

Inw. no 336.

873

TARTU ÜLIKOOI ZOOLOOGIA-INSTITUUDI JA -MUUSEUMI TÖÖD
ACTA INSTITUTI ET MUSEI ZOOLOGICI UNIVERSITATIS TARTUENSIS

N^o 1

Thanatose des grossen Rosskäfers *Geotrupes stercorarius* L.

Von

Alexander Audova

Mit 5 Textabbildungen

Tartu, _____

no 336

Tartu, 1929

Est A-3880

T. 1929
893

TARTU ÜLIKOOI ZOOLOOGIA-INSTITUUDI JA -MUSEUMI TÖÖD
ACTA INSTITUTI ET MUSEI ZOOLOGICI UNIVERSITATIS TARTUENSIS

N^o 1

Thanatose des grossen Rosskäfers *Geotrupes stercorarius* L.

Von Alexander Audova
Tartu, 1929

Alexander Audova

Mit 5 Textabbildungen

Est A-3880
Tartu Ülikooli
Raamatukogu
00000

Tartu, 1929

Äratrük ajakirjast „Zeitschrift f. Morph. u. Ökologie der Tiere“, 13 köide,
ilm. Leipzigs 1929.

i 23112876

Est. A

Tartu Ülikooli
Raamatukogu

34900

Das Buch ist ein sehr interessantes und wichtiges Werk, das die Geschichte der Wissenschaften im Altertum behandelt. Es enthält eine große Menge von Nachrichten über die Naturgeschichte, die Geographie, die Geschichte und die Kunst der alten Völker.

Die Darstellung ist sehr anschaulich und leicht verständlich. Die Sprache ist klar und prägnant. Das Buch ist ein sehr wertvolles Werk für die Wissenschaften im Allgemeinen und für die Geschichte der alten Völker im Besonderen.

Das Buch ist ein sehr interessantes und wichtiges Werk, das die Geschichte der Wissenschaften im Altertum behandelt. Es enthält eine große Menge von Nachrichten über die Naturgeschichte, die Geographie, die Geschichte und die Kunst der alten Völker.

Die Darstellung ist sehr anschaulich und leicht verständlich. Die Sprache ist klar und prägnant. Das Buch ist ein sehr wertvolles Werk für die Wissenschaften im Allgemeinen und für die Geschichte der alten Völker im Besonderen.

Das Buch ist ein sehr interessantes und wichtiges Werk, das die Geschichte der Wissenschaften im Altertum behandelt. Es enthält eine große Menge von Nachrichten über die Naturgeschichte, die Geographie, die Geschichte und die Kunst der alten Völker.

Die Darstellung ist sehr anschaulich und leicht verständlich. Die Sprache ist klar und prägnant. Das Buch ist ein sehr wertvolles Werk für die Wissenschaften im Allgemeinen und für die Geschichte der alten Völker im Besonderen.

Das Buch ist ein sehr interessantes und wichtiges Werk, das die Geschichte der Wissenschaften im Altertum behandelt. Es enthält eine große Menge von Nachrichten über die Naturgeschichte, die Geographie, die Geschichte und die Kunst der alten Völker.

Die Darstellung ist sehr anschaulich und leicht verständlich. Die Sprache ist klar und prägnant. Das Buch ist ein sehr wertvolles Werk für die Wissenschaften im Allgemeinen und für die Geschichte der alten Völker im Besonderen.

Das Buch ist ein sehr interessantes und wichtiges Werk, das die Geschichte der Wissenschaften im Altertum behandelt. Es enthält eine große Menge von Nachrichten über die Naturgeschichte, die Geographie, die Geschichte und die Kunst der alten Völker.

Die Darstellung ist sehr anschaulich und leicht verständlich. Die Sprache ist klar und prägnant. Das Buch ist ein sehr wertvolles Werk für die Wissenschaften im Allgemeinen und für die Geschichte der alten Völker im Besonderen.

Das Buch ist ein sehr interessantes und wichtiges Werk, das die Geschichte der Wissenschaften im Altertum behandelt. Es enthält eine große Menge von Nachrichten über die Naturgeschichte, die Geographie, die Geschichte und die Kunst der alten Völker.

Die Darstellung ist sehr anschaulich und leicht verständlich. Die Sprache ist klar und prägnant. Das Buch ist ein sehr wertvolles Werk für die Wissenschaften im Allgemeinen und für die Geschichte der alten Völker im Besonderen.

Das Buch ist ein sehr interessantes und wichtiges Werk, das die Geschichte der Wissenschaften im Altertum behandelt. Es enthält eine große Menge von Nachrichten über die Naturgeschichte, die Geographie, die Geschichte und die Kunst der alten Völker.

THANATOSE DES GROSSEN ROSSKÄFERS GEOTRUPES STERCORARIUS L.

Von

Privatdozent ALEXANDER AUDOVA,
Tartu (Dorpat), Estland.

Mit 5 Textabbildungen.

(Eingegangen am 20. September 1928.)

Einleitung.

Über die Akinese oder Immobilisation der Tiere ist schon eine größere Anzahl von Untersuchungen und zusammenfassenden Darstellungen veröffentlicht worden. Dennoch sind unter den tracheaten Arthropoden nur wenige Arten eingehender daraufhin untersucht. Zu den am besten studierten Tracheaten gehören *Carausius (Dixippus) morosus*¹, *Bacillus gallicus*², *Limnotrechus lacustris*³, *Blatta orientalis*⁴, *Arge Pagana*⁵, *Julus terrestris* und *Pachyjulus fuscipes*⁶ und manche andere.

Über den Totstellreflex oder die Thanatose (nach MANGOLD) des großen Roßkäfers habe ich in der Literatur nur wenige Angaben finden können. I. H. FABRE⁷ schreibt darüber folgendes: „Ich lasse in einer weitbauchigen Flasche ein paar Tropfen Schwefeläther verdampfen und tue zugleich am selben Tage gefangene Käfer hinein, einen gemeinen Mist- oder Roßkäfer (*Geotrupes stercorarius* L.) und einen der vorhin erwähnten schwarzen Prachtkäfer. In wenigen Augenblicken sind die beiden von den Ätherdämpfen betäubt. Schnell nehme ich sie heraus und lege sie auf den Rücken.

Ihre Haltung ist genau jener gleich, die sie unter dem Einfluß einer Erschütterung oder jeder andern Nervenerregung eingenommen haben

¹ SCHMIDT, P.: Katalepsie der Phasmiden. Biol. Zbl. **33**, 193 (1913).

² RABAUD, R.: L'immobilisation réflexe et l'activité normale des Arthropodes. Bull. biol. France et Belg. **53** (1919).

³ HOFFMANN, R. W.: Die experimentelle und biologische Hypnose bei *Limnotrechus lacustris*. II. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl. S. 193 (1921).

⁴ HOFFMANN, R. W.: Untersuchungen über experimentelle Hypnose bei Insekten und ihre Beziehung zum Berührungsreiz. I. Ebenda S. 71 (1921).

⁵ LÖHNER, L.: Über Tenthrediniden-Reflexe. Pflügers Arch. **180**, 250 (1920).

⁶ LÖHNER, L.: Untersuchungen über den sogenannten Totstellreflex der Arthropoden. I. Z. allg. Physiol. **16**, 16 (1914).

⁷ FABRE, J. H.: Ein Blick ins Käferleben. Übersetzung von A. PANNWITZ, Kosmos, Stuttgart. S. 74 f.

würden. Der Prachtkäfer hat die Füße ganz regelrecht auf Brust und Bauch zusammengelegt, der Roßkäfer hat seine nicht gefaltet, sie sind unregelmäßig ausgestreckt und steif, wie von der Starrsucht befallen. Sind die Tiere tot oder lebendig?

Nach ein paar Minuten erschauern die Füße des Roßkäfers ein wenig, die Lippentaster zittern, und die Fühler schwanken leicht. Dann bewegen sich die Vorderbeine, und noch ist keine Viertelstunde vergangen, bis auch die andern Beine sich regen. Genau in der gleichen Weise erwacht das durch eine Erschütterung in Regungslosigkeit versetzte Insekt zu neuer Lebenstätigkeit. . . .

Während sich der Prachtkäfer fast eine Stunde regungslos verhält (nach einer mechanischen Reizung, d. V.), bewegt sich der Roßkäfer nach Verlauf von ein paar Minuten heftig. Und selbst diese kurze Unbeweglichkeit kann ich nur selten herbeiführen.“

E. RABAUD¹ schreibt: „*Geotrupes stercorarius* L. cesse toute activité à la suite d'une excitation conjuguée: pression légère du métasternum, extension complète de la tête obtenue en appuyant sur l'extrémité antérieure. L'intensité de l'excitation a ici une grande importance, car une pression trop forte du métasternum produit une excitation mobilisante. On accentue l'immobilisation en pressant légèrement la tête entre les mors de la pince.“

In der 1928 erschienenen Arbeit von O. E. BLEICH findet man über *Geotrupes* nur wenige und kurze Angaben². Es wird nämlich angeführt, daß bei der Ausübung des Reizes die Rückenlage wichtig sei (S. 6). Äther und Benzin haben ein negatives Ergebnis in bezug auf das Hervorrufen der Thanatose bei den von BLEICH untersuchten zahlreichen Spezies gezeitigt (S. 7). „Mit fest angedrücktem Femur und mehr oder weniger eingekrümmter Tibia und Tarse sieht man *Geotrupes silvaticus* PANZ. in Thanatose“ (S. 11). Als maximale Dauer der Thanatose bei *Geotrupes silvaticus* bei erstmaligem Reiz wird 0,3 Minuten angegeben (S. 20). Die Dauer der Thanatose variiert je nachdem, ob schwache oder starke Reize angewendet werden (0,05 bis 0,3 Minuten, S. 22).

Schon in den vorgeführten Zitaten finden wir widersprechende Angaben (Ätherwirkung!). Außerdem ist alles das recht wenig und teils fehlerhaft (Bedeutung der Rückenlage!)

Wie schon aus den angeführten Zitaten zu ersehen, kann bei der Thanatose des Roßkäfers die Stellung der Extremitäten eine verschiedene sein, nämlich eine ausgestreckte (FABRE) oder angezogene (BLEICH). Welche sind nun die Faktoren, die diese oder jene Extremitätenstellung

¹ RABAUD, E.: L'immobilisation réflexe et l'activité normale des Arthropodes. Bull. biol. France et Belg. **53**, 41 (1919).

² BLEICH, O. E.: Thanatose und Hypnose bei Coleopteren. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **10**, 1 (1928).

hervorgerufen? Diese Frage zu lösen und überhaupt die Thanatose des großen Roßkäfers eingehender zu erforschen, war die Aufgabe dieser Arbeit, die hauptsächlich im Sommer des Jahres 1927 ausgeführt wurde. 1928 wurden noch einige ergänzende und kontrollierende Beobachtungen ausgeführt.

Thanatoseformen (Stellung der Extremitäten).

Im oder unter einem Misthaufen finden wir den Roßkäfer gewöhnlich mit ganz an den Körper angezogenen Beinen (Abb. 1). In dieser Stellung ist eine jede Tibia ziemlich nahe an das Femur flektiert und die Femoren sind dicht an die Thoraxsegmente angedrückt. Die vorderen Tibiae sind dabei *vor* den Femoren, die mittleren und hinteren Tibiae aber *hinter* den betreffenden Femoren gelegen. Die vorderen Tarsen sind im Bogen gekrümmt und nach hinten, selten nach oben — bei der Rückenlage des Käfers — oder sogar nach vorn gerichtet (Abb. 1 *b*). Die Tarsen der anderen Beine sind ebenso nach hinten gerichtet. Die Haltung der

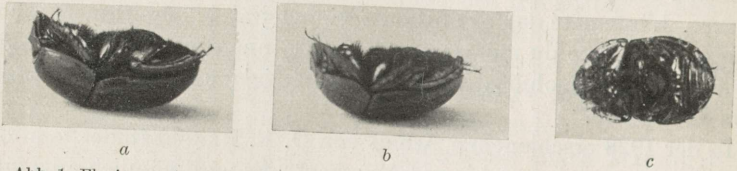


Abb. 1. Flexionszustand des Roßkäfers. Vordertarsen bei *a* flektiert, bei *b* extendiert.

Beine ist eine symmetrische. Die Fühler sind nach hinten gerichtet und, an dem medianen Rande der unteren Seite des Auges vorüber, mit den eine Kugel bildenden Endgliedern auf den vorderen unteren Teil des Prothorax gelegt. Der Kopf ist ventralwärts eingekrümmt, so daß die dorsale Fläche des Kopfes bei der Rückenstellung des Insektes mit der horizontalen Fläche einen Winkel von ungefähr 90° bildet. Auch der Prothorax war öfters ventralwärts eingekrümmt, so daß der hintere Rand des Thoraxschildes von den vorderen Rändern der Elytren merklich abstand. Obgleich bei der Thanatose mit angedrückten Extremitäten außer Flexoren der Tibiae und Tarsen noch Promotoren und Levatoren des Beines kontrahiert sind, trotzdem ist es zweckmäßig der Kürze wegen die beschriebene Form als *Thanatose im Flexionszustande* oder auch einfach als *Flexionszustand* zu bezeichnen.

Bei der zweiten charakteristischen Thanatoseform ist die Stellung der Extremitäten eine gerade umgekehrte, d. h. ausgestreckte (Abb. 2 bis 4). Die Vorderbeine sind dabei zum Kopfe, die Mittel- und Hinterbeine aber zum Hinterkörper zu gerichtet. Bei dem auf dem Rücken liegenden Käfer erheben sich die Hinterbeine von der horizontalen Fläche bis zu einem Winkel von 60° und in manchen Fällen sogar über dieses

Maß. Die Vorder- und die Mittelbeine bilden aber mit derselben Fläche einen viel spitzeren Winkel, nämlich bis 45° , gewöhnlich aber weniger Grad. Oft aber waren die Mittelbeine bei dem Liegen auf dem Rücken



Abb. 2. Extensionszustand.

beinah horizontal, wobei ihre Tibiae ziemlich häufig lateralwärts von den Hinterfemoren gelegen waren (Abb. 3 *b*). Häufig waren auch die Vorderbeine beinahe horizontal gelegen (Abb. 2 *b* und *c*). Die Beine waren gerade oder beinahe gerade ausgestreckt. Die Tarsen aller Beine sind ausgestreckt. Gewöhnlich ist die Ausstreckung der Extremitäten eine symmetrische, ziemlich selten mehr oder weniger unsymmetrische (Abb. 4 *c*).

Die Stellung der Fühler ist dieselbe, wie im Flexionszustande. Eine Einkrümmung des Kopfes und des Prothorax wurde nicht beobachtet. Im Gegensatz zum Flexionszustande bezeichnen wir die Thanatose mit ausgestreckten Beinen als *Extensionszustand*.

Bisher wurden nur diese zwei extremen Beinstellungen beschrieben. Faktisch sind zwischen diesen alle möglichen *Zwischenstellungen* vertreten. Bei manchen Individuen sind Mittel- und Hinterbeine ziemlich



Abb. 3. Extensionszustand. *a* Gewöhnliche Beinstellung. *b* Das Mittelbein ist horizontal gelegen (Tibiaende und Tarse zu sehen!). *c* Thanatose im Stehzustande.

flektiert (Abb. 4 *b*). Ziemlich oft wird eine mittlere Stellung der Beine beobachtet, wobei die Femoren derselben gerade lateralwärts abstehen (ungefähr perpendikular der medianen Ebene) und bei der Rückenstellung des Käfers beinahe horizontal liegen (Abb. 4 *d*). Überhaupt ist die Man-

nigfaltigkeit der Beinstellungen sehr groß und sie ist von der Reizart, der Reizintensität, von den physiologischen Zuständen und wahrscheinlich auch von individuellen Variationen abhängig. So z. B. sind bei wiederholten Thanatosen die Extremitäten weniger ausgestreckt. Am häufigsten sind jedoch die extremen Flexions- und Extensionszustände zu beobachten.

Bewegungen bei der Thanatose.

Die Unbeweglichkeit bei der Thanatose ist eine ziemlich vollständige, aber lange keine absolute. Ganz gewöhnlich sind die Bewegungen der *Maxillartaster* und kaum sind sie jemals einige Sekunden vollständig unbeweglich. Ihre größeren Excursionen lateralwärts sind keinesfalls sehr oft zu beobachten, doch sind beständig kleinere Bewegungen zu bemerken, bei denen gewöhnlich die Taster zum Munde hin gebogen sind. Oft sind diese Bewegungen minimale. Zeitweilig bringt nur das Endglied

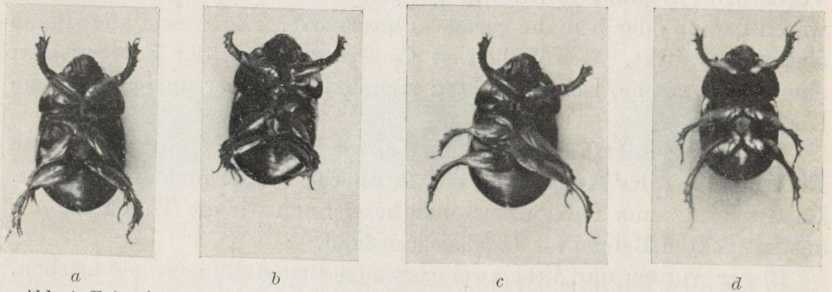


Abb. 4. Extensionszustand. *a* Gewöhnliche Beinstellung. *b* Mittel- und Hintertibiae flektiert. *c* Unregelmäßige Beinstellung. *d* Mittlere Beinstellung.

des Tasters deutlicher bemerkbare Bewegungen hervor. Ganz gewöhnlich, mindestens periodisch auftretend, schienen das Zittern oder die Zuckungen der *Fühler* zu sein. Selten sind *Kaubewegungen* zu sehen, welche sogar sehr lebhaft sein können. Bewegungen der *Tarsen* sind beim Flexionszustand sehr selten zu beobachten, so daß in diesem Zustande die Unbeweglichkeit eine vollständiger ist. Öfter zeigten sich Bewegungen der Tarsen im Extensionszustand, besonders bei wiederholten Thanatosen. In manchen Fällen zuckten alle Tarsen ohne einen gemeinsamen Rhythmus, in anderen Fällen aber bewegten sich nur einzelne Tarsen. Bei demselben Käfer war auch das Tempo der Zuckungen der differenten Tarsen ein verschiedenes. Es fand ziemlich oft im Extensionszustande eine zitterähnliche Bewegung der *Beine* statt, bei welcher die Exkursionen recht klein waren. Doch ein Zittern schien öfter und stärker vertreten zu sein bei Individuen, die schwerer in die Thanatose verfallen, und auch noch bei wiederholten Thanatosen. Eine Beobachtung am Morgen des 10. VIII. 27 um 11 Uhr ($T^0 = 20,5^0 C$), die in freier Natur ausgeführt

wurde, zeigte, daß kein Zittern der Beine in der ersten Thanatose bei 3 von 20 Individuen zu bemerken war. Bei wiederholten Thanatosen, besonders im Fall von stärkerem Tonus, hervorgerufen durch einen stärkeren Reiz, traten auch bei anderen Zuckungen ein.

Eine verhältnismäßig langsame Bewegung entsteht durch die *Abnahme der Spannung* der Strecker. Oft geschieht diese Abnahme so langsam, daß dabei keine Bewegung überhaupt zu merken ist, doch ziemlich oft, insbesondere bei wiederholten Thanatosen, war die Abnahme der Streckerspannung eine dermaßen rasche, daß dieselbe als langsame Bewegung (langsames Herabsinken der Beine) deutlich unterscheidbar war. Wird ein Käfer im Extensionszustande auf die Beine gelegt, so ist die langsame Senkung des Körpers oft sehr gut zu bemerken (Abb. 3 c).

In zwei Fällen unter zahlreichen Beobachtungen war zur Zeit der Thanatose eine *Darmentleerung* zu beobachten.

Im äußersten Extensionszustand sind die Beinmuskeln sehr stark gespannt. Übt man gegen Tibia einen Druck aus und will man das Bein im Kniegelenk biegen, so ist ein starker Widerstand zu fühlen. Bei einem schnellen Stoß gegen Tibia fühlt sich der Widerstand beträchtlich kleiner an, wahrscheinlich weil in diesem Falle eine *reflektorische* Verstärkung der Extension sich verspätet. Das durch einen Druck oder Stoß in eine neue Lagegeführte Bein verbleibt nicht darin, sondern kehrt mehr oder weniger vollständig in die frühere Stellung zurück.

Der starke Spannungszustand, die oft ziemlich schnelle und sichtbare Abnahme der Streckung, das oft beobachtete Zittern der Beine und die zuweilen auch ruckweise Herabsetzung der Streckungsspannung — alle diese Tatsachen sprechen dafür, daß wir bei dem Extensionszustande mit einer tetanischen, nicht aber mit einer tonischen, Kontraktion der Muskeln zu tun haben. In Hinsicht der allmählichen Wiedererschaffung der Beine ist die Thanatose des Roßkäfers derjenigen der *Ranatra* gleich (HOLMES)¹.

Faktoren, die die Thanatose unter natürlichen Verhältnissen hervorrufen.

Es ist nun eine Frage, was für Reize eine Thanatose beim großen Roßkäfer in der freien Natur hervorrufen? Folgende Reize könnten in Betracht kommen:

1. *Optische Reize*,
2. *Mechanische Reize*, z. B.
 - a) Erschütterung, hervorgerufen durch ein Passieren von Wägen, Tieren oder Menschen.

¹ Zitiert nach MANGOLD, E.: Die tierische Hypnose. Erg. Physiol. 18, 79 (1920).

- b) Reibung oder Berührung, hervorgerufen durch das Scharren der Vögel im Misthaufen oder beim Passieren eines Pferdefußes, Rades usw.
- c) Umwerfen auf den Rücken,
- d) plötzlicher Stoß oder Schlag.

Es war etwas ganz gewöhnliches, daß die Mistkäfer ihre Bewegungen fortsetzten, dessen ungeachtet, daß man von ihnen den Mist entfernte und aufsolch eine Weise ein plötzlicher Zudrang von intensivem *Licht* zustande kam. Ebenso setzte die Bewegung der Mistkäfer im Blechkästchen fort, obgleich man den für das Licht undurchdringlichen Deckel, welcher auf demselben schon stundenlang gewesen war, abgenommen hatte. Sie krochen bald in den im Kästchen befindlichen Sand und Mist hinein. Ein Thanatosezustand erfolgte auch dann nicht, wenn man den Roßkäfer für einige Minuten auf der Erde mit einem undurchsichtigen Gegenstand völlig bedeckte, und dann denselben wieder plötzlich entfernte. Alles das beweist, daß ein plötzlicher Zudrang von Licht als Ursache der Thanatose nicht in Betracht kommen kann.

Ebenso ruft ein in der Nähe des Käfers sich bewegendes Objekt keine Thanatose herbei. Vor einem auf der Erde sich bewegenden Roßkäfer konnte man mit der Hand oder mit verschiedenen Gegenständen schwenken, ohne daß ein charakteristischer Thanatosezustand zu folgen brauchte.

Oft konnte man wohl ein Stillstehen bemerken, doch waren dabei die Fühler nicht so nach hinten gezogen, wie in der Thanatose. Ein derartiges Stillstehen dauerte gewöhnlich kurze Zeit, kaum manche Sekunden, die Dauer der Thanatose ist aber länger. So sind optische Reize aus unserer weiteren Betrachtung auszuschalten und es bleibt uns nun zu mechanischen Reizen überzugehen.

Mit einer Pinzette oder Stäbchen konnte man den Roßkäfer mit einer gewissen Vorsicht *umstoßen*, so daß er auf den Rücken fiel, ohne daß eine Thanatose erfolgt wäre. Und das war sogar in der freien Natur bei den ersten Versuchen der Fall, wo also keine Rede von einer Refraktibilität infolge vorhergehender Reize sein konnte. Es ist wohl wahr, daß die Roßkäfer, nach einem Umwerfen auf den Rücken, oft unbeweglich blieben, doch ist das bei vorsichtigem Verfahren verhältnismäßig selten der Fall. In diesen Fällen, wo Thanatose hervorgerufen wurde, könnten jedenfalls außer der Änderung der Körperlage noch bestimmte stärkere Berührungsreize oder Erschütterung in Betracht kommen.

In den Geleisen eines sandigen Weges konnte man ein Aufdenrückenfallen beobachten, welchem sogleich ein Umdrehreflex folgte. So ist das Umwerfen oder Umkippen auf den Rücken kein spezifischer Reiz zur Entstehung der Thanatose.

Die Frage, wie eine *Erschütterung* wirkt, ist nicht mehr so leicht zu lösen. Es würde wohl besondere Beobachtungen erfordern, um festzustel-

len, ob nicht z. B. eine durch ein Fahrzeug hervorgerufene Erschütterung die Ursache einer Thanatose sei. Es erwies sich, daß die auf dem Wege befindlichen Roßkäfer sogar nach dem Vorüberfahren des Fahrzeuges ihre Bewegung fortsetzen. Bei einem raschen Fahren und hartem Wege dürfte die Erschütterung dabei eine ohne Zweifel ziemlich starke sein. Sogar die Roßkäfer, welche kurze Zeit vor dem Vorüberfahren des Fahrzeuges unter den Mist gelegt wurden, waren nachdem immer noch in Bewegung, wie es nach der Entfernung des Mists zu beobachten war, oder wie man teils aus der Bewegung der Miststücke folgern konnte. Da aber diese verhältnismäßig wenig zahlreichen Beobachtungen den Umstand nur von einer Seite beleuchten, so schien es nötig, die Wirkung der Erschütterung noch näher zu verfolgen. Die durch einen Stoß mit dem Fuße gegen die Erde in der Nähe der Roßkäfer entstandene Erschütterung übte nicht die geringste Wirkung auf ihre Tätigkeit aus, falls dabei weder Sand noch Erde auf sie geworfen wurde.

Wenn man den Roßkäfer auf einem leicht zu erschütternden Tisch oder einer Bank kriechen ließ und dabei eine Erschütterung durch Klopfen hervorrief, so kröch der Käfer weiter, oder seine Bewegungen wurden direkt durch die Erschütterung erschwert. Im Anfange der Erschütterung war ein leichtes Zurückziehen der Fühler zu bemerken, eine Thanatose folgte jedoch nicht. Und nur bei wiederholter starker Erschütterung trat manchmal die charakteristische Thanatose *im Stehzustande* auf. Meistenteils aber folgte die Thanatose nicht einmal auf eine Erschütterung, die so stark war, daß die Käfer vom Tisch sichtbar in die Höhe geworfen wurden.

Merklich anders wirkte die *Erschütterung bei der Rückenlage* des Käfers: die Fühler zogen sich zurück, der Kopf krümmte sich ein und die Beine standen still sogar nach dem Aufhören der Erschütterung. Bei manchen Individuen standen die Beine jedenfalls nur während der Dauer der Erschütterung im Extensionszustande still, um dann später die Umdrehbewegungen wieder fortzusetzen. Es scheint darnach, daß durch die Beine eine Erschütterung unwirksam ist. In Wirklichkeit aber ist es nicht so. Wenn wir den Käfer mit der Pinzette an der Tibia fassen und mit einem Holzstäbchen wiederholt gegen die Pinzette schlagen, so überzeugen wir uns, daß ein typischer Extensionszustand entsteht. Wahrscheinlich ist für das Entstehen der Thanatose eine Erschütterung von bestimmter *Intensität* nötig. Falls aber der Käfer auf dem Tische sich in Bewegung befindet, so wird der Erschütterungsstoß dem Körper wenigstens durch die drei Extremitäten weiter übergeben und außerdem ist hier die Elastizität der Gelenke im Spiele. Deswegen steigt die Reizintensität nicht auf die nötige Höhe, um so mehr, als im Falle eines stärkeren Erschütterungsstoßes der Käfer sich in die Luft schwingt und so den stärkeren mechanischen Stößen entgeht. Daß die Erschütterung durch

die Elytren wirkt, davon kann man sich auf folgende Weise überzeugen. Es wird mit der Schere parallel dem medialen Rande in die Oberflügel geschnitten so, daß ein schmaler Flügelstreifen entsteht. Wenn man nun den abgebogenen Flügelstreifen mit der Pinzette anfaßt ohne den Hinterkörper zu berühren und gegen die Pinzette schlägt, so erfolgt gesetzmäßig die charakteristische Unbeweglichkeit im Extensionszustande. Zu demselben Ergebnis führt eine Erschütterung, wenn man mit einer Pinzette z. B. an dem dünnen hinteren Winkel des Prothorax oder an den Prothoraxseiten festhält.

Auf Grund dieser Ergebnisse entsteht die Frage, ob nicht vielleicht die Erschütterung eine Unbeweglichkeit dann hervorrufe, wenn das Insekt sich in einem in die Erde gegrabenen *Kanale* befindet, wo die Erschütterung auf dasselbe durch die Oberflügel, den Prothorax und die Beine stärker wirken könnte. Es schien, daß es so sein könnte. Ein Blechkästchen mit Käfern und Sand wurde auf ein leicht zu erschütterndes Brett gelegt und das letztere geschüttelt, und da erfolgte Unbeweglichkeit mindestens für einige Sekunden, sogar über $\frac{1}{2}$ Minute, wie man das infolge des Aufhörens des eigentümlichen Knisterns (oder Krabbelns), welches sonst durch die Bewegungen der Käfer entsteht, konstatieren konnte. Wenigstens eine Abnahme des Knisterns war gewöhnlich zu bemerken. Ob aber im gegebenen Falle nur die Erschütterung wirkte, ist fraglich. Es ist wahrscheinlich, daß infolge der Erschütterung von den oberen Teilen des Kanals Sand- oder Erdkrümchen oder auch Mistteilchen herunterfallen und dabei den Käferkörper berühren. Also könnte im gegebenen Falle die Unbeweglichkeit infolge des Reibungsreizes und nicht als Ergebnis einer stärkeren Erschütterung entstehen. Dafür scheint die Beobachtung zu reden, daß im feuchteren Sande die Wirkung der Erschütterung eine kleinere war, denn das Zerbröckeln des Sandes wird wohl geringer gewesen sein. Es muß bemerkt werden, daß man bei diesen Versuchen jedenfalls ziemlich stark schütteln mußte. Daß eine durch Fahrzeuge erzeugte Erschütterung beim Käfer im unterirdischen Kanal wahrscheinlich keine Thanatose hervorruft, dafür spricht die Erschütterung des Käfers im 15 Millimeter breiten Probierröhrchen: *die Thanatose folgte auch nicht auf eine ziemlich starke Erschütterung* (ein sehr kurzes Zurückziehen der Fühler nach hinten). Daß wir es bei den beschriebenen Versuchen nicht mit refraktären Individuen zu tun hatten, das wurde bewiesen durch die entsprechenden Reizungsversuche. Nach alledem kann die Erschütterung in der freien Natur wohl kaum als ein die Thanatose hervorrufender Reiz in Betracht kommen.

Die am häufigsten in der freien Natur vorkommende mechanische Reizung dürfte wohl die *Reibung* sein, die durch das Scharren der Vögel im Misthaufen usw. entsteht. Wird ein Pferdemisthaufen durchwühlt, so findet man die Roßkäfer darin gewöhnlich in Thanatose mit ange-

zogenen Beinen. So bleiben sie im Flexionszustande gewöhnlich 10—20 Sekunden bis einige Minuten (3—5 Min. und sogar mehr). Wird Mist durchwühlt, der schon durch die Käfer gelockert ist, so kann kein anderer Reiz, als eine Reibung in Betracht kommen. Der Körper wird dabei gegen die Mistteilchen oder auch gegen die untenliegende Erde gerieben. Man muß aber gleich bemerken, daß keineswegs auf jede Reibung eine Thanatose folgt: sonst wäre ja die Bewegung und das Wühlen wie in der Erde so auch im Misthaufen für den Roßkäfer ganz unmöglich, da doch dabei unvermeidlich eine Reibung stattfindet. Sehr oft kann man noch beobachten, wie in einem Misthaufen Roßkäfer in einer großen Menge sich betätigen, so daß der ganze Haufen sich in stetiger Bewegung befindet. Ohne jeglichen Zweifel findet dabei eine *merkliche Reibung zwischen Mistteilchen und Käferkörpern* oder auch zwischen gegeneinander stoßenden Käferkörpern statt. Dennoch werden dabei die Käfer *keineswegs immobilisiert*, sondern sie bleiben emsig tätig. Man könnte nun annehmen, daß die Käfer dabei durch oft wiederholte Reizung schon refraktär geworden sind. Das trifft aber nicht zu: wird solch ein Misthaufen mit einer großen Menge von emsig tätigen Käfern durchwühlt, so verfallen die Käfer gleich in den Flexionszustand. Deshalb bleibt uns anzunehmen, daß zum Hervorrufen der Thanatose eine Reizung entweder von einer bestimmten *Intensität* oder eine Reizung, die größere oder bestimmte Oberflächen des Käfers trifft, notwendig sei. Eine Ungleichheit der Reizung wird auch die Ursache dessen sein, daß nach dem Abschieben einer Mistkugel die darunter gewesenen Käfer teils sich weiter bewegen, teils aber in den Flexionszustand verfallen, denn nicht alle Individuen werden in gleicher Weise und in gleichem Maße gereizt. Individuelle Variabilität der Erregbarkeit wird dabei wohl eine untergeordnete Rolle spielen. Ebenso schien es nicht gleich zu sein, ob die Erde und der Mist mit Regen durchnäßt war oder nicht und ob der Mist wenig oder stark gelockert war. In mit Wasser durchtränkter Erde oder Mist verfallen die Käfer beim Durchwühlen nicht so leicht in einen Flexionszustand, wie sonst, da die Reibung ohne Zweifel von der Konsistenz abhängt. Daß beim Durchwühlen des Haufens nämlich die Reibung zur Thanatose führt, das läßt sich noch durch Versuche beweisen. So erwies es sich, daß es sehr leicht ist einen Flexionszustand hervorzurufen: man braucht nur den Käfer gegen den Sand zu reiben und die Thanatose tritt ein, wenn nur der Käfer nicht refraktär ist, was unter natürlichen Bedingungen selten der Fall zu sein scheint. Nimmt man den Käfer zwischen die Finger oder mit einer Pinzette und streicht *mit der ventralen Seite des Käfers eine kurze Strecke über den Sand*, oder hin und zurück, so steht der Käfer *unbeweglich* da. Gewöhnlich wird auf solch eine Weise, wie schon gesagt, der Flexionszustand hervorgerufen, aber in manchen Fällen tritt dabei der Extensionszustand ein. In einigen Fällen

wurde eine sonderbare Zwischenstellung beobachtet: Femoren waren angedrückt, Tibiae aber ausgestreckt. Die in beschriebener Weise hervorgerufene Thanatose setzt sich auch noch nach dem Aufhören der Reizung fort.

Ist der Käfer schon dermaßen refraktär geworden, daß die Akinese nach der Reizung sehr schnell vergeht, so kann die Regungslosigkeit immer noch einige Zeit fort dauern, wenn der Käfer auf dem Sande fortwährend hin und her geschoben wird. So z. B. lag in einem Versuche (am 31. VII. 27) ein Käfer bewegungslos nach der Reizung nur 2 Sekunden, sogar bei mehrmals wiederholten Reizungen. Wurde nun eine dauernde Reizung ausgeführt, so setzte die Beweglichkeit erst nach 70 Sekunden ein, obgleich die *Reizung ununterbrochen* fort dauerte. In den wiederholten Versuchen mit demselben Käfer, nach je 2 Minuten dauernder Pause, dauerte die Akinese 40 bzw. 45 Sekunden. Alles das beweist, daß die Reibung des Käfers gegen den Sand eine sehr wirksame Verfahrungsweise zum Hervorrufen der Thanatose im Flexionszustande ist. Überhaupt führt die Reizung der ventralen und vorderen Fläche des Käfers zum Flexionszustande, einerlei ob die Reibung gegen den Sand oder beim Anfassen des Käfers mit Fingern usw. entsteht. Sogar ein verhältnismäßig schwacher Reiz ist schon genügend. So konnte man bei Individuen, die noch wenig gereizt waren, die Thanatose dadurch erzielen, daß man etwas *feinkörnigen Sand* auf die ventrale Fläche rieseln ließ. Und eine gleiche Wirkung übte *das Anblasen*, kein besonders starkes, das wenigstens ungefähr 2 Sekunden dauern sollte, aus. Das spricht für die Annahme, daß der Reiz mittels der Haare rezipiert wird, was durch die noch später zur Darstellung kommenden Beobachtungen erwiesen wurde. So wird die Tatsache, daß man beim Aufwühlen des Misthaufens, der Erde oder des Sandes, wo sich Roßkäfer befinden, sie immer im Flexionszustande findet, einfach damit erklärt, daß dabei eine Reibung der auf der vorderen ventralen Seite des Käfers befindlichen Haare stattfindet.

Die Thanatose im Flexionszustande wird in der freien Natur wahrscheinlich am häufigsten beobachtet. Scharren die Vögel im Misthaufen oder werden die Haufenteile durch Pferdehufen, durch Wagen usw. verlagert, so daß dabei eine Reibung entsteht, dann tritt der Flexionszustand ein.

Wie entsteht nun der *Extensionszustand*? Zuweilen kommt es vor, daß ein Roßkäfer im Fluge gegen einen Menschen oder ein Tier stößt, wie das leicht der Fall sein kann, wenn letztere sich im Laufen befinden. In diesem Falle wird immer eine Thanatose mit ausgestreckten Beinen — Extensionszustand — beobachtet. Dieser Zustand wird *durch einen plötzlichen Stoß* oder *Schlag* hervorgerufen. Wird auf den Käfer, insbesondere auf die ventrale Thoraxfläche, mit einer Pinzette, mit dem Finger oder mit etwas ähnlichem ein Schlag versetzt, so wird der Exten-

sionszustand mit größter Regelmäßigkeit erreicht. Wird dem Käfer ein Schlag auf den Rücken versetzt, so kann ebenso die Thanatose eintreten, wobei er auf den Beinen, in die Höhe gehoben, stehen bleibt. Nur muß in diesem Falle der Schlag stärker sein, wohl weil seine Wirkung durch die Elastizität der Beine abgeschwächt wird. Also *die Rückenlage ist gar nicht von entscheidender Bedeutung*. Das Schleudern, Hinwerfen oder Fallenlassen von einer bestimmten Höhe wirkt wie ein Schlag. Interessanterweise tritt der Extensionszustand oft sogar nach dem vorsichtigen Umwerfen des Käfers, wobei kein Stoß oder Schlag stattfindet, ein. Der Grund ist wohl der, daß in diesem Falle die *Reizung der Haare ausbleibt*. Später zu beschreibende Versuche beweisen diese Annahme. Obgleich, wie gesagt, der Extensionszustand auf verschiedenen Wegen zu erreichen ist, ist doch der Schlag auf die Thoraxsegmente eine so sichere Methode, daß man sich etwas Besseres kaum vorzustellen imstande ist.

Man könnte nun meinen, der Extensionszustand hänge vom *Drucke* auf den Körper ab, der beim Schlage entsteht. Man konnte aber feststellen, daß die Wirkung eines Druckes eine ganz andere als die Wirkung des Schlages war. Sogar bei einem starken Drucke auf den Mesothorax wurden die Antennen gar nicht oder nicht in solch einem Maße zurückgezogen wie nach dem Schlage. Und dauerte nach einem Schlage die Thanatose 16—31 Sekunden, so rief bei demselben Käfer ein starker Druck auf Mesothorax oft eine starke Herabsetzung der Beinbewegungen und sogar eine Akinese hervor, doch trat die Beweglichkeit ein, sobald der Druck aufhörte. Wurde abwechselnd bald durch Druck, bald durch Schlag gereizt, so war das Resultat gewöhnlich beim Schlage anders als beim Drucke. Nach einer subjektiven Schätzung schien dabei der Druck stärker als der Schlag zu sein.¹ Die Lage der Beine war beim Drucke eine charakteristische, namentlich die Femoren waren (Rückenlage des Käfers!) mehr oder weniger nach oben gerichtet, die Tibiae aber waren ziemlich flektiert, der Pinzette zugebogen. Also, die Wirkung des Druckes unterscheidet sich deutlich von derjenigen des Schlages. Im Falle des Schlages schnellte die Intensität des Reizes sehr rasch in die Höhe, beim Drucke aber nicht. Hier sehen wir somit eine schöne Illustration der differenten Wirkung eines schnellen und eines verzögerten Reizanstieges.

Es verdient unsere Beachtung, daß körperliche *Schädigungen* wirkungslos bleiben. Man kann dem Käfer die Beine oder Fühler vorsichtig abschneiden oder in der Rückenlage den Abdomen mit einer Nadel (mit Scherenspitze usw.) durchstoßen, ohne daß die Thanatose hervorgerufen wird. Also sind ganz bestimmte Reize dazu nötig.

Wie bei anderen Insekten, so wird auch beim Roßkäfer bei der Thanatose „*Analgesie*“ beobachtet. Man kann dem Käfer Abdomen oder Thorax mit einer Nadel oder einem spitzen Messer durchstoßen, die Thanatose dauert trotzdem fort. Es tritt im Anfange nur eine leichte Abwehr-

reaktion ein, die sich aber gleich einstellt, sobald Chitin durchbrochen ist. Augenscheinlich tritt die Abwehrreaktion infolge des Druckes auf Chitin auf.

Überführung einer Thanatoseform in eine andere.

Wir haben zwei extreme Thanatoseformen — Extensions- und Flexionszustand — unterschieden. Nun konnte man feststellen, daß diese Formen gewöhnlich sehr leicht ineinander überzuführen sind. Liegt der Käfer im Flexionszustand da, so kann man bei ihm den Extensionszustand dadurch hervorrufen, daß man auf ihn z. B. mit der Pinzette schlägt. Sogar eine verhältnismäßig schwache Reizung, z. B. das Fallenlassen aus der Höhe von ein paar Dezimetern, wirkt gewöhnlich ebenso. Wurde mit einem sehr schwachen Schläge angefangen und die Intensität der Schläge bei Wiederholungen allmählich gesteigert, so konnte man bei einem und demselben Käfer zwischen Flexions- und extremem Extensionszustand eine zahlreiche Anzahl von Zwischenstellungen der Extremitäten erzielen. Durch einen starken Schlag wird der Flexionszustand mit einem Male in den extremen Extensionszustand überführt, wobei die Extremitäten schnell mit einem starken Rucke ausgestreckt werden. Die Extension folgt oft auch auf den Druck auf den Thorax, aber die Tibiae sind dabei mehr als gewöhnlich flektiert. Erst nach dem Aufhören des Druckes strecken sie sich mehr aus.

Wie ein Flexionszustand in den Extensionszustand, so läßt sich auch umgekehrt der Extensionszustand in den Flexionszustand überführen. Das geschieht jedoch nicht immer so leicht wie dies schon behandelte Transformation. Der wirksamste Reiz zur Transformation des Extensionszustandes in den Flexionszustand ist die Reibung der ventralen Seite des Käfers im Sande. Ziemlich erfolgreich konnte man dieselbe Transformation ausführen, indem man den Käfer (von ventraler Seite her) anblies, was wohl länger dauern sollte wie die Reibung im Sande. Manchmal traf man Individuen, die weder durch Reibung noch durch Anblasen sich in den Flexionszustand transformieren ließen. Es scheint, daß die älteren Imagines mit weniger glänzenden und mehr beschmutzten Elytren bei diesen, wie auch bei anderen Reizarten oft weniger reagieren.

Beim *Geotrupes* verläuft also die Transformation anders wie bei *Cetonia*¹. REISINGER beschreibt diese Erscheinung bei *Cetonia* folgenderweise: „Klopft man jedoch einigemal kräftig auf den Rücken des Käfers, oder was noch besser ist (bei Rückenlage des Insektes), auf die Bauchseite, so neigt er den Kopf und zieht die Fühler ein, während die Beine steif weggestreckt gehalten werden. Bei intensiver, länger wähernder Reizung werden auch die Beine an den Leib gezogen.“

¹ REISINGER, L.: Über das „Totstellen“ der Käfer. Entom. Bl. 11, 43 (1915).

Reizung der Kopphaare.

Nach RABAUD¹ sind am Körper der Arthropoden besondere Zonen, „Zones sensibles“, deren Reizung zur Thanatose führt und wieder andere Zonen, deren Reizung diese aufhebt. Und außerdem kann eine Reizung von verschiedener Intensität differente Wirkung ausüben. Die Immobilisationszonen sind nach ihm am Kopf und an Thoraxsegmenten, antagonistische Zonen — auch an Abdomensegmenten gelegen. Ebenso konnte LÖHNER² an *Julus terrestris* feststellen, daß dem Drucke gegen die Vordersegmente Thanatose folgt und durch Reizung anderer Regionen dieselbe aufgehoben wird. Es fragt sich nun, welche Zonen beim *Geotrupes* am empfindlichsten gegen Reizungen sind?

Man kann den Roßkäfer vorsichtig mit den Fingern anfassen, wobei eine Reibung gegen die Elytren oder Brustschild (manchmal auch gegen Beine) stattfindet, und dennoch tritt keine Thanatose ein. Werden aber beim Anfassen ventrale Kopf- und Thoraxflächen und Femoren berührt, so folgt die Thanatose im Flexionszustande. Wie schon bekannt, wird die Thanatose durch mechanische Reize hervorgerufen. Die Ventralseite und Beine des Roßkäfers sind nun reichlich mit Haaren bedeckt, was, wie die Physiologie lehrt, bei der Rezeption der mechanischen Reize günstig ist. Deshalb wurde die Aufmerksamkeit auf die behaarten Stellen gelenkt und wie es sich erwies, nicht ohne Berechtigung. Um eine enger begrenzte Stelle zu reizen, mußte man in einer Anzahl von Versuchen die störenden Beine abschneiden. Außerdem war es von Bedeutung auch auf die Festhaltungsweise des Käfers zu achten. Sehr bequem war, wie schon früher gesagt, das Festhalten mit der Pinzette an einem Oberflügestreifen. Da dabei aber eine schwächere oder stärkere Erschütterung möglich war, so konnte das einigermaßen auf das Resultat störend einwirken. Deshalb mußte man auch die Resultate kontrollieren, indem man ohne diesen störenden Moment eine Reizung ausführte, z. B. den Käfer mit den Fingern festhaltend.

Wurden die am *Augenkiel* oder an den *Antennen* (besonders an dem I. Gliede) gelegenen langen Haare berührt, so zogen sich die Antennen mit Regelmäßigkeit zurück. Die Wirkung war nicht immer gleich stark und die Antennen wurden gewöhnlich, insbesondere nach wiederholten Reizungen, gleich wieder ausgestreckt. Man könnte meinen, daß diese Wirkung durch optische Reize entstanden sei. Das ist aber nicht der Fall. Wurde z. B. ein feiner Strohalm in der Nähe des Auges bewegt oder sogar gegen das Auge gestoßen, ohne daß dabei Haare getroffen wurden, so fand keine Reaktion der Antennen statt. Und man konnte beweisen,

¹ RABAUD, E.: Le phénomène de la „simulation de la mort“. C. r. Soc. Biol. 79, 74 (1916). — Derselbe: L'immobilisation réflexe, l. c.

² LÖHNER, L.: Untersuchungen über den sogenannten Totstellreflex der Arthropoden. Z. allg. Physiol. 16, 373 (1914).

daß die Reizung der Haare zum Hervorrufen der Reaktion genügt. Bei einer vorsichtigen Reizung, wo z. B. nur die Antennenhaare berührt wurden, wurde der Antennenreflex dennoch beobachtet. Eine schwächere Reizung ruft die Reaktion nur auf derselben Seite, eine stärkere und auch wiederholte — auch auf der gegenüberliegenden Seite hervor. Bei der Reizung der Antennen- und Augenkielhaare wird neben dem Antennenreflex noch die Einkrümmung des Kopfes und des Prothorax beobachtet. Die gleiche Wirkung folgt der Reizung der an der ventral-lateralen Seite des Prothorax befindlichen Haare. Beim Überstreichen mit einem kleinen Pinselchen der behaarten Prothoraxseite konnte man fast immer einen Antennenreflex beobachten, der jedenfalls gewöhnlich schwächer ausfiel, wie bei der Reizung der Kopfhaare. Das Rückziehen der Antennen kam auch dann zustande, wenn weder Kopf noch Prothorax, sondern die hinteren Teile des Käfers mit einem größeren Pinsel gereizt wurden, so daß dabei proximale Beinglieder, Meso- und Metathorax getroffen wurden. Bei solch einer Reizung wird die Wirkung wohl durch die Erregung der an den Extremitäten gelegenen langen Haare hervorgerufen; da, wenn die Beine nicht gereizt wurden, wie Abdomen- so auch Meso- und Metathoraxreizung ohne Erfolg blieb. Es erwies sich namentlich, daß die Reizung des Meso- und Metathorax (Beine an der Seite abgeschnitten!) mit einem feinen Pinselchen keinen Antennenreflex hervorrief, aber eine eben solche Reizung der Beine löste eine deutliche Reaktion aus. Nur bei einer stärkeren Reizung der feinen Meso- und Metathoraxhaare konnte man öfters eine Reaktion beobachten, aber dabei war eine andersartige mechanische Reizung (Erschütterung durch Elytren) kaum ausgeschlossen.

Nach wiederholten Reizungen wurde die Reaktion schwächer.

Besondere Beachtung verdient die Tatsache, daß die Reizung der *dorsal-lateralen* Seite des *Rückenschildes* (Pronotums) eine regelmäßige Antennen- und Kopfreaktion hervorrief. Die Reizung der genannten Stelle, wo keine Haare wohl aber kleine Grübchen sind, geschah in Form des schnellen Überstreichens mit einer Nadel- oder Pinzettenspitze. Dasselbe Verfahren auf den glatten Stellen des Pronotums übte keine Wirkung aus, ebenso wie auch das Streichen quer über die Elytren wirkungslos blieb oder sehr schwach wirkte.

Außer den beschriebenen Antennen- und Kopfreflexen konnte man bei der Reizung der *Kopfhaare* (außer den Augenkiel- und Antennenhaaren kommen dabei noch diejenigen an der Kehle gelegenen in Betracht) noch ein mehr oder weniger ausgeprägtes Ausbleiben der Beinbewegungen beobachten. Um möglichst nur Kopfhaare, nicht aber Beinhaare zu reizen, wurde ein Käfer mit möglichst vollständig abgeschnittenen Vorderbeinen gereizt, — entweder mit einem feinen Pinsel oder in feinem Sande (im letzteren Falle kommen noch Prothoraxhaare in Betracht).

Bei nicht refraktären Käfern wurden die Beinbewegungen eingestellt und die Beine in einem mittleren Extensionszustand ausgestreckt gehalten (Beine mehr oder weniger vorbewegt). Die Reaktion der Antennen und des Kopfes ist dennoch nicht unbedingt mit der Beinreaktion verbunden. Man konnte oft beobachten, daß nach einer Reizung der Kopfhaare der Kopf und die Fühler eingekrümmt, die Beinbewegungen aber fortgesetzt oder sogar beschleunigt wurden. Die Resultate sind stark von den physiologischen Zuständen abhängig. Dauert die Reizung eine längere Zeit, so wird in der Anfangsperiode die Beweglichkeit der Beine gewöhnlich aufgehoben oder stark verlangsamt, bald aber fangen die Beinbewegungen wieder an, indem die Fühler und der Kopf eingekrümmt bleiben.

Wird aber mit dem Pinsel über die ganze Unterseite des Käfers gestrichen, wobei die Beine und auch der Kopf berührt werden, so setzen die gewöhnlichen Beinbewegungen auf kurze Zeit aus. Dabei ist die Tibia ziemlich stark flektiert, das Femur aber nach hinten und mehr oder weniger nach oben (Rückenlage!) gerichtet. Beim Überstreichen mit dem Pinsel konnte man eine charakteristische synphasische Bewegung der Beine beobachten, d. h. die gewöhnliche abwechselnde Bewegung eines Beinpaares hörte auf und wurde durch eine synphasische Bewegung nach hinten und oben ersetzt. Auf jede wiederholte Reizung folgte eine neue synphasische Bewegung der Extremitäten.

Reflexbewegungen bei der Thanatose.

Ein immobilisierter Roßkäfer weist verschiedene Reflexe auf. Ein regelmäßig auftretender Reflex ist der *Maxillartasterreflex*. Gewöhnlich sind die Maxillartaster zum Munde hin gebeugt. Bei der Reizung wird eine Extension derselben beobachtet. Zum Hervorrufen des Reflexes sind folgende Reize wirksam: das Anblasen (ganz gleich ob von ventraler oder dorsaler Seite her), das Bestreichen des Kopfes mit einem Pinsel (starke Wirkung!), der Schlag oder Druck auf den Käfer. Durch einen Druck auf Abdomen oder Thorax und insbesondere durch das Zwicken der Beine wurde der *Abwehrreflex* hervorgerufen. Die Vorderbeine wurden dabei rückbewegt. Der Kopf wurde gehoben, die Antennen mehr oder weniger nach vorn gerichtet. Bei einem stärkeren Zwicken des Beines, insbesondere des Femurs oder der Tibia, wurden außer dem Abwehrreflex noch die Mandibeln geöffnet (abduziert) und der Käfer ließ seinen zirpenden Ton hören, was oft noch nach dem Aufhören der Reizung fort dauerte. Obgleich beim Zwicken der Käfer lebhaft reagiert und die Thanatose scheinbar ganz abgebrochen wird, ist das gewöhnlich dennoch nicht der Fall, wenn nur die Reizung keine längere Zeit dauert: nach Aufhören der Reizung nimmt der Kopf und die Antennen wieder eine typische Stellung ein, die Beine bleiben ausgestreckt und die Thanatose im Extensionszustande dauert an. Hierbei sei noch bemerkt, daß

ein in Bewegung sich befindender Käfer nicht durch Beinzwickeln akinetisch wird.

Das Zwicken der Beine eines im Flexionszustande befindlichen Käfers rief eine Extension hervor und nach der Reizung blieb der Extensionszustand anstatt des Flexionszustandes bestehen.

Eine andersartige Abwehrreaktion wurde beobachtet, wenn man bei der Extension den Käfer an den Seiten anfaßte. Oft wurden dann die Beine zu den anfassenden Fingern geführt und gegen sie gestemmt, insbesondere wenn die Extremitäten dabei berührt wurden oder ein Druck ausgeübt wurde.

Sehr charakteristisch ist der *Vorderbeinereflex*, der mit seltenen Ausnahmen bei allen Käfern zu beobachten ist. Wird auf die Vorderbeine des Roßkäfers, der im *Extensionszustande* daliegt, von hinten etwaiger Druck ausgeübt, so werden sie rückbewegt, d. h. nach hinten den Mittelbeinen zugeführt. Diese Bewegung wird oft mit ziemlich großer Kraft ausgeführt. Auch auf den Schlag und Druck gegen Mesothorax folgt dieser Reflex.

Es kommt eine interessante Variante des Vorderbeinreflexes zustande, wenn man einen Finger oder etwas Ähnliches zwischen Vorder- und Mittelbeine legt: die Vorderbeine werden rückbewegt und gegen das zwischenliegende Objekt gedrückt, so daß der Käfer längere Zeit daran hängen kann. Beim Käfer im Flexionszustande fehlt der Vorderbeinreflex und er konnte auch dann nicht hervorgerufen werden, wenn die Vordertibia etwas seitwärts abgeschoben wurde und nun auf sie ein Druck ausgeübt wurde.

Wurden beim Extensionszustande des Käfers die *Kopfhaare* (Vorderbeine abgeschnitten!) gereizt, so ergab sich eine Vorbewegung der Mittel- und Hinterbeine.

Besondere Beachtung verdienen die *Beingliederreflexe*, die durch die Reizung der an den Beinen gelegenen Haare hervorgerufen werden. Sie wurden hauptsächlich an Käfern mit ausgestreckten Beinen beobachtet. Da die Reizung am leichtesten an den Hinterbeinen ausführbar war, so wurden die meisten Versuche an diesen ausgeführt. An anderen Beinen hatte die Reizung eine analoge Wirkung. An der *lateralen* Seite des *Femurs* steht eine Reihe von langen Haaren, die distalwärts länger sind. Werden diese gereizt, so wird das Bein (Femur) vorbewegt, wobei gleichzeitig eine Hebung (Levation) des Beines stattfindet. Bei dieser Reaktion bleibt Tibia gewöhnlich unbeweglich, d. h. der Winkel zwischen Femur und Tibia bleibt derselbe, oder zuweilen wird die Tibia mehr oder weniger flektiert. Die Reizung einer haarlosen Stelle des Femurs hat jedoch keine Wirkung zur Folge. Wenn aber die Reizung die Haare, welche an der *medialen* Seite des Femurs oder am Trochanter gelegen sind, trifft, so wird die Tibia flektiert und manchmal auch das Bein vor-

bewegt. Ist aber das Femur durch entsprechende Reizung schon vorbe-
 wegt und an den Thorax gelegt, so ruft die Reizung der an der medialen
 Seite des Femurs befindlichen Haare oft noch Rückbewegung des Femurs
 hervor. Wie schon früher gesagt, folgt einem Überstreichen mit einem
 Pinsel über die Ventralseite des Käfers Rückbewegung der Beine und
 Flexion der Tibia. Die eben beschriebenen Versuche erklären uns, wie
 solche Beinhaltung entsteht: bei der Reizung werden namentlich die an
 der medialen Seite der Femoren und an Trochanteren gelegenen Haare
 stark gereizt.

Wurden die an der *Medialseite* der *Tibia* befindlichen Haare gereizt,
 so kam eine Flexion der Tibia und außerdem eine Rückbewegung des
 Beines zustande. Die Reizung der an der *lateralen* Seite der Tibia befind-
 lichen Haare führte zur Vorbewegung des Beines, wobei die Lage der Ti-
 bia zum Femur gewöhnlich unverändert blieb. War aber die Tibia nicht
 stark extendiert, sondern flektiert, so folgte der Reizung eine Extension
 der Tibia.

Übersichtlich dargestellt sind die Resultate also folgende:

1. *Das Bein ausgestreckt.*

	Reizung der:	Reaktion:
Femurhaare	{ an der lateralen Seite	Vorbewegung des Beines;
	{ „ „ medialen „	Flexion der Tibiae und Vorbewegung des Beines.
Tibiahaare	{ an der lateralen Seite	Vorbewegung des Beines;
	{ „ „ medialen „	Flexion der Tibiae und Rückbewe- gung des Beines.

2. *Das Bein mehr oder weniger angezogen, flektiert.*

	Reizung der:	Reaktion:
Femurhaare an der medialen Seite		Rückbewegung des Beines und Fle- xion der Tibiae;
Tibiahaare an der lateralen Seite		Extension der Tibiae.

Also sehen wir, daß derselbe Reiz an einer und derselben Stelle appli-
 ziert — z. B. die Reizung der Femurhaare an der medialen Seite — diffe-
 rente Wirkung ausüben kann je nachdem, ob das Bein flektiert oder ex-
 tendiert ist. Diese Reflexumkehr wird wohl der UEXKÜLLSchen Regel
 folgen.

Die Reizung des ganzen Beines (mit einem Pinselchen) führt zur Vor-
 bewegung des Beines und Flexion der Tibiae, also zum Andrücken des
 Beines an den Körper. Also überwiegen in diesem Falle die zum Anlegen
 der Beine führenden Reize.

Somit ist die Analyse schon genügend, um zu verstehen, durch welche
 Faktoren diese oder jene Thanatoseform hervorgerufen wird. Durch die
 Reizung der Kopfhaare werden die Fühler unter den Rückenschild einge-

legt und die Beinbewegungen angehalten. Die Flexion der Beine wird aber durch die Reizung der an den Beinen und an Trochanteren gelegenen Haare hervorgerufen. Solche Reizung findet statt, wenn der Käfer im Sande, in der Erde oder im Mist fortgeschoben wird, oder wenn man die Ventralseite des Käfers mit den Fingern anfaßt, oder wenn auf den Käfer geblasen wird usw.

Der Extensionszustand aber wird beobachtet bei Reizungen, bei welchen die Beinhaare nicht getroffen werden, wie z. B. beim Umkippen des Käfers oder aber bei verschiedenen stärkeren mechanischen Reizen, z. B. beim Schlage, bei starker Erschütterung usw. Außerdem *überwiegen starke mechanische Reize die Haarreizung*, was man z. B. folgenderweise beweisen kann. Der Käfer wird auf den Sand gelegt und ihm ein ziemlich schneller und starker Stoß versetzt, und ein mittlerer Extensionszustand tritt ein, obgleich dabei ohne Zweifel eine starke Reibung der Beinhaare gegen den Sand stattfindet.

Aufhören der Thanatose.

Es wurde schon gesagt, daß das länger dauernde *Zwicken* der Extremitäten die Thanatose aufhebt. Dieselbe Wirkung hat die Reizung (Druck, Zwicken) des Abdomens. Die Reizung soll oft 10 Sekunden oder sogar noch mehr dauern.

Am leichtesten ist die Aufhebung der Thanatose durch bestimmte chemische Reize. In *Essigesterdämpfen* stellte sich die Beweglichkeit fast momentan ein. Schwerer reagierende Individuen brauchten bis zur Beweglichkeit höchstens nur wenige Sekunden. Eine etwas langsamere Wirkung (in derselben Richtung) übt *Äther* aus. Es ist bemerkenswert, daß in den Ätherdämpfen die Fühler stark vorgestreckt und die Fühlerendglieder fächerartig stark gespreizt werden. Zuweilen konnte man nach kurzer Ätherwirkung beobachten, daß die Fühler vorgestreckt, die Beine aber immer noch mehrere Sekunden unbeweglich waren.

Die Beweglichkeit stellt sich nicht momentan ein. Bei dem im Flexionszustande befindlichen Käfer kann man oft zuerst eine leichte Extension der Beine (Tibia!) beobachten, dann werden die *Antennen vorgestreckt* und die Beinbewegungen stellen sich ein. Von den ersten bemerkbaren Bewegungen bis zur vollständigen Beweglichkeit vergehen oft zehn und mehr Sekunden, gewöhnlich aber weniger. In ähnlicher Weise geht beim Extensionszustande die Immobilisation in die volle Beweglichkeit mehr oder weniger allmählich über. Das Vorstrecken der Antennen wird als Anfang der Beweglichkeit beobachtet (Abb. 5). Oft läßt die Spannung der Beinstrecker ruckweise nach, wobei nach einer ruckartigen Flexion das Bein wieder auf kurze Zeit immobilisiert wird.

Wie schon angedeutet, ist die Beinlage von der Antennenlage bis zu einem gewissen Grade unabhängig. Man konnte zuweilen beobachten,

wie die Antennen vorgestreckt und nach einigen Sekunden wieder zurückgezogen wurden, wobei die Beine akinetisch waren. Und ebenso wurden in einigen Fällen die Antennen 10 oder 25 Sekunden und in einem Falle sogar über eine Minute vorgestreckt gehalten, wobei die Beine aber immer noch unbeweglich waren. Sogar die Beweglichkeit der einzelnen Beinpaare stellte sich nicht immer gleichzeitig ein. Man konnte zuweilen sehen, wie ein auf den Beinen liegender Käfer mit den Vorderbeinen

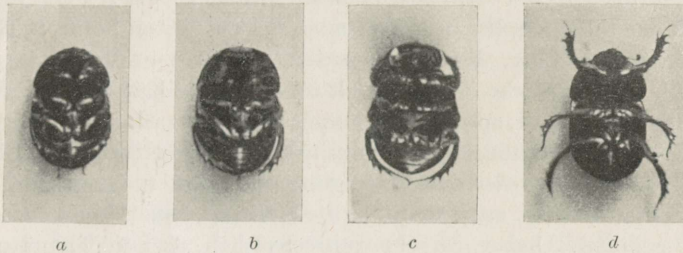


Abb. 5. „Erwachen“. a Gewöhnlicher Flexionszustand. b Hintertibiae ein wenig extendiert. c Extension der Tibiae stärker. d Antennen vorgestreckt, Beine bewegungslos.

die Gehbewegungen ausführte, dabei aber andere Beinpaare durch ihre Unbeweglichkeit die Lokomotion nur hinderten.

Die beschriebenen Beobachtungen beweisen, daß die Hemmung der Antennen- und der Beinbewegungen nicht immer gleichzeitig aufgehoben wird. Es ist möglich, daß die Enthemmungserregung von den Schlundganglien in die Beinganglien sich fortpflanzt, wobei das Übergreifen der Erregung auf die folgenden Ganglien zuweilen auf mehrere Sekunden angehalten werden kann.

Ist die Thanatose eine Anpassungserscheinung?

Wie allgemein bekannt, ist ein unbewegliches Tier schwerer bemerkbar als ein bewegliches. Das ist insbesondere der Fall in der *Dämmerung*, wann die Roßkäfer am tätigsten sind. Wurden nach dem Sonnenuntergange die Misthaufen durchwühlt, so konnten die darin befindlichen Käfer sehr leicht unsichtbar bleiben. Wartete man einige Zeit, so konnte man allmählich alle Käfer, deren Thanatose sich schon eingestellt hatte, herausfinden. Zweifellos wird die Sichtbarkeit auch dadurch erschwert, daß die Beine bei der Thanatose angezogen werden, da die Oberfläche dadurch verkleinert wird. Und gerade so findet man sie im Mist oder in der Erde.

Wollen wir nun annehmen, daß ein Vogel den Käfer dennoch sieht und mit dem Schnabel ergreift. Augenscheinlich werden dann sogleich die Beine des Käfers ausgestreckt, da bei dem Aufpicken wohl ein Schlag zustande kommt. Man muß wohl annehmen, daß die Ausstreckung der Beine einige Mundverwundungen verursachen und das Auffressen zu er-

schweren imstande ist. So könnte die Thanatose und die Transformation der Beinstellungen zweckmäßig, d. h. lebensfördernd sein.

Nach LÖHNER¹ ist die Thanatose eine zweckmäßige Erscheinung. Nach FABRE² kann man dabei keineswegs von Zweckmäßigkeit sprechen. R. W. HOFFMANN³ zählt die Thanatose zur Schutzimmobilisation. Jedenfalls schreibt er: „Leider konnte bisher schützende Wirkung des Totstellreflexes nur aus gewissen Indizien erschlossen werden. Experimente fehlen darüber noch“. A. HANDLIRSCH⁴ spricht seinen Zweifel darüber aus, ob das Sichttotstellen wirklich einen Schutz bieten könne: „Gerade die besten Totsteller, *Byrrhus*, wurden trotzdem in Vogelmägen gefunden“. Die Tatsache, daß ein sich totstellender Käfer in den Vogelmägen gefunden wird, spricht aber keineswegs gegen die Nützlichkeit der Thanatose, da dessenungeachtet man mit der Möglichkeit, daß die sich totstellenden Käfer *cher* der Verfolgung entgehen, rechnen muß. Der Roßkäfer hat Feinde, zu denen z. B. die Krähen⁵, Blauraken und Ziegenmelker gehören. Und es ist sehr wahrscheinlich, daß die Thanatose für den Roßkäfer von Nutzen ist. In Krähenmägen werden Roßkäfer ziemlich oft gefunden.

Bei der Behandlung der Frage über die Zweckmäßigkeit der Thanatose muß man außerdem noch eine Möglichkeit im Auge behalten. Es könnte z. B. sich erweisen, daß irgendein sich totstellendes Insekt jetzt keine oder keine solche Feinde hat, gegen welche die Thanatose einen Schutz bieten könnte. Aber es ist ja möglich, daß die gefährlichsten Feinde dieser Insektenart schon ausgestorben sind, die Thanatose aber sich erhalten hat. So könnte in einigen Fällen die Thanatose ein *rudimentärer Reflex* sein. Diese Frage ist jedoch nicht ohne betreffende Untersuchungen zu lösen.

Gewiß wäre es keineswegs richtig, wenn man annehmen würde, daß alles zweckmäßig sei. Für die Nützlichkeit der Thanatose spricht jedenfalls vieles.

In der jetzigen Zeit muß man zu den gefährlichsten Feinden der Roßkäfer die Wagen und Autos zählen. Gegen diese „Feinde“ kann man bei ihm keine wirksamen Schutzmittel beobachten.

Zusammenfassung.

Beim großen Roßkäfer erscheint die Thanatose in zwei Formen: 1. mit angezogenen Extremitäten (Flexionszustand), und 2. mit ausgestreckten

¹ LÖHNER, Z. f. allg. Phys. 16, 2.

² FABRE, l. c.

³ HOFFMANN, R. W.: Die reflektorischen Immobilisationszustände im Tierreich. Handb. d. norm. u. pathol. Physiologie 17, 670 (1926).

⁴ Handb. d. Entomologie 2 (1926).

⁵ Dr. RÖRIG: Die Krähen Deutschlands in ihrer Bedeutung für Land- und Forstwirtschaft. Arb. biol. Abt. Land- u. Forstwirtsch. am Ksl. Gesdhamt 1, 285 (1900).

Extremitäten (Extensionszustand). Zwischen dem extremen Extensionszustand und dem Flexionszustand sind die verschiedensten Übergangstellungen der Beine vertreten.

Die Immobilisation bei der Thanatose ist keine vollkommene. Es werden Bewegungen der Maxillartaster, Zittern der Fühler, oft Tarsenbewegungen, Zittern der Beine und zuweilen Kaubewegungen, Darmentleerung usw. beobachtet.

Beim Käfer mit ausgestreckten Beinen sind die Muskeln hypertonisch und wahrscheinlich stark tetanisch kontrahiert. Die Abnahme der Streckerspannung war oft eine dermaßen rasche, daß sie als eine langsame Beinbewegung zur Beobachtung kam.

Optische Reize rufen keine Thanatose hervor.

Die Thanatose tritt infolge bestimmter mechanischer Reize ein. Wird der Käfer aus dem Misthaufen oder aus der Erde ausgegraben, so sind alle Extremitäten dicht an den Körper angezogen. Der Flexionszustand ist durch Reibung der Ventralseite des Käfers gegen die Erde oder den Mist entstanden. Wird ein Käfer vorsichtig angefaßt und seine Ventralseite im Sande hin und her geschoben, so folgt gleich der Flexionszustand.

Der Extensionszustand wird am sichersten durch starke mechanische Reize (der Schlag usw.) herbeigeführt. Auch dem Umwerfen des Insektes auf den Rücken folgt oft eine Immobilisation mit ausgestreckten Beinen. Der Druck auf die Thorakalsegmente ruft gewöhnlich keine Thanatose hervor. Ebenso wirkungslos wird wahrscheinlich unter den natürlichen Bedingungen die Erschütterung sein.

Der Flexionszustand ist sehr leicht in einen Extensionszustand transformierbar. Man braucht nur dem Käfer einen Schlag gegen die Thorakalsegmente zu erteilen. Umgekehrt läßt sich auch der Extensionszustand in den Flexionszustand überführen. Die wirksamste Reizart ist dazu die Reibung gegen den Sand.

Die Rückenlage des Roßkäfers ist zum Hervorrufen der Thanatose gar nicht notwendig.

Durch entsprechende Reize kann man während der Thanatose verschiedene Reflexe, namentlich Maxillartaster-, Abwehr-, Vorderbein- und Beingliederreflexe hervorrufen.

Die Reizung der am Kopfe und am Prothorax gelegenen langen Haare führt zum Rückziehen der Antennen, zur Einkrümmung des Kopfes und zur Einstellung der Beinbewegungen. Die Reizung der an den Beinen gelegenen Haare hat eine verschiedene Wirkung je nach der Lage der Haare am Beine und der Beinstellung (Flexion, Extension).

Die Haarreizung führt hauptsächlich zur Flexion der Extremitäten. Also, in allen Fällen, in welchen die Beinhaare nicht gereizt werden (Umwerfen des Käfers, Schlag, Fallenlassen usw.), tritt der Extensionszustand ein; in den Fällen, in welchen aber dieselben berührt werden,

tritt der Flexionszustand ein. Starke mechanische Reize überwiegen die Haarreizung.

Außer den Reflexen hat das Zwicken der Beine, wenn es länger andauert, das Aufhören der Thanatose zur Folge. Sehr leicht läßt sich die Thanatose durch Essigester und durch Äther aufheben.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Thanatose des Roßkäfers zweckmäßig ist.

In manchen Fällen könnte die Thanatose ein rudimentärer Reflex sein.

Hiermit spreche ich Herrn M. HÄRMS meinen Dank für die Mitteilungen über die Feinde des Roßkäfers aus. Herrn Prof. K. RAMUL bin ich zu Dank verpflichtet für den mir zur Verfügung gestellten Chronometer, und Herrn Entomologen K. ZOLK — für mehrere unter seiner Anleitung gefertigte photographische Aufnahmen.

ESTICA 1-

A-3880

: 23112876

TÜ RAAMATUKOGU



1 0300 01030832 0