Aus den gleichzeitig aufbewahrten kleineren Eiern derselben Art (Prorh. stagnalis) erschienen die ausgeschlüpften Embryonen schon in 14 Tagen, so daß die Entwicklung unsrer Doppelbildung eine fast zweimal so lange Zeitdauer erforderte. Auch die Fälle, bei welchen aus einer Eihülle zwei Embryonen regelmäßig ausschlüpfen, sind nicht selten; ihre Furchungsstadien liegen ganz frei nebeneinander. Unser letzter Fall der Doppelbildung ist also wirklich als eine abnormale Erscheinung zu betrachten und setzt, wie bei allen schon bekannten Fällen auch aus andern Tierklassen, eine gleiche Ursache, d. i. die Doppelfurchung, — deren tatsächlicher Grund in so winzigen Körperverhältnissen schwer zu entziffern ist, voraus.

5. Zur Topographie und Entwicklungsgeschichte der Leuchtorgane von Lampyris noctiluca.

Von R. Vogel, Tübingen.

eingeg. 22. November 1912.

Obwohl die Leuchtorgane von Lampyris noctiluca schon öfter Gegenstand wissenschaftlicher Untersuchungen gewesen sind, sind unsre Kenntnisse über dieselben nach mehreren Richtungen hin doch noch recht lückenhaft und zum Teil unsicher. So sind z. B. selbst die in den neuesten einschlägigen Handbüchern verbreiteten Angaben über die Topographie der Leuchtorgane bei Larven und Geschlechtstieren von L. noctiluca teils unrichtig, teils irreführend, und es ist der eine Zweck dieser Mitteilung, die über diesen Gegenstand herrschende Verwirrung zu beseitigen. Genaue Angaben über die Lage der Leuchtorgane sind vor allem auch deswegen erforderlich, weil man nur so einerseits die Organe der Larve mit denen der beiden Geschlechtsformen und anderseits die Organe der letzteren miteinander vergleichen kann.

Ein Teil der Autoren sagt hinsichtlich der Lage der Leuchtorgane von L. noctiluca aus, daß sie im »letzten«, »vorletzten« usw. Segment gelegen seien. Eine derartige Bezeichnung ist deswegen irreführend, weil die betreffenden Autoren unter »letzten«, »vorletzten« usw. Segment gar nicht die wirklichen letzten und vorletzten Segmente verstehen, sondern die von außen deutlich sicht baren letzten, vorletzten usw. Segmente. Die eigentlichen letzten Segmente dagegen sind, wie bei den meisten geschlechtsreifen Insekten, so auch bei den Geschlechtstieren von L. noctiluca, aber auch bei der Larve, in das Innere des Körpers zurückgezogen und ohne besondere Präparation von außen gar nicht zu sehen.

Um jedes Mißverständnis in der Lagebezeichnung der Leuchtorgane auszuschließen, ist es daher nötig, die betreffenden Segmente von vorn her zu zählen. Hierbei ist nun freilich besondere Aufmerksamkeit auf das erste Abdominalsegment zu richten, das von mehreren Autoren, welche die Segmente von vorn an zählten, offenbar übersehen wurde.

Das 1. Abdominalsegment zeigt aber ein verschiedenes Verhalten, je nachdem, ob man es mit einer Larve, einem weiblichen oder aber einem männlichen Tier zu tun hat. Es hängt dies mit dem primären Mangel (Larve), dem sekundären Verlust (Weibchen) und dem Besitz der Flügel (Männchen) zusammen.

Bei der Larve ist das 1. Abdominalsegment noch deutlich gegen den Metathorax und das 2. Abdominalsegment abgegrenzt.

Bei dem — bekanntlich sekundär ungeflügelten — Weibchen ist die Abgrenzung weniger deutlich geworden, doch ist sie bei einiger Aufmerksamkeit immer noch gut zu erkennen. Das 1. Abdominalsegment des Weibchens erscheint im ganzen etwas verkürzt und dorsalwärts verschoben. J. Bongardt, der letzte eingehende Bearbeiter der Lampyriden, scheint es nicht deutlich unterschieden zu haben. Denn in dem Kapitel seiner — übrigens recht interessanten — Arbeit, welches von der Topographie der Leuchtorgane handelt, sagt er aus, daß die Leuchtorgane des Weibchens von L. noctiluca im 5., 6. und 7. Abdominalsegment gelegen seien, statt im 6., 7. und 8. Segment, auch in der zugehörigen Textfigur 1 gibt er das 5., 6. und 7. Abdominalsegment als mit Leuchtorganen versehen an. Sonderbarerweise spricht er aber in andern Kapiteln von Leuchtorganen des 8. Abdominalsegments, wodurch keine geringe Verwirrung entsteht.

Bongardts irrtümliche Angaben über die Lage der Leuchtorgane von L. noetiluea haben ihren Weg schon in Handbücher genommen, so in Berleses »Gli Insetti I«. Auch in Wintersteins vergleichender Physiologie (E. Mangold: Die Produktion von Licht) findet sich Bongardts Angabe an erster Stelle, doch wird hier auf deren Widerspruch zu Köllikers Angaben von 1858 hingewiesen. Letzterer hat, wie meine Untersuchung bestätigt, die Leuchtorgane besitzenden Segmente der Geschlechtstiere von L. noetiluea schon ganz richtig numeriert. Über die Larven macht Kölliker keine Angaben.

Beim (geflügelten!) Männchen von L. noctiluca ist das 1. Abdominalsegment von der Ventralseite überhaupt nicht mehr sichtbar. Es ist infolge der durch die Ausbildung der Flügel bedingten, kräftigen Entwicklung des ventralen Meso-Metathorax dorsalwärts verschoben und eng mit diesem verbunden.

Schneidet man einem of Flügeldecken und Flügel ab, so wird es sofort deutlich sichtbar. Noch deutlicher als beim ausgebildeten Männchen ist es an der männlichen Puppe zu erkennen. Letztere kann

man — nebenbei bemerkt — von der weiblichen sofort durch das Vorhandensein der Flügelanhänge unterscheiden, welche der letzteren fehlen.

Der Anschluß des 1. Abdominalsegments an den Meso-Metathorax beim of von L. noctiluca gibt sich übrigens auch darin kund, daß, nach Kolbe, das 1. Abdominalganglion mit dem Metathoracalganglion verschmolzen ist.

Unter Berücksichtigung des soeben über das 1. Abdominalsegment Gesagten kommt man bezüglich der Lage der Leuchtorgane zu folgendem Ergebnis.

- 1) Die Larve besitzt nur zwei kleine ventrolaterale Leuchtorgane im 8. Abdominalsegment. E. Mangold (In: Wintersteins Handbuch der Vergl. Physiologie, Abschnitt: Die Produktion von Licht, S. 295) macht ich weiß nicht auf Grund welcher Autorität über die Larve von Lampyris noctiluca noch folgende irreführende Angabe, er sagt: »Die schwarzen Larven von L. noctiluca haben an der dorsalen Seite in jedem Segment jederseits einen gelben Leuchtfleck. « Hiergegen ist zu bemerken, daß es sich nicht um eigentliche selbstleuchtende Flecke handelt, sondern nur um nicht oder schwachpigmentierte Stellen der Haut, an denen der darunter liegende, blaßrötliche Fettkörper durchschimmert. Ein Leuchten jener Stellen habe ich niemals feststellen können.
- 2) Das Männchen besitzt ebenfalls nur zwei kleine, schwach leuchtende Organe im 8. Abdominalsegment. Sie haben beim of die gleiche Lage wie bei der Larve und sind mit den Organen der letzteren überhaupt identisch. Dies geht besonders auch daraus hervor, daß die Larve ihre Leuchtorgane in das Puppenstadium mit hinüber nimmt, während welchem diese ununterbrochen leuchten.
- 3) Das Weibchen besitzt die gleichen kleinen Organe im 8. Abdominalsegment wie die Larve und das Männchen. Auch hier nimmt die weibliche Larve die Organe mit in das Puppenstadium. Während des letzteren leuchten die Organe kontinuierlich zu jeder Tageszeit. Wenn ich unter vollem Tageslicht die Puppen mit der Hand beschattete, konnte ich stets sofort das grünliche Licht der Leuchtorgane wahrnehmen, dessen Intensität sich bei Berührungsreizen noch steigerte. Übrigens gibt auch K. Verhoeff ein Leuchten der Puppen von Lamprorhiza splendidula an.

Außer diesen Organen des 8. Abdominalsegments besitzen die Weibehen noch je eine große ventrale Leuchtplatte im 6. und 7. Abdominalsegment.

Bei einzelnen Weibchen kommen noch kleinere, in Form, Lage und Zahl variierende Leuchtflecke auf der Ventralseite des 5. Abdominalsegments vor. Ich habe bei manchen Tieren nur einen, bei andern 2, 3, 4 und selbst noch mehr Leuchtflecke gesehen, und zwar in unregelmäßiger Anordnung. Bongardt hat zuerst auf die Leuchtflecke im 5. Abdominalsegment (er benennt es fälschlich 4.) aufmerksam gemacht. Bongardt hat dort zwei kleine, in der ventralen Mittellinie hintereinander gelegene Organe gefunden. Eine derartige Gesetzmäßigkeit in der Lage und Zahl der Leuchtflecke konnte ich in keinem der ungefähr 20 Fälle, die mir zu Gesicht kamen, erkennen. Nach meinen Beobachtungen handelt es sich bei den Leuchtflecken im 5. Abdominalsegment um inkonstante Bildungen, die deswegen aber doch recht interessant sind. Sie stellen vielleicht die Anfänge zur Ausbildung von Leuchtplatten im 5. Abdominalsegment vor.

So viel sei an dieser Stelle über die Topographie der Leuchtorgane bei der Larve und bei den Geschlechtstieren von *L. noctiluca* gesagt. Ich möchte nunmehr noch einige Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte (Ontogenie) der Leuchtorgane beifügen.

Über die embryonale Entwicklung der Organe des 8. Segments, welche bei der Larve bestehen und welche von dieser mit in das Imagostadium genommen werden, liegen Untersuchungen bislang nicht vor. Meine eignen diesbezüglichen Untersuchungen sind noch lückenhaft. Mit Sicherheit kann ich bisher nur folgende Angaben machen.

Bei etwa 18 Tage alten Embryonen (die gesamte Embryonalentwicklung dauerte bei meinem Material vom sehr heißen und trockenen Sommer 1911 30 Tage, in kühleren Sommern dauert die Entwicklung entsprechend länger) bestehen die Leuchtorgane aus einer deutlich abgegrenzten, kompakten, linsenförmigen Zellmasse, welche der Hypodermis dicht anliegt. Die Zellen der Leuchtorgane stimmen in diesem Stadium hinsichtlich ihrer Größe und der Form, Größe und Chromatinverhältnisse ihrer Kerne mit den benachbarten Fettzellen überein. Nur hinsichtlich der Zelleinschlüsse bestehen geringe Unterschiede zwischen beiden Elementen. Während die Fettzellen nur einige wenige größere Eiweißkügelchen enthalten, enthalten die Zellen der Leuchtorgane feinere und zahlreichere Eiweißkügelchen, sie erscheinen daher nach Eosinfärbung etwas intensiver rot gefärbt als jene. Bei fortschreitender Entwicklung tritt dann immer deutlicher eine Differenzierung der Zellen der Leuchtorgane in zwei Schichten ein, eine ventrale Schicht, welche die Hauptmasse der Organe ausmacht, wird zu der sogenannten »Leucht «oder »Parenchymschicht«, eine dorsale, welche der andern kappenförmig aufsitzt, wird zur »Uratschicht«, sie dürfte wegen der in ihren Zellen angehäuften harnsauren Salzkristalle als Reflector wirken. Bei Embryonen, die 1-2 Tage vor dem Verlassen der Eihülle stehen, leuchten die Organe bereits, wovon ich mich an aus den Eihüllen herauspräparierten Embryonen im Dunkelzimmer überzeugte. Es mag an dieser Stelle noch darauf hingewiesen werden, daß das Leuchten der Lampyris-Eier zwei Quellen haben kann, es kann einmal von den Leuchtorganen des 8. Abdominalsegments herrühren, dies trifft aber nur für ganz alte Embryonen zu. Das Leuchten junger Eier hingegen — unbefruchteter und befruchteter, bei denen die Leuchtorgane noch nicht differenziert sind — rührt wahrscheinlich von Zersetzungsvorgängen her, die im Dotter stattfinden. Ich komme hierauf später noch einmal zurück.

Die wenigen eben mitgeteilten Angaben über die Embryonalentwicklung der Leuchtorgane bedürfen vor allem noch der Ergänzung durch Untersuchung der frühesten Differenzierungsstadien. Es käme vor allem darauf an, zu prüfen, ob die Organe wie die Leuchtdrüsen andrer Tiergruppen aus der Epidermis oder ob sie aus mesodermalen Elementen hervorgehen, wie dies für den Fettkörper nach der herrschenden Ansicht zutrifft. Wahrscheinlich wird die Untersuchung aber die Herkunft aus letzteren Elementen oder, vorsichtiger ausgedrückt, aus den gleichen Elementen, aus denen die Fettzellen hervorgehen, ergeben. Darauf weist die oben erwähnte Tatsache hin, daß die Zellen der Leuchtorgane bei 18 Tage alten Embryonen nur unbedeutend von denen der benachbarten Fettzellen differieren und daß die Organe in diesem frühen Stadium keinen Zusammenhang mit der Hypodermis aufweisen.

Einen höheren Grad von Wahrscheinlichkeit erhält diese Annahme aber noch durch die von mir sichergestellte Tatsache, daß die im 6. und 7. Abdominalsegment gelegenen Leuchtplatten des Weibchens von L. noctiluca tatsächlich aus dem fertigen Fettkörper hervorgehen. Diese Leuchtplatten werden also nicht etwa schon embryonal als besonderes Gewebe angelegt, sondern sie entwickeln sich erst im spätesten Larvenstadium, zur Zeit, wo die Metamorphose energisch einsetzt, und zwar, wie gesagt, aus dem fertigen Fettkörper der Larve, der eine Umwandlung erleidet. Der in der Larve beginnende Prozeß wird dann in der Puppe fortgesetzt und zu Ende geführt.

Daß die Leuchtorgane der Lampyriden dem Fettkörper verwandte Bildungen sind, ist nun wohl schon die Ansicht mehrerer Forscher gewesen, allein es ist bisher noch keine einzige entwicklungsgeschichtliche Untersuchung unternommen worden, um diese Ansicht zu stützen. Vor allen Dingen liegen auch gar keine Beobachtungen darüber vor, wie man sich die Umwandlung des sogenannten Fettgewebes in das Leuchtgewebe im einzelnen vorzustellen hat.

Leydig, welcher zuerst die Vermutung aussprach, die Leuchtorgane von L. noctiluca (Leydig untersuchte L. splendidula) möchten ein modifizierter Fettkörper sein, gründete seine Meinung nur auf gewisse strukturelle Ähnlichkeiten zwischen beiden Geweben. Eine andre Autorität, Kölliker nämlich, teilt die Ansicht Leydigs durchaus nicht, er erblickt in den Leuchtorganen wegen der sich in ihnen verzweigenden und auflösenden Nervenfaserbündel nervöse Organe nach Analogie der elektrischen Organe der Fische.

Wielowiejski äußert sich in seiner Hauptarbeit (1880) sehr vorsichtig über die Herkunft der Leuchtorgane. Er hält nähere Beziehungen derselben zum Fettkörper zwar für wahrscheinlich, möchte sie aber doch nicht »als direkte Abkömmlinge des Fettkörpers« ansehen. In einer andern, besonders gegen R. Dubois gerichteten Schrift spricht Wielowiejski die Ansicht aus, die harnsaure Concremente führende, sogenannte »Uratschicht« der Leuchtorgane sei dem Fettkörper verwandt, die leuchtende, sogenannte Parenchymschicht hingegen bestehe aus Zellen, welche wahrscheinlich aus »Önocyten« — also aus ectodermalen Elementen — hervorgegangen seien.

Alle diese Angaben über den Ursprung der Leuchtorgane können und müssen natürlich mehr oder weniger gut begründete Vermutungen bleiben, da sie lediglich aus der Struktur der ausgebildeten Organe abgeleitet wurden, Gewißheit kann hier aber nur die Entwicklungsgeschichte bringen, und diese beweist bezüglich der Leuchtplatten des Weibchens zunächst die Herkunft aus dem Fettkörper. Die Metamorphose des Fettkörpers spielt sich etwa in folgender Weise ab.

Bei den in ältesten Larvenstadien vor sich gehenden histologischen Prozessen werden die für die Lampyriden charakteristischen bindegewebigen Hüllen der larvalen Fettkörperballen zerstört (wahrscheinlich geschieht dies durch die Tätigkeit der in der Nähe befindlichen Leucocyten). Gleichzeitig finden in den der Hypodermis benachbarten Fettkörperballen, welche zur Bildung der Leuchtorgane bestimmt sind, zahlreiche mitotische Teilungen der Fettzellkerne statt. Hierbei gehen aus den unregelmäßig zackig gestalteten, membranlosen alten Fettzellkernen neue, chromatinreichere, rundliche bis ellipsoidische, mit deutlicher Membran versehene Kerne hervor. Man möchte sagen, die Kerne verjüngen sich bei diesem Prozeß. Die Kernvermehrung ist so groß, daß die von ihr betroffenen Fettkörperballen schon bei kurz vor der Verpuppung stehenden Larven das 4-5 fache an Kernen aufweisen wie die benachbarten Fettzellenballen, in denen die Kernvermehrung nicht stattfindet. Am dichtesten liegen die Kerne immer auf der der Hypodermis benachbarten Seite, also auf der Ventralseite, während sie dorsalwärts allmählich spärlicher werden.

Gleichzeitig mit der Vermehrung und Umformung der Kerne gehen andre wichtige Prozesse in den Zellen einher, die wahrscheinlich in enger Beziehung zu den Veränderungen der Kerne stehen. Klare Einsicht in diese Dinge habe ich noch nicht erlangt. Ich möchte hier auch nur kurz das, was mir das Auffälligste an den Veränderungen zu sein scheint, hervorheben.

Die Fettzellen der Lampyris-Larven enthalten als Einschlüsse in ihren Protoplasmakammern hauptsächlich Eiweißkügelchen (Reserveeiweiß). Diese Eiweißkügelchen stimmen in ihrer Färbbarkeit und Lichtbrechung ganz mit den Dotterkügelchen im Ei von L. noctiluca überein, nur sind diese in der Größe variabler und zudem ursprünglich meist größer als die Eiweißkügelchen in den Fettzellen. Die *Fettzellen« tragen also ihren Namen hier eigentlich zu Unrecht, da ihre Einschlüsse nicht, oder nur in geringem Grade, Fetttröpfchen, sondern hauptsächlich die erwähnten Eiweiß- bzw. Dotterkügelchen sind, man könnte daher eher von Dotter- als von Fettzellen sprechen.

Von Wichtigkeit ist nun das Schicksal dieser Dotterkügelchen in den zur Bildung der Leuchtorgane bestimmten »Fettzellen«. Dieselben werden nämlich — wohl unter Einwirkung von Enzymen — zertrümmert, wobei Vacuolen (Wasser?) in ihnen auftreten. Die Bruchstücke werden sodann immer kleiner, und schließlich kommt es dahin, daß wir in den Licht produzierenden Leuchtzellen nur ganz feine eosinophile Granula vorfinden, die wohl, da sie sich in jedem Leuchtgewebe der Lampyriden finden, den »Leuchtstoff« repräsentieren dürften.

Die Bildung der Granula in den Leuchtzellen vollzieht sich also ähnlich, wie wir sie beispielsweise von den Eiweißdrüsen niederer Wirbeltiere (Fische, Amphibien) her kennen, nur bleiben die Granula der Leuchtorgane für gewöhnlich wenigstens in den Leuchtzellen eingeschlossen, während sie im andern Falle vollkommen verflüssigt und nach außen entleert werden.

Im Ei von L. noctiluca erleiden die Dotterkügelchen ähnliche Veränderungen wie in den »Fettzellen«, sie werden ebenfalls zertrümmert, um schließlich als Nährmaterial für den Embryo Verwendung zu finden. Daß sich im Dotter des Eies ähnliche, wenn nicht die gleichen chemischen Vorgänge abspielen wie in den Leuchtzellen, beweist besonders auch die Tatsache, daß un befruchtete Eier und solche befruchtete, in welchen die Leuchtorgane noch nicht entwickelt sind, leuchten. Es ist Bongardts und R. Dubois' Verdienst, nachgewiesen zu haben, daß der Leuchtstoff abgelegter oder aus dem Weibchen herauspräparierter Eier nicht von Fragmenten der Leuchtorgane des Weibchens herrührt, welche etwa an der Oberfläche der Eier haften geblieben wären, sondern daß er sich im Innern der Eier befindet. Aus Dubois' Experimenten geht ferner mit größter Wahrscheinlichkeit hervor, daß das Leuchten der jungen Eier vom Dotter herrührt. Dubois fand nämlich, daß, wenn er ein junges Ei anstach und das

austretende Tröpfehen, welches in der Regel nichts andres als Wasser und Dotterelemente enthalten wird, im Dunkeln untersuchte, daß von diesem Tröpfehen Licht ausgeht.

Hiermit will ich meine in jeder Beziehung noch skizzenhaften Betrachtungen über die Natur und Herkunft der Leuchtorgane von L. noctiluca abschließen. Aus den wenigen mitgeteilten Tatsachen ergibt sich, daß das Studium der Entwicklungsgeschichte in unserm Falle nicht nur Aufschluß über die histologische Stellung des Leuchtgewebes bringt, sondern daß es uns gleichzeitig, indem es die feineren Vorgänge verfolgt, welche die Umwandlung der »Fettzellen« in Leuchtzellen begleiten, dem Verständnis der physiologischen Vorgänge in den Leuchtzellen näher bringt.

Ich hoffe, daß es mir möglich sein wird, meine Beobachtungen nach verschiedenen Richtungen hin zu vervollständigen. Insbesondere hoffe ich durch Untersuchung andrer Leuchtkäfer, z. B. von Lamphrorhiza splendidula, welche Form durch den Besitz zahlreicherer Leuchtorgane günstigere Aussichten bietet, in der Klärung der schwebenden Fragen gefördert zu werden.

Verzeichnis der zitierten Literatur.

Berlese, A., Gli Insetti I. Mailand 1905.

Bongardt, J., Beiträge zur Kenntnis der Leuchtorgane einheimischer Lampyriden. Diss. Heidelberg 1903 u. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 75. 1903.

Dubois, R., Zahlreiche Aufsätze über die Leuchtorgane von Käfern. Vollständiges Verzeichnis bei E. Mangold.

Kölliker, A., Über die Leuchtorgane von Lampyriden. Verh. der Phys.-med. Ges. Würzburg. Bd. 8. 1858.

Kolbe, H. J., Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1893.

Leydig, Fr., Lehrb. der vergl. Histologie d. Menschen u. d. Tiere. Frankfurt 1857. Mangold, E., Die Produktion von Licht. In: Wintersteins Handbuch der Vergl. Physiologie. Bd. III. Jena 1910.

Verhoeff, K., Zur Biologie von *Phosphaenus hemipterus* und Verwandten. Verh. Naturhist. Verein d. preuß. Rheinlande. Bd. 51. Bonn 1894.

v. Wielowiejski, H., Studien über die Lampyriden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 37. 1882.

----, Beiträge zur Kenntnis der Leuchtorgane der Insekten. Zool. Anz. Bd. XII. 1889.

6. Die Dipterengattung Corynoscelis.

Von Prof. Dr. Friedr. Dahl, Steglitz-Berlin.

(Mit 2 Figuren.)

eingeg. 26. November 1912.

Nachdem ich in einer sehr eigenartigen flügellosen Diptere, deren Stellung im System nicht einmal der Ordnung nach allen Entomologen sicher erschien, das Weibehen von Corynoscelis Boheman erkannt zu

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zoologischer Anzeiger

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: 41

Autor(en)/Author(s): Vogel Richard

Artikel/Article: Zur Topographie und Entwicklungsgeschichte der

Leuchtorgane von Lampyris noctiluca. 325-332