Meist genügt schon die Untersuchung der Kopulationsorgane, um die trennenden Artmerkmale zu finden, wo aber die äußeren Halteorgane uns bisweilen im Stich lassen, entscheiden die näher zu den Keimdrüsen gelegenen Teile des Sexualapparates die Frage der spezifischen Verschiedenheit mit Sicherheit. In steter Harmonie mit diesen artlich verschiedenen Bildungen stehen die Duftorgane, mögen dieselben nun als glandulae odoriferae oder als sogen. glandulae sebaceae im Innern des Abdomens liegen oder als besondere Bildungen an der Oberfläche des Körpers und der Flügel auftreten. Wenn wir aus der morphologischen Verschiedenheit dieser Duftorgane einen Schluss auf eine physiologisch spezialisierte Funktion machen, so müssen wir allerdings zugeben, dass ein direkter Beweis für die Verschiedenheit der physiologischen Funktion in den allermeisten Fällen bei unseren groben Untersuchungsmethoden zur Zeit noch nicht zu erbringen ist. Um so sicherer zeigt uns aber indirekt die Erfahrung, dass eine solche vorliegt, die produzierten Duftstoffe sind spezifisch verschieden, denn ein Weibchen einer Art vermag durch diese Duftstoffe nur ein Männchen derselben Art anzulocken, aber nie das einer anderen nahestehenden Art.

Ich wählte zur Untersuchung dieser Frage phylogenetisch jüngere Gattungen, von denen einige wegen der Schwierigkeit der Artunterscheidung den Systematikern viel Mühe gemacht haben und noch machen, so z. B. *Tephroclystia*, *Agrotis*, *Scoparia*, *Coleophora*, unter den Noctuen die *Zanclognatha*-Gruppe und ähnliche.

Von ganz besonderer Wichtigkeit waren nun die hier sich ergebenden Tatsachen: erstens, dass bei nahestehenden Arten spezifische Unterschiede an Organen auftreten, die im Innern des Körpers liegen,

zweitens, dass diese Verschiedenheiten, soweit wir mit höchster Wahrscheinlichkeit annehmen dürfen, weder durch Koadaption noch als direkte Wirkung von außen wirkender Faktoren angesehen werden können, noch auch

drittens diese Formverschiedenheiten der Art irgend welchen Nutzen bringen können. (Schluss folgt.)

Die phagozytären Organe der Insekten und deren morphologische Bedeutung.

Von C. Dawydoff.

(Aus Zoolog. Laborat. d. Akad. d. Wissenschaften in St. Petersburg.)

(Mit 7 Figuren.)

Während dem letzten Dezennium haben A. Kowalewsky und seine Schüler bei mehreren Wirbellosen besondere Organe beschrieben, in welchen die in die Leibeshöhle gelangenden Bakterien, sowie verschiedene Stoffe, wie Tusche, Karmin und überhaupt unlösbare Substanzen, akkumuliert und isoliert werden.

Diese Organe, sehr verschieden in ihrer Lage und Gestalt, sind in histologischer Hinsicht sehr ähnlich beschaffen.

Die wichtigsten histologischen Elemente dieser Organe sind die phagozytären Zellen. Die Organe können daher als phagozytäre Organe bezeichnet werden. Kowalewsky nannte solche Organe „Lymphdrüsen" und deutete in dieser Weise auch „die Milz", indem er vermutete, dass diese einen Herd für die Leukozytenbildung vorstellt. Die Teilnahme der phagozytären Organe an der Bildung der Blutzellen ist höchstwahrscheinlich, bedarf aber noch weiterer Beweise; es ist daher empfehlenswert, einstweilen diese Organe lieber als phagozytäre Organe zu betrachten.

Unter den Arthropoden besonders gut entwickelt sind die phagozytären Organe bei Skorpionen und Insekten. Diese letzteren allein sollen uns hier beschäftigen.

In der Klasse der Insekten sind die phagozytären Organe einstweilen nur bei der Ordnung der Orthopteren bekannt.

In keiner der übrigen Ordnungen der Insekten sind die phagozytären Organe entdeckt worden, trotz den fleißigen Untersuchungen von Kowalewsky, Metalnikoff, Cuénot und meinen eigenen[1]).

Die phagozytären Organe der Orthopteren sind in ihrer äußeren Erscheinung sehr variabel. Allgemein ist nur ihre stete Lagerung neben dem Herzen im Perikardialsinus. Bei sämtlichen Formen liegen diese Organe beiderseits vom Herzen, oberhalb des Perikardialseptums („Perikardialdiaphragma"). In histologischer Hinsicht haben wir es mit Partien eines retikulären oder adenoiden Gewebes zu tun, dessen Maschen mit Leukozyten vollgestopft erscheinen. Zuweilen — wie z. B. bei *Grylloidea* — haben die phagozytären Organe eine Art von Wandung; meistens aber fehlt dieselbe. Die physiologische Bedeutung der phagozytären Organe wird aus ihrer Lage unweit von Ostien des Herzens, d. h. an den Stellen der lebhaftesten Blutzirkulation, vollkommen klar. Das Blut, bevor es in den Herzraum gesaugt wird, wird von fremden Einschlüssen befreit, welch letztere durch die Phagozyten verschluckt und isoliert werden. Indem ich die phagozytären Organe bei verschiedenen Arthropoden vergleichend-anatomisch untersuchte, stellte ich mir folgende Frage: in was für einer Beziehung zueinander stehen diese interessanten Organe bei verschiedenen Orthopterengruppen; was für eine morphologische Bedeutung haben sie; sind diese Organe nur konvergierte Bildungen, oder sind sie einander homolog.

Um die Frage zu beantworten, ob die phagozytären Organe bei verschiedenen Orthopteren homologisiert werden können, ge-

---

1) Ich untersuchte in den Tropen ca. 80 Koleopteren- und Lepidopterenarten. Die Versuche ergaben negative Resultate.

nügt es nicht, dieselben vergleichend-anatomisch und histologisch zu untersuchen, man sollte zweifellos auch deren Entwickelung verfolgen.

Ich unternahm die Untersuchungen in dieser Richtung während meines Aufenthaltes im Indo-australischen Archipel, wo ich mehrmals das Glück hatte, die Entwickelungsgeschichte der phagozytären Organe von *Grylloidea* und *Acridoidea* zu verfolgen, somit von zwei Gruppen, deren phagozytäre Organe sehr verschieden sind, sowohl nach ihrem Bau als nach ihrer Gestalt.

Bekanntlich sind die phagozytären Organe der Grylle eine sehr komplizierte Bildung. Wir haben hier mit scharf ausgeprägten sackförmigen Organen, mit einer mehr oder minder gut ausgesprochenen inneren Höhle, zu tun, welche in den vorderen Abdominalsegmenten paarweise beiderseits vom Herzen liegen. Das Herz steht mit diesen Säcken durch seine Ostien in Verbindung, indem die Herzwände so dicht an die Wände der Säcke anschließen, dass man oft die letzteren für die seitlichen Aussackungen der Herzwand halten könnte (Fig. 1).

Bei den Vertretern der *Acridoidae* dagegen ist der Bau des phagozytären Organs ein ganz anderer (Fig. 2). Wir haben hier zwei breite kompakte Zellplatten, die oberhalb des Perikardialseptums dem Abdomen entlang beiderseits vom Herzen hinziehen: Das Herz hat keine Verbindung mit den phagozytären Platten (wie das bei *Gryllus* der Fall ist); es öffnet sich direkt in den Perikardialsinus.

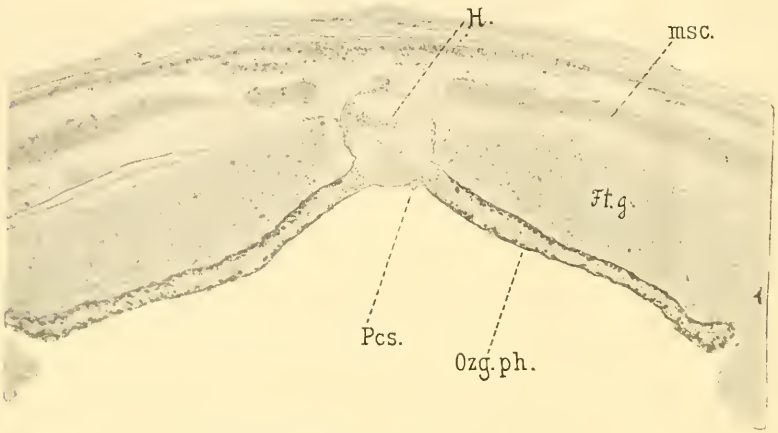
Das Studium der Entwickelung dieser Organe bei den Vertretern beider Gruppen zeigte, dass die beiden Typen, obwohl sehr verschieden bei ausgebildeten Insekten in sehr naher morphologischer Beziehung zueinander stehen. Sowohl bei *Grylloidea* als bei *Acridoidea* sind die phagozytären Organe postembryonalen Ursprungs.

Auf sehr frühen Entwickelungsstadien der phagozytären Organe von *Gryllus* (*Gr. occipitalis*? aus Java) erscheinen seitlich vom Herzen auf dem Perikardialseptum zwei Paare von kleinen Zellkomplexen. Diese Zellanhäufungen stellen lokale Anschwellungen oder Verdickungen des Perikardialseptums vor, wie dies sehr deutlich auf Fig. 3 zu sehen ist, welche einen Teil eines Schnittes durch eine Grylluslarve im Bereich der Entstehung des ersten Paares der phagozytären Organe wiedergibt.

Die kompakten Zellhaufen vergrößern sich allmählich, zuerst vollkommen identisch untereinander bleibend, sie nähern sich dem Herzen und verbinden sich schließlich mit dessen Seitenwänden (Fig. 4). Auf dem Stadium, welches auf Fig. 4 wiedergegeben ist, sieht man schon die Sonderung der Anlage der phagozytären Organe vom Perikardialseptum. Die beschriebenen Zellanhäufungen bleiben selbst bei vollkommen ausgebildeten Stadien im innigsten Zusammenhang mit dem Perikardialseptum.

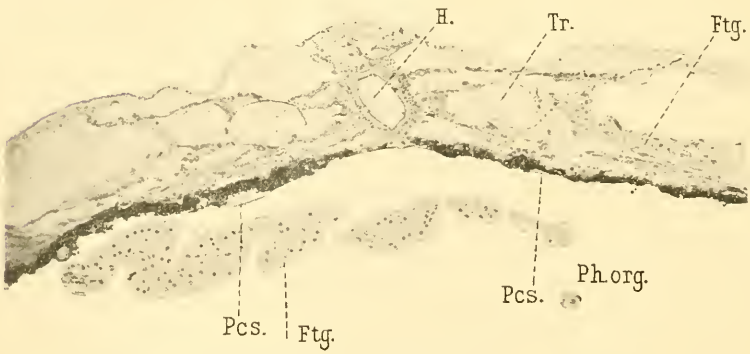
Auf einem folgenden Stadium haben wir bereits ein Bild, das auf Fig. 5 wiedergegeben ist. Das Herz öffnet sich beiderseits in die Anlagen der phagozytären Organe. Diese Verbindungsstellen

Fig. 1.



Die phagozytären Organe eines *Gryllus*.
Ein Querschnitt durch die Rückenpartie des Abdomens im Bereich des ersten Paares der phagozytären Drüse. Zwei Tage nach der Karmininjektion. Photographie. *Pcs.* = Perikardialseptum, *H* = Herz, *org. ph.* = phagozytäre Organe.

Fig. 2.



Die phagozytären Organe eines erwachsenen *Accidium*.
Ein Querschnitt durch das Herz. Zwei Tage nach der Tuschinjektion. Photographie. *Pcs.* = Perikardialseptum, *Ftg.* = Fettgewebe, *H.* = Herz, *Tr.* = Tracheen, *Ph.org.* = phagozytäre Platten.

des Herzens mit den phagozytären Platten entsprechen den Ostien des Herzens. Auf diesem Stadium sieht man deutlich, wie zwischen den Zellen, welche dem Herzen anliegen, ein Schlitz erscheint.

Das Gewebe wird immer lockerer, die Zellen weichen auseinander und auf darauffolgenden Stadien finden wir bereits eine gut ausgesprochene Höhlung. Man soll also die Höhle, welche im phagozytären Organe mancher Grylliden beobachtet wird, als eine Lakune betrachten, die innerhalb des das Organ bildenden Gewebes durch die lokale Delimination der Zellen entstanden ist. Die dreieckige Gestalt der phagozytären Organe ist davon abhängig, dass diese Organe zwischen dreieckigen Flügelmuskeln sich entwickeln. Indem die phagozytären Platten den gesamten Zwischenraum zwischen diesen Dreiecken ausfüllen, nehmen sie natürlich die dreieckige Gestalt an.

Bei der Entwickelung der phagozytären Organe von *Brachytrypus* ist kein großer Unterschied zu finden, im Vergleich zu dem, was ich für *Gryllus* bereits beschrieben habe, mit Ausnahme davon, dass Hand in Hand mit der Annäherung der Anlagen der phagozytären Platten zum Herzen, vom letzteren zwei Aussackungen entgegen wachsen und schließlich durch einen Zellkomplex der Anlage des phagozytären Organs überwachsen werden und in diese sich öffnen.

Die von mir beschriebenen „ergänzenden phagozytären Drüsen" („les glandes phagocytaires complementaires") von *Gymnogryllus*[1]) in morphologischer Hinsicht entsprechen dem Stadium, welches auf Fig. 4 abgebildet ist, mit Ausnahme des ersten Paares, dessen Entwickelung die höchste Stufe erreicht und auf folgendem Stadium verharrt (Fig. 5). Meine Beobachtungen über die Entwickelung der phagozytären Organe bei *Grylloidea* bestätigen vollständig die Resultate meiner histologischen Untersuchungen über diese Bildungen bei erwachsenen Formen dieser Ordnung. In einer meiner letzteren Arbeiten (loc. cit.) versuchte ich nachzuweisen, dass man die phagozytären Säcke bei *Grylloidea* nicht für Herztaschen im Sinne A. Kowalewsky's[2]) halten kann; vielmehr sind sie Bildungen, welche anfangs ganz unabhängig vom Herzen sind und erst später mit dessen Wänden in einige Verbindung treten.

Wollen wir nun zur Entwickelung der phagozytären Organe bei *Acridoidea* übergehen. Die Differenzierung dieser Bildung hat ein bedeutendes Interesse vom morphologischen Standpunkt. Ihre Entwickelung gleicht auf den ersteren Stadien der Entwickelung desselben Organs bei Gryllen, so dass es überflüssig erscheint, besondere Zeichnungen beizugeben.

Bei einer von mir untersuchter Form (eine *Acridium*-Art aus dem

---

1) C. Dawydoff, Note sur les organes phagocytaires des quelques *Gryllons tropicales*. Zoolog. Anzeiger 1904. B. XXVII.

2) Nach A. Kowalewsky („Etudes experimentales sur les glandes lymphatiques des Invertebrés" Mel. Biol. Acad. Imp. d. Sciences St. Petersburg 1891), die phagozytären Organe der *Gryllus* sind „des vrais diverticules du coeur".

Fig. 3.

Fig. 4.

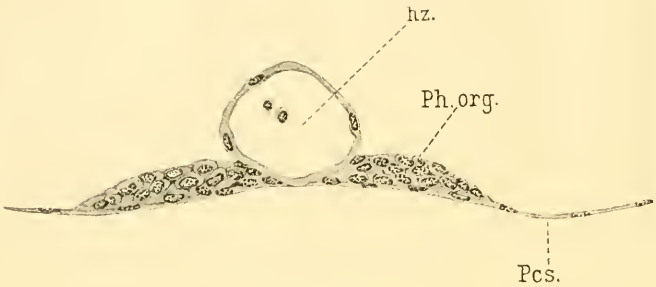


Fig. 5.

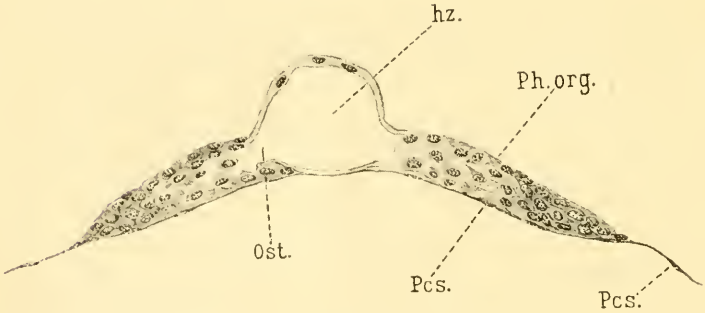


Fig. 6.

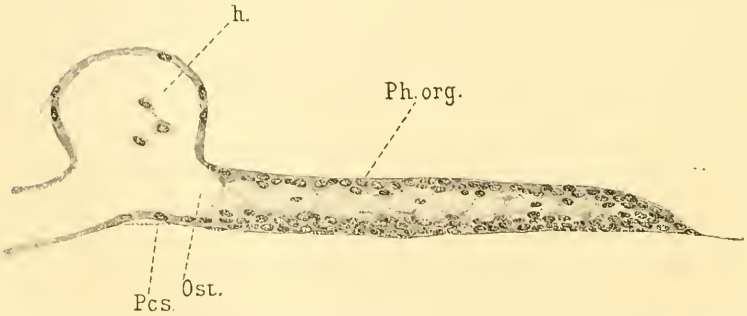


Fig. 3, 4, 5 u. 6. Die Querschnitte durch den Rückenteil des Abdomens der javanischen *Gryllus*-Larven im Bereich der Bildung des phagotyzären Organs. *h.* = Herz, *Pcs.* = Perikardialseptum, *Ph. org.* = die Anlage der phagozytären Organe.

Aru-Arschipel) bemerkt man — bald nach dem Ausschlüpfen der Larve — auf dem Perikardialseptum vier Paare von Zellwulsten, welche symmetrisch beiderseits vom Herzen je ein Paar in jedem Abdominalsegment angebracht sind. Auf den Quer- und Sagittalschnitten kann man sich leicht überzeugen, dass wir es hier zuerst mit Verdickungen des Perikardialdiafragma zu tun haben.

Auf erwähntem Stadium geht die Entwickelung des phagozytären Apparates in gleicher Weise vor sich wie bei *Gryllus*. Später aber verändern sich die Verhältnisse. Die phagozytären Wülste verwachsen in eine einzige gemeinsame Platte, welche vom

Fig. 7.

Ein Querschnitt durch den Rückenteil des Abdomens des jüngeren *Accidium* mit gut entwickelten phagozytären Platten

Perikardialseptum sich loslöst, mit ihm jedoch im innigen Zusammenhang bleibend.

Beim erwachsenen Insekt verschwinden alle Spuren von Metamerie im Bau des phagozytären Apparates. Die beiden Platten wachsen in die Breite aus und die vollkommen ausgebildeten Formen zeigen sogar die Spuren von Rückbildung, in Betracht der histologischen Sonderung des Organes, im Vergleich mit jüngeren Stadien, welche auf Fig. 7 abgebildet sind. (Diese Figur stellt die Photographie eines Querschnittes durch den Rückenteil des Abdomens des jüngeren *Acridium* mit gut entwickelter, phagozytärer Platte dar.)

Auf einem Stadium, welches der Fig. 7 entspricht, funktioniert das phagozytäre Organ wohl bereits als solches. Nach der Injektion mit Bakterien erscheinen seine Zellen mit diesen vollgestopft und nach der Färbung nach Gramm fallen sie scharf ins Auge.

Die Bildungsweise des phagozytären Organs bei europäischen Acridoideen ist augenscheinlich dieselbe. Kowalewsky[1]) beschreibt mindestens bei Larven von *Pachytylus* und *Acridium* zwei Verdickungen des Perikardialseptums in ersten Abdominalsegmenten beiderseits vom Herzen. Diese Bildungen entsprechen denselben Anlagen des phagozytären Organs, welche ich schon oben für die Larven beschrieben habe.

Indem ich nun die Resultate meiner Beobachtungen über die Entwickelung der phagozytären Organe bei *Grylloidea* und *Acridoidea* zusammenstelle, komme ich zum Schluss, dass dies die homologen Bildungen sind. Tatsächlich sind ihre Entstehung und die Bildungsweise die gleichen. In beiden Fällen sind die Organe mesodermalen Ursprungs. Sie entwickeln sich aus den Elementen des Perikardialseptums, welches nach Untersuchungen R. Heymons[2]) „den dorsolateralen Abschnitten der somatischen Ursegmentwände seinen Ursprung verdankt“.

Die Zusammenstellung des vergleichend-anatomischen Materials mit den embryologischen Tatsachen, welche bei Studium des Baues der phagozytären Organe in allen Gruppen der Orthopteren gewonnen sind, erlaubt die oben angeführten Schlussfolgerungen überhaupt auf alle phagozytären Bildungen bei den Geradflüglern auszudehnen.

Als die primäre Ausgangsform der phagozytären Organe müssten wir — meines Erachtens — die phagozytären Drüsen einiger *Mantidae* annehmen. Diese Geradflügler haben keine differenzierten phagozytären Organe; einige Formen aber, beispielsweise eine *Rhombodera*-Art von Inseln Aru (malayischen Archipel) weisen auf dem Perikardialseptum beiderseits vom Herzen (vis à vis den Herzostien) als konstante Bildungen die Ansammlungen des phagozytären Gewebes auf, welche symmetrisch und metamerenweise angeordnet sind.

Ich halte diesen Typus für einen primären aus dem Grunde, dass er besonders klar in der Ontogenie der phagozytären Organe bei *Gryllodea* und selbst *Acridioidea* ausgeprägt ist. Nach demselben Typus sind auch die sogen. „ergänzenden phagozytären Drüsen“ bei *Gymnogryllus* gebaut, welche also ein fixiertes frühes Entwickelungsstadium der für den Grylliden typischen phagozytären Sacke darstellen.

---

1) A. O. Kowalewsky loc. cit. 1894.

2) R. Heymons, Die Embryonalentwickelung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung. Jena 1895.

Der metamere Bau der phagozytären Organe ist gut bei erwachsenen *Gryllodea* ausgesprochen. Bei *Gryllus* haben wir zwei Paare von phagozytären dreieckigen Säcken, bei *Brachytrypus* — drei Paare und bei *Gryllotalpa* — vier Paare.

Bei *Acridoidea* und *Forficula* hat das phagozytäre Organ in erwachsenem Zustand das Aussehen kompakter Platten; für *Acridiidae* jedoch ist es schon bewiesen worden, dass dies anfangs eine metamere Bildung ist. Höchst wahrscheinlich, dass bei der Untersuchung der Entwickelung der phagozytären Platte von *Forficula* gefunden wird, dass auch hier das Fehlen der Metamerie eine sekundäre Erscheinung ist. Es bleibt nun der Bau der phagozytären Organe bei Locustiden zu erforschen.

Die Mehrzahl der *Locustodea* haben keine phagozytären Organe. Nach den Beobachtungen Metalnikow's[1]) schließen wir, dass ihr phagozytäres Organ zwei unregelmäßige Leisten des phagozytären Gewebes vorstellt, welche an den Seiten des Herzens oberhalb der Perikardialdiafragma angebracht sind. Nach ihrem allgemeinen Bildungsplan erinnern sie auffallend an die phagozytären Platten der Acridiiden und Dermapteren.

In letzter Zeit ist es mir gelungen, auch bei Locustiden die wahren phagozytären Organe zu entdecken[2]). Sie sind nach dem Typus der phagozytären Organe der Grylliden gebaut. Bei einigen Vertretern der Familie *Pheudophyllidae* (Cleandrus) aus Java existieren drei Paare metamerer Drüsen in Form von mit dem Herzen zusammenhängenden dreieckigen Säcken. Diese Ähnlichkeit im Bau der phagozytären Organe bei Grylliden und Lokustiden hat für mich ein besonderes Interesse, da diese beiden Gruppen bekanntlich in nahen Verwandtschaftsbeziehungen zueinander stehen.

Auf dem Grund aller dargelegten Tatsachen komme ich zum Schluss, dass die phagozytären Organe aller Orthopteren homologe Bildungen sind.

Was für eine morphologische Bedeutung haben die phagozytären Organe der Insekten? Ist dies eine Bildung sui generis, oder sind es entsprechend umgestaltete und spezialisierte anderweitige Organe und Gewebe?

Den Bau der phagozytären Organe studierend, bemerkt man unwillkürlich innerhalb dieser das stete Vorhandensein des Fettkörpers. Zuweilen wird das gesamte Gewebe des Organes mit diesem gefüllt und ich hege keinen Zweifel daran, dass diese Teile

---

1) Metalnikow, Die Sekretionsorgane bei einigen Insekten. Bull. Acad. Sciences St. Petersbourg V. IV. 1896. (Russisch!)

2) C. Dawydoff, L'appareil phagocytaire chez un Locustide de Java (*Cleandrus niger* Serv.) Zool. Anz. B. 27.

des Fettkörpers sich innerhalb des phagozytären Organs (in situ) bilden.

Dieser Umstand gibt mir Veranlassung, die Vermutung auszusprechen, dass die phagozytären Organe der Insekten wohl für umgestaltete Partien des Fettkörpers zu halten sein könnten, welche entsprechend ihrer neuen Funktion sich in ihrer Struktur verändert haben.

Der Fettkörper der Insekten offenbart im allgemeinen keine phagozytäre Funktion. Es ist aber möglich, dass diese Fähigkeit zur Phagozytose früher vorhanden war und das Verlieren dieser Eigenschaft eine sekundäre Erscheinung ist. Rufen wir uns ins Gedächtnis, dass nach Beobachtungen Kowalewsky's[1]) bei *Arachnoidea* das Fettgewebe eine scharf ausgesprochene phagozytäre Funktion hat. Bei sämtlichen *Arachnoidea* besteht das Fettgewebe des Cephalothorax aus adenoidem Bindegewebe, in dessen Schlingen die großen Zellen, die sogen. „cellules acides" eingeschlossen sind. Diese Zellen entsprechen nach ihrer Gestalt und physiologischer Funktion den Perikardialzellen der Insekten.

Zwischen diesen großen Zellen kommen in großer Anzahl kleinere leukozytähnliche Elemente vor, welche die Rolle der Phagozyten spielen. Ganz ähnliche Beziehungen sind auch zwischen den Perikardial- und Phagozytärzellen in dem phagozytären Gewebe von einigen Lokustiden vorhanden (nach Kowalewsky[2])). Die phagozytären Organe dieser letzteren erinnern sehr nach ihrem Bau an das für die *Arachnoidea* typische Fettgewebe, welches also auch als ein phagozytäres Organ erklärt werden kann.

Im weiteren hoffe ich meine Gedanken noch mehr entwickeln zu können und bitte, den vorliegenden Aufsatz nur als eine vorläufige Mitteilung anzusehen, in welcher ich mich begreiflicherweise kurz fassen musste. [45]

St. Petersburg, Mai 1904.

Nissl, Franz: Die Neuronenlehre und ihre Anhänger: Ein Beitrag zur Lösung des Problems der Beziehungen zwischen Nervenzelle, Faser und Grau.

Jena, Gustav Fischer 1903. IV u. 478 Stn. mit 2 Tafeln von Dr. A. Bühler.

Wie der Untertitel sagt, hat es sich Nissl zur Aufgabe gemacht, die Frage der gegenseitigen Beziehungen zwischen den Be-

---

1) A. O. Kowalewsky, Recherches sur les organes excreteurs chez les *Arthropodes terrestres.* Congr. Intern. Zool. Moscou 1692.

2) A. Kowalewsky, Untersuchungen über Lymphsystem der Insekten und Myriopoden (russisch!). Bull. Acad. Sciences St. Petersbourg 1895.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: 24

Autor(en)/Author(s): Dawydoff C.

Artikel/Article: Die phagozytären Organe der Insekten und deren morphologische Bedeutung. 431-440