser schleppen sollen. Die Larve hält sich mehr noch als sonst in der Uferzone auf und bewegt sich hier mehr kriechend als schwimmend im Gewirr der Wasserpflanzen. Die Zeit ihres Wasserlebens geht zu Ende. Das Wassertier ist auf dem Wege, sich in ein Landtier umzuwandeln, und die mit dieser Metamorphose verknüpften organischen Wandlungen vollziehen sich mit einer solchen Unerbittlichkeit, daß der Larve der Tod droht, wenn sie nicht rechtzeitig das nasse Element verläßt. Heute noch ein ausgesprochenes Schwimmsekt, müßte sie morgen im Wasser ertrinken. Es scheinen in erster Linie im Respirationssystem sich vollziehende Umschaltungen zu sein, die diese auffallende Wandlung bedingen. Im Aquarium erstickt trotz aller Aufsicht des Züchters stets ein großer Teil der Larven, weil man versäumt, sie rechtzeitig an Land zu bringen. Im Freien warten die Tiere indessen die drohende Gefahr nicht ab, sondern erklettern an einer seichten Stelle rechtzeitig das Ufer. Eine phylogenetisch lehrreiche Erscheinung: als Larve und als Imago hat sich der Gelbrand an das Wasserleben angepaßt, zum tiefgreifendsten Akt der Metamorphose aber wird er an das Land zurückgezwungen, um hier nach Art seiner Vorfahren die Puppenruhe durchzumachen.

(Fortsetzung folgt.)

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1916

Band/Volume: [47](#)

Autor(en)/Author(s): Blunck Hans [Johann Christian]

Artikel/Article: [Die Metamorphose des Gelbrands \(\*Dytiscus marginalis\* L.\). 18-31](#)