

Institut für Angewandte Zoologie
der Universität Bonn

KLAUS RENNER

Über die ausstülpbaren Hautblasen der Larven von *Gastroidea viridula* DE GEER und ihre ökologische Bedeutung¹

(Coleoptera: Chrysomelidae)

Mit 1 Textfigur

Einleitung

Die Chrysomelide *Gastroidea viridula*, der Ampferblattkäfer oder Grüne Dickbauch, ist wegen ihrer ständig wachsenden Verbreitung bekannt geworden (FRANCK 1935). Der stark zur Massenvermehrung neigende Käfer lebt an *Rumex*- und *Polygonum*-Arten (URBAN 1919, 1923; HEPP 1933); er ist aber auch mehrfach an *Rheum* aufgetreten (LINDEMUTH 1949, ENGEL 1956), so daß ihm eine gewisse Bedeutung als Schädling zukommt.

Über seine Larven berichtet ENGEL (1956) unter anderem: „Einige Larven des 3. Stadiums führen kurz vor der Verpuppung ohne ersichtliche Gründe krampfartige Bewegungen durch, wobei aus den großen seitlich gelegenen Tuberkeln ein gelbliches Sekret austritt, das beim Strecken der Tiere sofort wieder verschwindet.“

Morphologie und Anatomie der Hautblasen

Die von ENGEL beschriebene Erscheinung ist nicht nur an verpuppungsreifen L_3 , sondern an allen drei Larvenstadien zu beobachten. Es kann sich nicht um Sekrettropfen handeln, da die Gebilde meist längliche Gestalt aufweisen. Sie sind segmental in jederseits einer dorsolateralen Reihe angeordnet: je ein Paar am Meso- und Metathorax und 7 kleinere am Abdomen. Ihre Größe beträgt bei der L_3 0,2—0,5 mm.

Die histologische Untersuchung bestätigte, daß es sich um ausstülpbare Hautblasen handelt.

(Die Larven wurden mit Äthylazetat getötet, danach in Bouin fixiert. Bei der Tötung direkt in Bouin oder in Alkohol verbleiben die Hautblasen nicht in ausgestülptem Zustand.)

Die Schnitte (Dicke $12\ \mu$, Färbung: Hämalaun/Eosin) zeigen zwei Muskelstränge, die sich von der Körperwandung schräg bis in die Spitze des Hautbläschens ziehen. Offenbar bewirkt Druck durch Körperkontraktion die Ausstülpung des Bläschens, während es durch Körperstreckung und zusätzlich durch Kontraktion jener Muskeln wieder eingezogen wird. Auffallend sind

¹ Teil einer von der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Bonn angenommenen Dissertation.

ferner pro Hautblase 1—3 große Drüsenzellen, von denen ein chitinisierter und im Basalteil oft blasenartig erweiterter Sekretkanal an die Oberfläche des Hautbläschens führt.

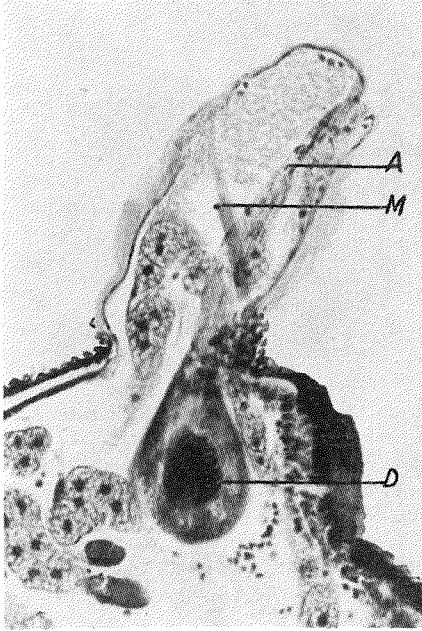


Fig. 1. Ausgestülpte Hautblase einer Larve von *Gastroidea viridula*

A = Ausführkanal, D = Drüsenzelle, M = Teil des Muskels

Den Hautblasen der *Gastroidea*-Larven ähnliche Organe sind seit langem (MECKEL 1846) von den Larven der verwandten Chrysomelide *Melasoma populi* (LINNÆUS) bekannt. Bei dieser Species sind pro Hautblase im Thorax aber 30—45, im Abdomen 12—20 Drüsenzellen vorhanden (CLAUS 1861, BORGERT 1891). Nach HENNIG (1938) haben die Larven der Chrysomelinen-Gattungen *Phyllodecta*, *Gastroidea*, *Phaedon*, *Hydrothassa*, *Prosocuris*, *Plagiodes* und *Melasoma* „segmentale Drüsen, deren Öffnungen in den Dorsolateralskleriten liegen“. Den übrigen in Deutschland vertretenen Gattungen fehlen solche Drüsen, über die HENNIG Näheres nicht aussagt.

Es ist anzunehmen, daß die Larven sämtlicher Arten der genannten Chrysomelinen-Gattungen einander ähnlich gebaute ausstülpbare Hautblasen besitzen.

Von der Hypodermis gebildete Hautblasen, ausstülpbare und nicht ausstülpbare, sind bei Arthropoden weit verbreitet. Sie kommen meist paarig in unterschiedlicher Zahl vor. Sowohl Larven als auch Imagines können solche Organe an verschiedenen Körperstellen besitzen.

Die Stirndrüsen der Paussiden (Coleoptera), die Thorakaldrüsen der Ameisen, die Stinkdrüsen der Ohrwürmer, Schaben, Wanzen, Tenebrioniden (Coleoptera), die Analdrüsen der Ameisen und Käfer sowie die ausstülpbaren Drüsen der Malachiiden (Coleoptera) und *Chryso-mela*-Larven² bezeichnet PAVLOVSKY (1915) als taschenförmige STEINsche Drüsen.

Von den ausstülpbaren Drüsen sind die auffälligen Organe der Malachiiden und Papilioniden-Raupen (Lepidoptera) am bekanntesten. Aber auch bei den Larven der genannten Chrysomelinen-Gattungen, bei den Käfer-Familien Cantharidae (VERHOEFF 1894, SULC 1949), Carphuridae (EVERS 1968), Elateridae und Staphylinidae (WEBER 1919) sowie bei Lepidopteren verschiedenster Familien (URBAHN 1913, WEBER 1933) kommen ausstülpbare Drüsen vor. Bei den Julidae (*Diplopoda*) gibt es Arten, die an jedem und solche, die nur an jedem zweiten Segment Drüsen besitzen (ROSSI 1903, SEIFERT 1961).

Zahl und Anordnung der ausstülpbaren Hautblasen am Körper sind für die Klärung der Evolution dieser Organe von Bedeutung. So sind zum Beispiel für die Malachiiden jederseits nur zwei Hautblasen kennzeichnend, während diese bei *Carphurus sumatrensis* PIC. aus Südost-Asien, einem Vertreter der in vielen Merkmalen ursprünglicheren Schwesterfamilie Carphuridae, auf dem Abdomen segmental angeordnet sind (EVERS 1968). Sogar das Papilioniden-Osmetherium läßt sich von ursprünglich segmental vorhandenen Organen ableiten: SCHULZE (1911) bringt plausible Argumente für eine Homologisierung mit paarigen Drüsenhaaren.

Da bei Insekten allgemein segmentale Anordnung als ursprünglich zu betrachten ist, dürften die Hautdrüsen recht plesiomorphe Organe darstellen, die sich erst sekundär durch Form- und Funktionsänderungen (zum Beispiel Ausstülpbarkeit) zu großer Vielfalt differenzierten. WEBER (1933) hält es für möglich, daß sie aus ursprünglich segmentalen primären Nephridialsystemen hervorgegangen sind.

Funktion und Bedeutung der Hautblasen

Obwohl sich schon viele Autoren mit diesem Problem befaßt haben, ist bis heute noch nichts Sicheres bekannt.

Die Spekulationen über die Hautblasen der Malachiiden reichen von „sekundärem Atmungsorgan“ (LIEGEL 1872) über „Verringerung des spezifischen Gewichtes beim Flug“ (CURTIS, nach EVERS 1960) und „Abwehrfunktion durch Drüsensekret“ (VERHOEFF 1894, KLEMENSIEWICZ 1882) zu „Schmier- und Öldrüsen“ (SCHMIDT 1941). EVERS (1960) vermutet eine Funktion als Aufnahmeorgan für Wasserdampf aus der Luft; im Sexualverhalten der Malachiiden spielen die Hautblasen, im Gegensatz zu den mannigfaltig gestalteten Excitatoren, keine Rolle (EVERS 1948, 1956, 1963).

Die am häufigsten vertretene Hypothese über die Funktion der Hautblasen ist die einer Abschreckwirkung gegenüber Feinden. Entsprechende Bedeutung wurde nicht nur den großen Organen der Papilioniden-Raupen und Malachiiden zugeschrieben, sondern auch den kleineren der Chrysomelinen *Melasoma populi* (CLAUS 1861) und *Gastroidea polygona* („Wehrdrüsen“, LÜHMANN 1938). Die Problematik der Hypothese wurde zum Beispiel durch die Arbeiten von SCHULZE (1911) und HEIKERTINGER (1935) deutlich.

² Die Gattung *Melasoma* gehörte früher zur Gattung *Chrysomela*.

HEIKERTINGER (1935) verfütterte unter anderem *Malachius* und *Melasoma* (Larven und Imagines) an Vögel und einige Carabiden, ohne wesentliche Abschreckung feststellen zu können. SCHMIDT (1941) berichtet, daß Eidechsen die *Malachius*-Käfer verweigerten, Gelbbauchunken jedoch nicht. SCHULZE (1911) stellte fest, daß Vögel, Eidechsen, Ameisen und Schlupfwespen durch das Osmetherium der Papilioniden-Raupen in keiner Weise abgeschreckt werden. Darüber hinaus fand er eine Beziehung zwischen aufgenommener Nahrung und Osmetherien-Struktur: Die Raupen derjenigen Papilioniden-Arten, die von den giftigen Asclepiadaceae leben, weisen an ihren Osmetherien besonders viele Drüsenzellen auf.

Nach SCHULZE kann für das Papilioniden-Osmetherium eine Exkretionsfunktion angenommen werden. Entsprechendes dürfte für *Melasoma populi* zutreffen: Nach CLAUS (1861) scheiden die Larven durch ihre Hautblasen „salicylige Säure“ (= Salicylaldehyd) aus. Salicylaldehyd ist ein Spaltprodukt des Glycosids Salicin, das die Larven mit ihrer Nahrung, Blätter von Weiden und Pappeln, aufnehmen.

Eine Zusammenstellung der einzelnen Arten jener von HENNIG (1938) aufgeführten 7 Chrysomelinen-Gattungen und ihrer Nährpflanzen ergibt: Die Hälfte der in Mitteleuropa vorkommenden 30 Arten lebt auf Weiden und Pappeln; die Nährpflanzen der drei *Gastroidea*-Arten gehören zu den Polygonaceae, die der übrigen Arten größtenteils zu den Ranunculaceae und Brassicaceae. Vielleicht werden bei allen 30 Käferarten bestimmte chemische Nahrungsbestandteile durch die ausstülpbaren Hautblasen in Form schnell verdunstender Flüssigkeiten ausgeschieden.

Exkretionsfunktion als mögliche Bedeutung der ausstülpbaren Hautblasen der Chrysomelinen schließt Abwehrfunktionen nicht aus: Es würde einen beachtlichen Selektionsvorteil bedeuten, wenn das Hautblasensekret potentielle Feinde abzuschrecken vermag.

Als Feinde der Larven von *Gastroidea viridula* wurden *Saprinus virescens* (Coleoptera: Histeridae), Ichneumoniden, Syrphiden- und Coccinelliden-Larven beobachtet (ENGEL 1956, DIECKMANN 1957). In einer Versuchsreihe wurde nun getestet, ob das Hautblasensekret auf verschiedene Insekten abstoßend wirkt und ob die *Gastroidea*-Larven von räuberischen Arten gefressen oder gemieden werden.

Mehrere Larven von *Gastroidea viridula* wurden mit einem Glasstab wiederholt berührt, so daß sie ihre Hautblasen ausstülpten. Dieser Glasstab und ein unbehandelter Stab wurden den Versuchstieren abwechselnd vorgehalten. Die Ergebnisse sind in der nachfolgenden Tabelle aufgeführt (Determination und Nomenklatur nach FREUDE; HARDE & LOHSE 1964 ff., HORION 1941 ff., REITTER 1908–1916, STITZ 1939, WAGNER 1961). Das Hautblasensekret erwies sich gegenüber allen räuberischen Arten (Coleoptera: Carabidae, Dytiscidae, Coccinellidae; Hymenoptera: Formicidae; Heteroptera: Rhinocoris) als wirkungslos. Von den übrigen Insekten zeigte lediglich der Mehlkäfer *Tenebrio* eine ganz eindeutige Schreckreaktion, indem er, ohne mit dem Glasstab berührt worden zu sein, die Antennen nach hinten legte und rasch seitlich auswich; der Versuch war beliebig reproduzierbar. Die Larven wurden von fast allen räuberischen Arten als Nahrung angenommen; nicht gefressen wurden sie von den Coccinelliden-Imagines, deren Larven nach ENGEL (1956) zu den Hauptfeinden der *Gastroidea* zählen.

Tabelle
Wirkung des Drüsensekretes auf verschiedene Insekten

	Familie	Sekret	Fraß
<i>Carabus problematicus</i> THOMSON	Carabidae	0	+
<i>Lorocera pilicornis</i> FABRICIUS	Carabidae	0	+
<i>Agonum assimile</i> PAYKULL	Carabidae	0	+
<i>Agonum fuliginosum</i> PANZER	Carabidae	0	-
<i>Amara plebeja</i> GYLLENHAL	Carabidae	0	-
<i>Pterostichus niger</i> SCHALLER	Carabidae	0	+
<i>Pterostichus oblongopunctatus</i> FABRICIUS	Carabidae	0	+
<i>Anisodactylus binotatus</i> FABRICIUS	Carabidae	0	+
<i>Dytiscus marginalis</i> LINNAEUS	Dytiscidae	0	+
<i>Acilius sulcatus</i> LINNAEUS	Dytiscidae	0	+
<i>Adalia bipunctata</i> (LINNAEUS)	Coccinellidae	0	-
<i>Propylaea 14-punctata</i> (LINNAEUS)	Coccinellidae	0	-
<i>Synharmonia conglobata</i> (LINNAEUS)	Coccinellidae	0	-
<i>Anatis ocellata</i> (LINNAEUS)	Coccinellidae	0	-
<i>Phosphuga atrata</i> LINNAEUS	Silphidae	0	-
<i>Stenus juno</i> (PAYKULL)	Staphylinidae	-	/
<i>Tachyporus obtusus</i> LINNAEUS	Staphylinidae	-	/
<i>Tachyporus solutus</i> ERICHTSON	Staphylinidae	-	/
<i>Melanotus rufipes</i> HERBST	Elateridae	0	/
<i>Tenebrio molitor</i> LINNAEUS	Tenebrionidae	+	/
<i>Gnathocerus cornutus</i> FABRICIUS	Tenebrionidae	-	/
<i>Barymotus obscurus</i> FABRICIUS	Curculionidae	0	/
<i>Strophosomus rufipes</i> STEPHENS	Curculionidae	0	/
<i>Ceutorrhynchus campestris</i> GYLLENHAL	Curculionidae	0	/
<i>Rhinoncus pericarpus</i> LINNAEUS	Curculionidae	0	/
<i>Apion miniatum</i> GERMAR	Curculionidae	-	/
<i>Apion violaceum</i> KIRBY	Curculionidae	0	/
<i>Formica pratensis</i> RETZIUS	Formicidae	0	+
<i>Myrmica spec.</i>	Formicidae	0	+
<i>Rhinocoris erythropus</i> LINNAEUS	Reduviidae	0	+

Sekret + = Abschreckung deutlich

Sekret - = Abschreckung undeutlich

Sekret 0 = keine Abschreckung

Fraß + = Larven wurden gefressen

Fraß - = Larven nicht gefressen

Fraß / = Test nicht durchgeführt

Von den Hautblasen der *Gastroidea*-Larven muß also eine leicht verdunstende und von anderen Insekten olfaktorisch wahrnehmbare Substanz sezerniert werden. Während dieses Sekret auf den Mehlkäfer, der ökologisch in keiner Beziehung zu *Gastroidea* steht, deutlich als Repellent wirkt, vermag es viele räuberische Insekten-Arten nicht abzuschrecken.

Entscheidend für die Erklärung der Hautblasenfunktion war die Beobachtung, daß fressende Larven beim Herannahen eines Artgenossen (Imago oder Larve) die Blasen ausstülpten, woraufhin dieser meistens seinen Kurs änderte. Der Glasstab-Versuch ergab eine stark ausgeprägte Abschreckwirkung des Hautblasensekretes gegenüber den *Gastroidea*-Imagines; wurden ihre Antennen mit dem Stab berührt, reagierten die Käfer sogleich mit intensivem Putzen. Das in den Drüsenzellen produzierte und auf der Oberfläche des Bläschens verdunstende Sekret schreckt also die eigenen Artgenossen ab. Das Drüsensekret hat offenbar eine intraspezifische Funktion und damit Pheromon-Charakter.

Die Bedeutung dieser Abschreckwirkung könnte zum Beispiel in einer Vermeidung von Störungen bestehen. Bei den Larven von *Gastroidea viridula* ist nämlich der Fallreflex stark ausgeprägt. Er wird bei Erschütterungen und Beunruhigung, auch durch Artgenossen, ausgelöst (RENNERT 1969).

Da *Gastroidea viridula* Populationen mit meist hoher Individuendichte bildet (nach ENGEL 3000 Tiere/m² Bodenfläche), muß die Häufigkeit gegenseitiger Störung ziemlich hoch veranschlagt werden. Heruntergefallene Larven gelangen oft nicht zur Futterquelle zurück. Da sie negativ geotaktisch reagieren, erklimmen sie jeden beliebigen Gegenstand, was dann in vielen Fällen zum Verhungern führt. ENGEL (1956) hat für die Entwicklung vom Ei bis zur Imago Mortalitätsraten von 98% bei der Frühjahrs- und 99,9% bei der Sommergeneration errechnet. Er läßt durchblicken, daß der Fallreflex ganz wesentlich an der Verlustquote beteiligt sein muß, da der hohe Ausfall nach seinen Beobachtungen nicht allein mit einer Vernichtung durch Feinde zu erklären sei.

Eine intraspezifische Abschreck- und Vertreibungswirkung dürfte als die wesentliche Funktion der *Gastroidea*-Hautblasen anzusehen sein. Die flüchtigen Sekrete dieser Organe hindern die Imagines daran, den Larven zu nahe zu kommen. Dadurch werden unmittelbare Futterkonkurrenz sowie den Fallreflex der Larven auslösende Störungen vermieden.

Zusammenfassung

Die ausstülpbaren Hautblasen der Larven von *Gastroidea viridula* werden beschrieben. Ähnliche Gebilde, wie sie bei verwandten Chrysomeliden und anderen Insekten vorkommen, werden in die Diskussion über die Bedeutung solcher Organe einbezogen. Das Hautblasensekret der *Gastroidea viridula*-Larven schreckt die Imagines der gleichen Art, nicht aber räuberische Insekten ab. Durch den intraspezifisch wirksamen Vertreibungseffekt erfüllt es Regulationsfunktionen innerhalb der Population.

Summary

The eversible glands of the larvae of *Gastroidea viridula* are described. Several potential functions of such glands, including similar ones of other insects, are discussed. The secretion of the *Gastroidea viridula*-glands repulses the adults of this species but not enemies. Thus it appears to be mainly a tool of intraspecific regulation.

Резюме

Описываются пузыри в коже личинок *Gastroidea viridula*. Похожие структуры, которые известны у родственных листоедов и у других насекомых, тоже обсуждаются. Секрет этих пузыр отпугивает взрослых этого же вида, но не влияет на хищных насекомых. Из-за интра-видового эффекта растирания секрет выполняет регуляторные функции внутри популяции.

Literatur

- BORBERT, H. Die Hautdrüsen der Tracheaten. Diss., Jena, 1891.
 CLAUS, C. Über die Seitendrüsen der Larven von *Chrysomela populi* L. Ztschr. wiss. Zool. 11, 309—314; 1861.
 DIECKMANN, L. Über das Massenaufreten von *Saprinus virescens*. Ent. Bl. 53, 180; 1957.
 ENGEL, H. Beiträge zur Lebensweise des Ampferblattkäfers (*Gastrophysa viridula* DEG.). Ztschr. angew. Ent. 38, 323—354; 1956.
 EVERS, A. M. J. Over de aanhangsels aan de uiteinden der dekschilden bij het ♂ van *Axinotarsus pulicarius* F. Tijdschr. Ent. 89 [1946], 149—154; 1948.
 — Über die Funktion der Excitatoren beim Liebesspiel der Malachiidae. Ent. Bl. 52, 165—169; 1956.

- Beobachtungen an *Axinotarsus pulicarius* F. Ent. Bl. **56** (2), 77—88; 1960.
- Über die Entstehung der Excitatoren und deren Bedeutung für die Evolution der Malachiidae. Act. Zool. Fenn. **103**, 3—24; 1963.
- Carphurinae oder Carphuridae? Ent. Bl. **64**, 17—27; 1968.
- FRANCK, P. Zur Verbreitung von *Gastroidea viridula* DEG. in Deutschland in älterer und neuerer Zeit. Ent. Bl. **31**, 51—55; 1935.
- FREUDE, H.; HARDE, K. W. & LOHSE, G. A. Die Käfer Mitteleuropas. Verlg. GOECKE & EVERS, Krefeld, Vol. 4, 1964; **9**, 1966; **7**, 1967.
- HEIKERTINGER, F. Werden übelriechende und giftige Käfer von Insektenfressern gemieden? Ent. Bl. **31**, 81—94; 1935.
- HENNIG, W. Übersicht über die Larven der wichtigsten deutschen Chrysomelinen. Arb. physiol. u. angew. Ent. **5**, 85—136; 1938.
- HEPP, A. Kleine entomologische Mitteilungen. Ent. Bl. **29**, 44—45; 1933.
- HORION, A. Faunistik der mitteleuropäischen Käfer. Vol. 1 (ohne Ort, 1941) — Vol. 2 (Frankfurt/M., 1949, Verlag KLOSTERMANN) — Vol. 3, 5 (München, 1953, 1956, Museum FREY) — Vol. 8, 9 (Überlingen, 1961, 1963, Verlag FEYER) — Vol. 11 (Neustadt/A., 1967, Verlag SCHMIDT); 1941—1967.
- KLEMENSIEWICZ, S. Zur näheren Kenntnis der Hautdrüsen bei den Raupen und bei *Malachius*. Verhandl. k. k. zool. bot. Ges., Wien, **32**, 459—474; 1882.
- LIEGEL, H. Über den Ausstülpungs-Apparat von *Malachius* und verwandten Formen. Diss., Göttingen, 1872.
- LINDEMUTH, K. Massenaufreten von Käfern in den letzten Jahren in der Provinz Schleswig-Holstein. Ent. Bl. **41—44**, 113; 1949.
- LÜHMANN, M. Beiträge zur Biologie der Chrysomeliden. Betrachtungen an *Gastroidea polygoni*. Ent. Bl. **34**, 223—226; 1938.
- MECKEL, H. Mikrographie einiger Drüsenapparate niederer Tiere. Arch. Anatom. Physiol. REICHERT & DU BOIS-REYMOND; 1846.
- PAVLOVSKY, E. Über den Bau der Stinkdrüsen von *Gnaptor spinimanus* PALL. (Col., Tenebrionidae) im Hinblick auf die Morphologie der STEIN'schen Drüsen. Russkoe Entomologičeskoe Obozrénie, Moskva, **15** (1), 17—30; 1915.
- REITTER, E. Fauna Germanica. Die Käfer des Deutschen Reiches. Vol. 1—5, Stuttgart, 1908—1916.
- RENNER, K. Zur Ernährungs- und Fortpflanzungsbiologie von *Gastroidea viridula* DEG. (Col., Chrysomelidae). Diss., Bonn, 1969.
- ROSSI, G. Le glandole odorifere de *Julus communis*. Ztschr. wiss. Zool. **74**, 64—80; 1903.
- SCHMIDT, H. Beiträge zur Kenntnis des Weichkäfers *Malachius bipustulatus* F. Diss., Bonn, 1941.
- SCHULZE, P. Die Nackengabel der Papilionidenraupen. Diss., Berlin, 1911.
- SEIFFERT, G. Die Tausendfüßler. ZIEMSEN-Verlag Wittenberg, 1961.
- STITZ, H. Hautflügler oder Hymenoptera. In: DAHL, Tierwelt Deutschlands, Jena, **37**; 1939.
- SULC, M. D. On the repugnatorial stink glands in the beetles of the gn. *Cantharis*. Bull. Internat. Acad. Tscheque des Sciences, 79—99; 1949.
- URBAHN, E. Abdominale Duftorgane bei weiblichen Schmetterlingen. Diss., Jena. In: Jenaische Ztschr. L (2), 1913.
- URBAN, C. Kleine coleopterologische Mitteilungen. Ent. Bl. **15**, 128; 1919.
- Kleine coleopterologische Mitteilungen. Ent. Bl. **19**, 191; 1923.
- VERHOEFF, C. Vergleichende Morphologie des Abdomens der männlichen und weiblichen Lampyriden, Canthariden und Malachiden. Arch. Naturgesch. **1** (2), 129—210; 1894.
- WAGNER, E. Heteroptera (Hemiptera). In: BROHMER, Tierwelt Mitteleuropas, Leipzig, **4** (10a), 95; 1961.
- WEBER, H. Lehrbuch der Entomologie. Stuttgart, 1933.
- WEBER, L. Die Lebenserscheinungen der Käfer V. Sekretion und Exkretion. Ent. Bl. **15**, 147—168; 1919.