

g19 024H: 1961/Schwalb, H.H

Beiträge zur Biologie
der einheimischen Lampyriden
Lampyris noctiluca GEOFFR.
und *Phausis splendidula* LEC.
und experimentelle Analyse
ihres Beutefang- und Sexualverhaltens

DISSERTATION
zur Erlangung des Doktorgrades

bei der Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Johannes-Gutenberg-Universität
zu Mainz

D 77



eingereicht von

Hans Helmut Schwalb

geboren in Hettenleidelheim



Mainz 1960

Dekan: Prof. Dr. E. KOLLATH

1. Berichterstatter: Prof. Dr. F. SCHALLER

2. Berichterstatter: Prof. Dr. H. MÜLLER

Tag der mündlichen Prüfung: 6. Mai 1960

Datum des Diploms: 6. 5. 1960



RR 13236

Abdruck aus den

Zoologischen Jahrbüchern, Bd. 88, Aht. I, Systematik, 1961.

Begründet von J. W. SPRENGEL

Herausgegeben von ALFRED KAESTNER in München, ERWIN STRESEMANN in Berlin,
MANFRED GERSCH in Jena und BERNHARD HASENSTEIN in Freiburg i. Br.

VEB GUSTAV FISCHER VERLAG JENA

Satz und Druck: Druckerei „Magnus Passer“, Jena

Printed in Germany

Lithographische Anstalt ZILN 5097

Aus dem Zoologischen Institut der Johannes-Gutenberg-Universität Mainz

Beiträge zur Biologie
der einheimischen Lampyriden
Lampyris noctiluca GEOFFR. und *Phausis splendidula* LEC.
und experimentelle Analyse
ihres Beutefang- und Sexualverhaltens¹⁾

Von

Hans Helmut Schwalb

Mit 100 Abbildungen im Text

Inhaltsverzeichnis

A. Einleitung, Literaturübersicht und Fragestellung	401
B. Material und Methode	402
C. Ökologie, Entwicklungszyklus, Larvenbiologie	403
I. Ökologie	403
1. Biotop	403
2. Habitat	408
3. Ökologische Faktoren: Habitatwahlversuche, Präferenda im Feuchtigkeits-, Helligkeits- und Temperaturgefälle; Hydrokinese, Gewichtsverlust bei Aus- trocknung, Photo- und Skototaxis	408
4. Geographische Verbreitung	429
II. Daten zum Entwicklungszyklus	431
1. Eiablage und Eigelege	431
2. Embryonal- und Postembryonalentwicklung (Jugendstadien, Larvenhäutung, Verpuppung und Puppe, Imagines, Geschlechtsverhältnis, Geschlechtadimor- phismus, Lebensdauer, Leuchten der Larven und Puppen beider Arten)	436
3. Zucht und ihre Ergebnisse	447
III. Larvenbiologie	449
1. Phänologie	449
a) Jahreszeitlicher Aktivitätsrhythmus	450
b) Tag-Nacht-Periodizität der Aktivität und des Leuchtens (Aktogramme, Photogramme)	451
2. Ernährung	455
a) Beutetiere, Nahrungsmenge, Hungern, Trinken, Defäkation	456
b) Beutefangverhalten	457
a) Das normale Beutefangverhalten	457
b) Experimentelle Analyse des Verhaltens und seiner sinnesphysiologischen Komponenten	461

1) D 77

c) Nahrungsaufnahme	470
a) Morphologische Anpassungen an den Nahrungserwerb	470
β) Extraintestinale Verdauung, Allgemeines	470
γ) Vorgang der Nahrungsaufnahme bei <i>Lampyrus</i> und <i>Phaenicia</i>	472
δ) Experimente zur Frage der extraintestinalen Verdauung und der Giftwirkung auf Beutetiere	473
3. Diskussion	478
D. Sexualbiologie (Sinnesphysiologie, Sexualverhalten)	482
I. Allgemeines über das Leuchten und Sexualverhalten der Lampyriden	482
1. Das normale Sexualverhalten bei <i>Lampyrus</i> und <i>Phaenicia</i> im Freiland	483
a) Tag-Nacht-Rhythmus der Aktivität und des Leuchtens	485
b) Sexuelles Appetenzverhalten	491
c) Kopulation	493
d) Perversionen	494
2. Verhalten gegenüber künstlichem Licht	494
a) Phototaxis	494
b) Skototaxis	495
c) Experimente zur Frage des Tag-Nacht-Rhythmus der Imagines (Tag-Nacht-Umkehr, Dauerdunkel, Dauerhell, 6-Stunden-Zyklus)	498
3. Sexualdimorphismus (morphologischer Vergleich der Augen)	501
a) Augenbau, Schnittpunkt der optischen Achsen, Facettenzahl, Sehraum	501
b) Beziehungen zwischen Bau und Funktion der Augen	507
II. Analyse des „♀-Schemas“	510
1. Auslösende Wirkung des ♀-Lichtes	510
a) Versuche mit natürlichem ♀-Licht	510
b) Physikalische Eigenschaften des Lichtes beider Arten (Spektralbereich, spektrale Energieverteilung des Emissionslichtes, Intensitätsbestimmung)	510
c) Attrappenversuche mit künstlichem Licht	519
α) Merkmal Farbe	521
β) Helligkeit	521
γ) Größe	522
δ) Bewegung	522
ε) Leuchtdauer	522
ζ) Gliederung	526
η) Wahlversuche	526
2. Auslösende Wirkung des ♀-Duftes	529
3. Auslösende Wirkung der ♀-Körperform	530
4. Kombination von Leucht- und Formattrappen	530
5. Auslösende Wirkung von Bewegungsreizen während der Annäherung und der Kopulation	531
Anhang: Versuche zum „♂-Schema“	532
III. Diskussion	535
E. Ergänzende Beobachtungen	535
I. Bei Larven	535
1. Akinese	535
2. Feinde	538
3. Extirpation der Leuchtorgane und Symbioseproblem	538
4. Lokomotionseigentümlichkeiten	539

5. Reparation, Regeneration, Lebensfähigkeit	539
6. Strömungssinn, Thigmotaxis	539
7. Umdrehaktionen	540
II. Bei Imagines	540
1. Ernährungsfrage	540
2. Feinde	542
3. Morphologischer Vergleich der Penes und der Legeapparate von <i>Lampyrus</i> und <i>Phaenicia</i>	542
4. Umdrehbewegungen	542
F. Zusammenfassung (Summary)	543
Literatur	547

A. Einleitung, Literaturübersicht und Fragestellung

Die Leuchtkäfer gehören zu den bekanntesten einheimischen Tieren. So ist es auch erklärlich, daß die wissenschaftliche Literatur über sie sehr groß ist. Einen guten Überblick über das gesamte europäische und außereuropäische Schrifttum gibt HARVEY¹⁾ [53, 55] in seinen beiden zusammenfassenden Arbeiten über das Organismenleuchten. Die europäische Literatur setzt nach dem ersten Viertel dieses Jahrhunderts aus, nachdem sie ihren Höhepunkt in den ersten 2 Jahrzehnten erreicht hatte. Sie befaßte sich hauptsächlich mit dem Leuchtphänomen und beschränkte sich gerade in Europa auf die Anatomie und Histologie (BONGARDT [9], VOGEL [127, 128, 129, 130], M. SCHULTZE [116], WIELOWIEJSKI [140]), auf die Physiologie der Leuchtorgane (BONGARDT [8, 9], KÖLLIKER [69], KURNT [70], MACAIRE [76], PERKINS [101], OWSJANIKOW [100], WEBER [136], WEITLANER [137, 138], WIELOWIEJSKI [140]). Daneben wurde die Morphologie der Larven und Imagines bearbeitet (ACLOQUE [1], BONGARDT [9], HÖLLRIEGEL [62], KNAUER [68], MAILLE [77], OLIVIER [96, 97, 99], VERRHOEFF [126], VOGEL [127, 129, 131], WEBER [135, 136], WIELOWIEJSKI [140]), aber biologische Beobachtungen oder gar Experimente und auch ethologische Bemerkungen sind selten, sehr zerstreut und oft widersprechend, weil nur auf einer zufälligen Beobachtung oder auf teleologischer Spekulation basierend (z. B. bei ACLOQUE [1], BONGARDT [8, 9], v. BRONSAKT [13], CIEPA [31, 32], DIECKHOFF [34], EMERY [37, 38], HÖLLRIEGEL [62], MACAIRE [76], MORLEY [94], NEWPORT [95], OLIVIER [96, 97], VERRHOEFF [126], VOGEL [127, 129], WEBER [136], WEITLANER [137], WIELOWIEJSKI [140]). OLIVIER [96], der seinerzeit die ersten zusammenfassenden Arbeiten herausgab, schreibt: „De même, leurs moeurs ont été également peu observées; les documents relatifs à leur genre de vie et à leur éthologie font à peu près entièrement défaut et, dans beaucoup de genres, on ne connaît que les individus mâles“. Er richtet einen Appell an die Entomologen und verspricht reiche Entdeckungen. Zu ähnlicher Erkenntnis kamen MANGOLD (1910), VERRHOEFF [126], die Amerikaner BUCK [23], HESS [58], MAST [82], McDERMOTT [84] u. a.

Im engeren Fragenkreis meiner Untersuchungen (Sexualverhalten) muß die außereuropäische Literatur (zum Teil auch die südeuropäische, soweit sie *Luciola*-Arten betrifft) gesondert betrachtet werden (vgl. Kap. D I). Die amerikanische Forschung über die Probleme des Leuchtens hat bereits in vielen Richtungen weitergeführt und dauert noch an. Die Morphologie, Anatomie und Histologie der Leuchtorgane dortiger Arten behandelten BROWN und KING [14], BUCK [23], GREIFEL [44], HADDON [51], HARVEY [52], HESS [58], die Physiologie und besonders die Biochemie

1) Die in Klammern gesetzte Ziffer hinter dem Autor bezeichnet die Nummer im Literaturverzeichnis.

des Leuchtvorganges werden bis jetzt fast ausschließlich von amerikanischen Autoren untersucht (ALEXANDER [3], BROWN und KING [14], BUCK [20, 22, 23], DUBOIS [35], EMERSON¹⁾, LUND [75], MALOUP²⁾, SNELL [120], SNYDER [121]). Weitere amerikanische Arbeiten befassen sich mehr oder weniger intensiv mit der biologischen Seite des Leuchtens und dessen Zusammenhang mit dem Sexualverhalten (BUCK [19, 21], HESS [58], HUTSON [63], MAST [82], McDERMOTT [83 bis 88], WILLIAMS²⁾).

Bei unseren einheimischen Lampyriden fehlten bisher experimentell gesicherte Ergebnisse über die Bedeutung des Leuchtvermögens für das Sexualverhalten. Meine Untersuchungen galten also folgenden Fragen:

1. Normales Sexualverhalten von *Lampyris* und *Phausis* im Freiland,
2. qualitative und quantitative Analyse der sexuellen Auslösereize beider Arten,
3. physikalische Beschaffenheit des Emissionslichtes beider Arten,
4. Attrappenversuche mit künstlichen Lichtquellen,
5. die artisolierenden Eigenschaften des *Lampyris*- und *Phausis*-Lichtes,
6. Vergleich mit den andersartigen Leuchtmechanismen der südeuropäischen *Luciola*-Arten und der bisher bekannten amerikanischen Lampyriden.

Daneben war die bisher noch nicht gelungene Zucht der beiden einheimischen Leuchtkäferarten vom Ei bis zur Imago durchzuführen. Im Verlaufe der experimentellen Studien konnte ich noch verschiedene Lücken unserer Kenntnis vom Entwicklungszyklus der Tiere schließen und unerwartete Beobachtungen zur Biologie der Larven machen.

Meinem sehr verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. F. SCHALLER, möchte ich an dieser Stelle recht herzlich Dank sagen für die Anregung des Themas und für unermüdete Hilfsbereitschaft.

Herrn Prof. Dr. MISLIN danke ich für sein Interesse an der Arbeit und für die Überlassung des Arbeitsplatzes.

Für die vielfache Unterstützung beim Beschaffen der Tiere, sowie für Begleitung und Hilfe bei meinen nächtlichen Fangaktionen und Experimenten im Freiland schulde ich Freunden und Bekannten herzlichsten Dank.

B. Material und Methode

Da unter den 3 einheimischen Leuchtkäferarten *Phosphorus hemiperus* äußerst selten ist, arbeitete ich nur mit *Lampyris noctiluca* und *Phausis splendidula*, die ich hauptsächlich im Gebiet um Mainz und in der Umgebung meines Heimatortes Hettensleidenheim am NE-Rand des Pfälzerwaldes sammelte. Die Tiere waren nur bei Nacht, wenn sie leuchteten, in bestimmten Biotopen zu fangen. Die Larven leuchten zeitlich sehr willkürlich und waren deshalb besonders schwer zu finden (oft fand ich keine oder nur 1–2 Larven pro Nacht). Sie können jedoch — außer in den Wintermonaten — fast das ganze Jahr hindurch leuchten. Zum Fange der Larven muß man sich bestimmter durch das artspezifische Leuchten der Larven bedingte Praktiken bedienen (vgl. S. 445ff. und Kap. C III 1). Die Beschaffung der Imagines ist jährlich nur in einem sehr kurzen

1) Genauer Zitat in HARVEY [55].

2) WILLIAMS, F. X.: Notes on the life-history of some North-American Lampyridae, J.N.Y. ent. Soc. 25, 11–33, 1917. Dieser Beitrag war mir leider nicht zugänglich.

Zeitraum möglich und dann nur von Einbruch der Dunkelheit bis gegen Mitternacht (2 bis 3 Stunden). Sie treten oft plötzlich in einem Biotop auf und sind bald wieder verschwunden (Kap. D I 1). Dazu kommt, daß die für meine Experimente besonders wichtigen *Lampyris*-Larven nicht sichtbar leuchten. Das alles mag übrigens zu dem bisherigen Mangel an biologischen Arbeiten beigetragen haben.

Über Ernährung, Zuchtbedingungen und Aufzucht der Larven aus dem Ei vgl. Kap. C.

Die kurzlebigen Imagines wurden in großen Petrischalen (Höhe 12 cm, Durchmesser 30 cm) unter weitgehend natürlichen Habitatverhältnissen (s. unter Kap. C I), nach Geschlechtern getrennt verwahrt.

Bei der Vielfalt und Verschiedenheit der im Laufe der Arbeit angewandten Untersuchungsmethoden ist es besser, sie in den einzelnen Abschnitten gesondert zu behandeln. Grundsätzlich gingen allen Laborversuchen umfangreiche Freilandbeobachtungen in natürlicher Umgebung voraus bzw. parallel. Alle Untersuchungen wurden bei Nacht oder in den späten Abendstunden ausgeführt — soweit es die Natur des Versuches nicht anders verlangte — um den natürlichen Aktivitätsbedingungen der Tiere (vgl. Kap. C III 1; D I 1, 2) weitgehend gerecht zu werden.

C. Ökologie, Entwicklungszyklus, Larvenbiologie

I. Ökologie

Überblickt man die in der Literatur nicht selten eingefügten flüchtigen Bemerkungen über die lokalen Fundorte der Leuchtkäfer (BONGARDY, EMERY, HESS, HÖLLRIGL, KNAUER, MACAIRE, NEWPORT, VERHOEFF, VOGEL), gleich ob europäische oder außereuropäische, so ist festzustellen, daß sie vorwiegend an feuchten Orten leben: Auf feuchten Wiesen, an Bach- und Flußufern, in lichten Gebüsch, an Waldrändern usw. Durch einen Vergleich verschiedener Biotope sollen hier nicht nur deren gemeinsame oder unterschiedliche Merkmale herausgearbeitet werden, sondern es soll vor allem untersucht werden, ob beide Arten getrennte Biotope bewohnen, oder ob sie gemeinsam vorkommen und warum.

1. Biotop

Von den 18 mir bekannt gewordenen separaten Biotopen standen 12 unter fortwährender Kontrolle, während ich die übrigen nur gelegentlich aufgesucht habe. Diese 12 Fundstellen liegen in landschaftlich wie geologisch diversen Gegenden:

11 in engem Einflußbereich von Wald- oder waldähnlicher Umgebung (z. B. Parkanlagen, Friedhöfe, Feldgehölz und dergleichen), nur eines besteht aus baum- und fast strauchschichtlosem Territorium, nämlich aus durch Kulturland unterbrochenen üppig grasbewachsenen Böschungen, die nur sehr spärlich mit Obstbäumen, Schwarzdorn und Heckenröschen bestanden sind (Biotop B). Auffallend ist, daß keiner der mir bekannten Fundorte auch nur die geringsten Nadelwaldbestände aufweist, sondern — wenn überhaupt — Laubwald oder mehr oder minder lichte Gestrüpp. Neun haben unmittelbaren Kontakt mit offenen, stehenden oder fließenden Gewässern, die übrigen einen gelegentlich so hohen Grundwasserstand, daß die Gebiete gern morastig werden. Ein Vergleich der floristischen Bestandsaufnahme soll weiterhin Aufschluß über den Habitus der Lebensräume und über besondere Eigentümlichkeiten in deren Besiedlung geben. Die folgenden Biotope wurden im August (1958) aufgenommen:

Biotop A (Abb. 1)

In einem Waldtal an einem Weiher.

1. Untergrund: zum Teil freiliegender sandiger Lehm Boden (Rotliegendes);
2. Bodenschicht: Moose, Rohhumus mäßig, zum Teil dichtes Graswurzel-geflecht;
3. Krautschicht: bestandbildend: Gräser, Farne, Oxalis, Equisetum; außerdem käufig: *Rumex acetosa*, *Gallium aparine*, *Lactuca spec.*, *Stellaria media*, *Urtica dioeca*;
4. Strauchschicht: bestandbildend: *Rubus fruticosus* und *idaeus*, *Populus nigra*, *Robinia*, *Quercus robur*, *Fagus sylvatica*; zerstreut: *Evonymus*, *Betula verrucosa*, *Corylus avellana*. — Die Strauchschicht ist am stärksten ausgeprägt. Vertreter der Baumschicht nur als Gestrüpp auftretend. Die Baumschicht fehlt also.

Biotop B (Abb. 2)

Böschungen in freiem Kulturland in Bachufernähe.

1. Untergrund: Kalk- und kalksteinhaltiger Lehm Boden, durch Bodenschicht verdeckt.
2. Bodenschicht: äußerst dichtes Graswurzel- und Stengelgeflecht, nur gelegentlich Moose.
3. Krautschicht: fast ausschließlich bis zu 1 m hohe Gräser; daneben zerstreut: *Achillea millefolium*, *Cichorium intybus*, *Senecio*-Arten, *Daucus*, *Chenopodium*-Arten.
4. Strauch- und Baumschicht: *Rosa canina*, Obstbäume (Birne, Apfel, Zwetschgen).

Biotop C (Abb. 3)

Im Talschluß eines kleinen Wasserlaufes.

1. Untergrund: Buntsandstein bzw. geringe Buntsandsteinverwitterungsschicht, völlig durch Bodenschicht verdeckt.
2. Bodenschicht: sehr dicht, Moose, 5–10 cm Rohhumus, dichtes Geflecht aus Graswurzeln n. a.



Abb. 1.



Abb. 2.



Abb. 3.



Abb. 4.



Abb. 5.



Abb. 6.



Abb. 7.

Abb. 1—4. Biotope A—D
Abb. 5—7. Biotope E—G

3. Krautschicht wegen äußerst dichter Strauchschicht schwach entwickelt. Bestandbildend: Gramineen, Juncaceen, Polypodiaceen, Oxalis, Teucrium, *Fragaria vesca*, *scorodonia*; zerstreut: *Viola canina*, *Scrophularia spec.*, *Stachys spec.*

4. Strauchschicht: bestandbildend: eine etwa 2 m hohe dichte Kultur aus *Carpinus betulus* und zerstreut *Fagus sylvatica*, *Quercus robur*, *Corylus avellana*, *Alnus*, *Rubus fruticosus* und *idaeus*, *Populus nigra*, *Betula verrucosa*, *Salix caprea*, am Biotoprand eine 5—15 m hohe geschlossene Fichten-Tannen-Kiefern-Mischkultur; keine ausgeprägte Baumschicht im eigentlichen Biotop.

Biotop D (Abb. 4)

An einem kleinen Waldbach, Fortsetzung von Biotop C talabwärts.

1. Untergrund: wie C.

2. Bodenschicht: wie bei C.

3. Krautschicht: wie bei C, daneben aber auch Steinklee (bestandbildend), *Plantago lanceolata*, *Taraxacum spec.*, *Urtica dioeca*, *Valeriana off.*, *Melampyrum spec.*

4. Strauchschicht: bestandbildend: *Corylus avellana*, *Quercus robur*, *Salix caprea*, zerstreut: *Carpinus betulus*, *Fagus sylvatica*, *Betula verrucosa*, *Prunus avium*, *Bryonia alba*, *Fraxinus excelsior*, *Alnus*, *Prunus spinosa*, *Viburnum*, *Acer pseudoplatanus*, *Evonymus*, *Rosa canina*. Keine Baumschicht.

Biotop E (Abb. 5)

Ausgedehntes Feldgehölz in Waldnähe, das einen künstlichen Grundwassersee umgibt.

1. Untergrund: toniger Sand (sogenannter „Klebsand“), nicht freiliegend.

2. Bodenschicht: Rohhumus 5—10 cm in buschhochem Sommerreihenbestand. Gegen den Feldrand bildet dichtes Graswurzel- und Stengelwerk eine geschlossene Bodenschicht, wenig Moos.

3. Krautschicht: Im geschlossenen Hecken- und Eichenerrain völlig fehlend; sonst Gräser vorherrschend; zerstreut: Steinklee, *Plantago*-Arten, *Stellaria media*, *Epilobium silvaticum*, *Urtica dioeca*, *Juncaceen*, *Aspidium filix mas*, *Silene inflata*.

4. Strauchschicht: bestandbildend: *Quercus robur*, *Populus nigra*, *Rubus fruticosus*, *Prunus spinosa*, *Salix*-Arten; zerstreut: *Betula verrucosa*. Baumschicht fehlt.

Biotop F (Abb. 6)

Bergwärtiger Hang an einem Waldweiher.

1. Untergrund: Buntsandstein mit geringer Verwitterungsschicht, nicht freiliegend.

2. Bodenschicht: In etwa gleicher Verteilung Rohhumusbedeckung, Graswurzelstengelgeflecht, Moose.

3. Krautschicht: vorherrschend Gräser, *Melampyrum*, *Hedera helix*; zerstreut: *Plantago media*, *lanceolata*, *Fragaria vesca*, *Aspidium filix mas*, *Daucus carota*, Steinklee, *Achillea millefolia*, *Helleborus foetidus*, *Teucrium scorodonia*, *Saponaria off.*, *Urtica dioeca*, *Viola spec.*, *Hieracium boreale*, *Filipendula ulmaria*.

4. Strauchschicht: vorherrschend: *Quercus robur*, *Corylus avellana*, *Acer pseudoplatanus*, *Viburnum lantana*, *Rubus fruticosus*; zerstreut: *Carpinus betula*, *Cornus sanguinea*, *Evonymus europaeus*, *Betula verrucosa*, *Rosa canina*, *Populus nigra*, *Ligustrum vulgare*, *Prunus avium*, *Rubus idaeus*, *Crataegus monogyna*, *Frangula alnus*, *Viburnum opulus*, *Salix alba*. Baumschicht fehlend.

Biotop G (Abb. 7)

Fortsetzung von Biotop F etwa 70—100 m unterhalb, unmittelbar am Weiherufer, aber völlig getrennt von Fundstelle F.

1. Untergrund: Stark humoser, zum Teil morastiger (Lehm)boden.

2. Bodenschicht: Moose oder zum Teil starke Rohhumuslage, Graswurzelgeflecht mehr hangwärts.

3. Krautschicht: Gramineen, Juncaceen, *Rumex acetosa*.

4. Strauchschicht: *Rubus fruticosus*, *Corylus avellana*.

5. Baumschicht: bestandbildend: *Alnus*, *Populus nigra*, daneben: *Carpinus betulus*, *Fagus sylvatica*, *Quercus robur*, *Betula verrucosa*, *Salix*-Arten.

Diese Aufstellung von 7 isolierten Lebensräumen zeigt, daß die Baumschicht bei Vorhandensein eines ausgeprägten Strauchdickichts, das hinreichenden Schutz gegen starke Sonneneinstrahlung und Austrocknung gewährt, fehlen kann. Die Photographien wurden alle zwischen 12 und 13 Uhr beim Höchststand der Sonne und bei sonnigem klarem Wetter aufgenommen, um durch die Licht-Schattenverteilung zu demonstrieren, wie stark die Sonneneinwirkung ausgeschaltet bleibt. Die Aufnahmen zeigen weiterhin, daß die Gebiete mehr oder weniger leicht zugänglich sind (durch Pfade, breite Wildwechsel, kleine Lichtungen und dergleichen). Dieser Umstand scheint mir für alle Leuchtkäferreviere charakteristisch zu sein; denn alle Tiere, gleich welchen Entwicklungsstadiums, konnte ich ausschließlich im offenen oder im Randgebiet des dichteren Gebüsches finden, höchstens 2—3 m tief im Dickicht. Dies ist darauf zurückzuführen, daß die Schnecken, die den Larven beider Arten als Nahrung dienen (Kap. C III 2), auf die randlichen und lichtereren, wegen der Lichtverhältnisse mit einer stärkeren Krautschicht versehenen Zonen angewiesen sein dürften, und daß die Imagines — sowohl die ♂♂ zum Fliegen als auch die ♀♀ zur attraktiven Leuchtstellung — freies Gelände bevorzugen (vgl. Appetenzverhalten).

In den 12 dauernd unter Kontrolle stehenden Biotopen, unter denen hier 7 ausgewählt wurden, werden 9 gemeinsam von *Lampyris* und *Phausis* bewohnt. Dieser Befund ist um so auffälliger, da in der mir bekannten Literatur keine Bemerkung über das gleichzeitige Auftreten beider Arten im gleichen Biotop zu finden ist. Die Tatsache ist jedoch deswegen bemerkenswert, weil sich bei gleichzeitigem Erscheinen der Imagines beider Arten (Kap. C II 2) Komplikationen beim Finden der Geschlechter ergeben könnten, da ja die Geschlechtstiere (außer *Lampyris*-♂♂), die Larven und Puppen beider Arten leuchten. Diese Frage hat dann tatsächlich bei meinen späteren Experimenten über das Sexualverhalten eine große Rolle gespielt. Biotop C und G gehören zu den 3 Stellen, an denen nur *Phausis splendidula* vorkommt. Der enge Konnex mit offenem oder Grundwasser wird nicht nur topographisch, sondern auch durch den Bestand an ausgesprochen hydrophilen Pflanzen angedeutet (*Sphagnum*, Binsen, Schachtelhalm, Farne, Cyperaceen, *Salix*, Erle), die in den anderen Biotopen mehr zurücktreten oder gänzlich fehlen oder aber durch weniger an das Wasser angepaßte Pflanzen vertreten werden. Diese Zusammenhänge zeigen deutlich die dicht beieinander liegenden Biotope C und D, bzw. F und G.

Ein kleiner Wasserlauf verbindet die Biotope C und D, durchfließt aber vom Quellgrund (Biotop C) zum Biotop D mit hohem Grundwasserstand (Geländedelle) ein typisches *Cicindela*-Sandrevier (auf etwa 800 m), das eine scharfe Trennung

beider Biotope bewirkt. Der Talschluß (Biotop C) öffnet sich gegen Norden und ist rundum in allen anderen Himmelsrichtungen mit hohen Fichten und Birken bestanden, die den engeren Biotop auch bei Sonnenhöchststand beschatten (der Tau hält sich an heißen Tagen bis in die Nachmittagsstunden). Der Biotop D dagegen ist zu verschiedenen Tageszeiten diffusem Sonnenlicht ausgesetzt, Pflanzen wie Steinklee, Plantago, Löwenzahn, Brennessel, Melampyrum, die weniger feuchtigkeitsbedürftig, aber mehr lichtungstungrig sind, treten auf, das Gebüsch ist lichter, der Boden weniger feucht. Die gleichen auffallenden Eigentümlichkeiten zeigt der höher gelegene trockenere Biotop F (Nord-Berghang) im Vergleich zu dem nach Norden zum Weiher hin exponierten nassen Biotop G. Nadelwald bildet stets eine strenge Grenze, das zeigen C, F und G. Die Trennung zwischen F und G und zwischen zwei weiteren von beiden Arten bewohnten Biotopen 30 m oberhalb von F wird jeweils von einer dichten Kiefer-Fichten-Mischkultur von 70—100 m bzw. 30 m Breite gebildet. — Wie Abb. 3 rechts zeigt, grenzt der Biotop C unmittelbar an eine dichte Fichten-Kiefer-Mischkultur. Diese bildet eine so deutliche Grenze, daß ich von den etwa 150 dort gefangenen *Phausis*-Larven und etwa 30 *Phausis*-♀♀ auch nicht ein Tier innerhalb der scharf abgegrenzten geschlossenen Nadelstreubedeckung fand (die beweglicheren ♂♂ fliegen gelegentlich in die Nadelholzkultur).

Die flächenmäßige Ausdehnung der Biotope ist sehr verschieden, unter den mir bekannten von einigen Quadratmetern (Biotop D etwa 60 qm) bis zu mehreren tausend.

2. Habitat

Die meisten der vielen hundert Larven beider Arten habe ich in der Bodenschicht gefunden, sie ist deren eigentlicher Lebensraum, in stärkerem Maße für *Phausis* wie für *Lampyrus*, deren Larven gelegentlich bis zu etwa 1 m Höhe in der Krautschicht auf Beutefang zu finden sind. Das ist nicht weiter verwunderlich, da ja gerade hier der höchste Grad der Deckung erreicht wird, wo in keiner Tageszeit die Luftfeuchtigkeit nachweislich auch an heißen Tagen unter 80% rel. Luftfeuchtigkeit absinkt, wo kein direktes Sonnenlicht hingelangt, wo die Extremwerte des Mikroklimas weitgehend nivelliert werden und wo sich nicht zuletzt die Beutetiere aufhalten. Dabei bietet der alljährliche Laubfall eine gut isolierende und für die an das Graben nicht adaptierten, relativ langsamen Bodeninsekten eine leicht erreichbare Überwinterungs- und Schutzmöglichkeit. Daß sie so stark an die Bodenschicht gebunden sind, ist um so auffälliger, als sie sehr wohl zum Klettern durch scharfe Klauen und Pygopodium befähigt sind (sie können sogar an unpolierten Glasflächen hochklettern, wenn sie etwas aus der Lotrechten geneigt sind).

Um den genauen Aufenthalt bei Tage im Freien zu ermitteln, wurden Bodenflächen bis 20 cm Tiefe systematisch durch Ausheben und Beobachtung des zerbröckelten und zerzupften Materials auf weißem Tuch untersucht, und es stellte

sich dabei heraus, daß sich die Larven beider Arten im Freiland ausschließlich in mehr oder weniger lockerem Bodenmaterial (Humus, Rohhumus, Grasgeflecht, Moos) aufhielten, sich nicht oder nur gelegentlich bei sehr lockerem Erdreich in die eigentliche Bodenkrume bei Tage zurückzogen (vgl. dazu Überwinterung Kap. C III 1 a). Diese Methode eignet sich wegen ihrer Unergiebigkeit und Umständlichkeit selbst bei relativ dichter Population nicht zu quantitativen Bestimmungen der Dichte der Population, weil dazu zu große Flächen peinlich genau untersucht werden müßten. Allgemein kann gesagt werden, daß die Populationsdichte mit der zunehmenden Größe der Biotope lichter wird. Zur Untersuchung der Populationsdichte vgl. die Ergebnisse zur Vermehrungsrate und dergleichen unter Kapitel C II 3. Weitere Aufschlüsse über die Relation zur Bodenschicht kann das folgende Kapitel geben.

3. Ökologische Faktoren

Zunächst wollte ich die optimalen oder bevorzugten Bedingungen des natürlichen Milieus studieren. Das Ergebnis konnte dann im Laborexperiment berücksichtigt werden, um so ein möglichst normales Verhalten der Tiere zu gewährleisten. Außerdem sollte die Untersuchung der ökologischen Faktoren eine erfolgreiche Zucht meiner Tiere ohne größere Verluste ermöglichen helfen und da dieses Kapitel andere biologische Beobachtungen ergänzt, wurde es im biologisch-ökologischen Teil belassen.

Zur Untersuchung maßgeblicher Faktoren wurden „Mikro“-Habitatwahlversuche durchgeführt, die Präferenda im Feuchtigkeits-, Helligkeits- und Temperaturgefälle bestimmt und außerdem Labor- und Freilandbeobachtungen über Photo- und Skototaxis mit herangezogen.

Folgende Beobachtungen sind als Vorversuche zur komplexen Frage der ökologischen Faktoren zu werten:

Habitatwahlversuche

In einer Petrischale (Ø 15 cm) wurden vorübergehend *Phausis*-Larven aufbewahrt. Etwa die Hälfte war mit rotem feuchtem Sand (Boden aus verschiedenen natürlichen Biotopen), die andere mit Rohhumus bedeckt. Es zeigte sich, daß die Larven die Oberfläche der Humushälfte aufsuchten, und zwar nur bei Nacht, nicht bei Tage (bei etwa 400 lx diffusem Tageslicht), was also die Deutung als skototaktische Reaktion ausschließt (relativ hellerer Sand gegenüber bedeutend dunklerem Humus). Diese Beobachtung veranlaßte mich zu weiteren Versuchen: In künstlichen Mikro-Habitaten wurden Larven beider Arten (30 *Lampyrus*, 40 *Phausis*) in eine Petrischale (20 cm Ø und 10 cm Höhe) gebracht bei normalem Tag-Nacht-Zyklus (Nacht von 18.00—8.00 Uhr; Tag = max. 500 lx) und bei folgender Anordnung der Bodenbedeckung in den Petrischalen (stets etwa 100% rel. Luftfeuchtigkeit, bei durchschnittlich 15—17° C):

1. Eine Hälfte Sand (Buntsandsteinsand), eine Hälfte Fallaubstreu über Sand (Tabelle 1, Abb. 8).
2. Eine Hälfte Sand (Buntsandsteinsand), eine Hälfte Rohhumus über Sand (Tabelle 2; Abb. 9).

3. Eine Hälfte Sand, eine Hälfte Kulturboden (kalkhaltiger Lehmboden) (Tabelle 3, Abb. 10).

4. Eine Hälfte Kulturboden, eine Hälfte Laubstreu über Kulturboden (nur bei *Phausia*, Tabelle 4, Abb. 11a).

5. Eine Hälfte Kulturboden, eine Hälfte Rohhumus über Kulturboden (nur bei *Phausia*, Tabelle 5, Abb. 11b).

6. Ein Viertel Sand, ein Viertel Kulturboden, ein Viertel Laubstreu, ein Viertel Rohhumus (Tabelle 6, Abb. 12a, 12b).

Tabelle 1.

½ Sand, ½ Falllaubstreu					
<i>Lampyris</i> (30 Stück)			<i>Phausia</i> (40 Stück)		
Uhrzeit	Sand	Laub	Uhrzeit	Sand	Laub
14.00	eingesetzt auf Sand		14.00	entlang der Grenze eingesetzt	
17.00	1	29	17.00	12	28
19.00	4	26	19.00	10	30
24.00	7	23	24.00	10	30
5.00	3	27	5.00	4	36
10.00	2	28	10.00	2	38
15.00	0	30	15.00	2	38
20.00	3	27	18.00	11	29
1.00			20.00	8	32
6.00			1.00	4	36
11.00			6.00	1	39
12.00	umgesetzt		11.00	1	39
13.00	3	27	12.00	umgesetzt auf Sand	
16.00	2	28	17.00	39	1
19.00	3	27	22.00	10	30
23.00	1	29	3.00	4	36
4.00	3	27	8.00	2	38
9.00	2	28			
14.00	2	28			
			nach 2 Tagen		
			11.00	0	40
			14.00	0	40

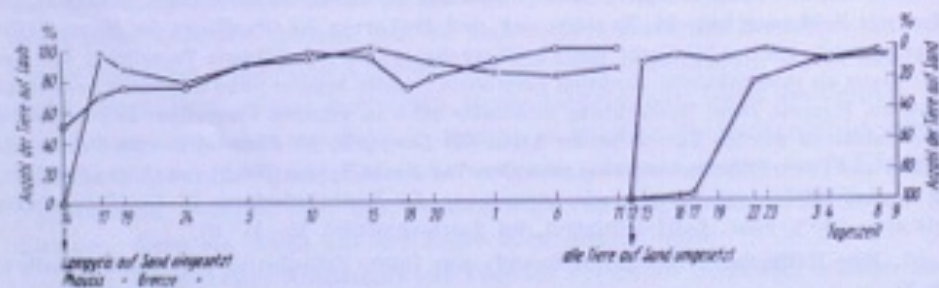


Abb. 8. Wahl zwischen Sand und Falllaubstreu. *Lampyris* ×××, *Phausia* ○○○, ⊗ Versuchsbeginn bzw. Umsetzen der Tiere.

7. Ein Viertel Sand, ein Viertel Kulturboden, ein Viertel Laubstreu, ein Viertel Nadelstreu (Tabelle 7, Abb. 13a, b).

Diese Mikro-Habitats wurden alle 5 Stunden kontrolliert, nachdem sich herausgestellt hatte, daß kürzere Intervalle die Ergebnisse nicht verändern. Ausnahmen davon wurden gemacht, um bestimmte Effekte im Verhalten der Tiere zu demonstrieren (vgl. in den Tabellen die Zeitnahme in den Abend- und Morgenstunden!).

Tabelle 2.

½ Sand, ½ Rohhumus					
<i>Lampyris</i> (30 Stück)			<i>Phausia</i> (40 Stück)		
Uhrzeit	Sand	Humus	Uhrzeit	Sand	Humus
14.00	eingesetzt auf Sand		14.00	eingesetzt an Grenzlinie	
15.00	24	6	18.00	8	32
17.00	23	7	23.00	12	28
19.00	27	3	4.00	16	24
24.00	22	8	9.00	17	23
5.00	18	12	14.00	12	28
10.00	23	7	19.00	11	29
10.00	auf Humus umgesetzt		24.00	3	37
15.00	17	13	5.00	4	36
17.00	17	13	10.00	2	38
20.00	18	12	13.00	1	39
1.00	23	7	13.00	umgesetzt auf Sand	
6.00	21	9	18.00	8	32
9.00	12	18	23.00	0	40
	nach 2 Tagen		4.00	4	36
11.00	19	11	9.00	2	38
14.00	15	15	14.00	2	38
			19.00	7	33
			24.00	4	36
			5.00	8	32
			10.00	7	33
			nach 2 Tagen		
			13.00	2	38

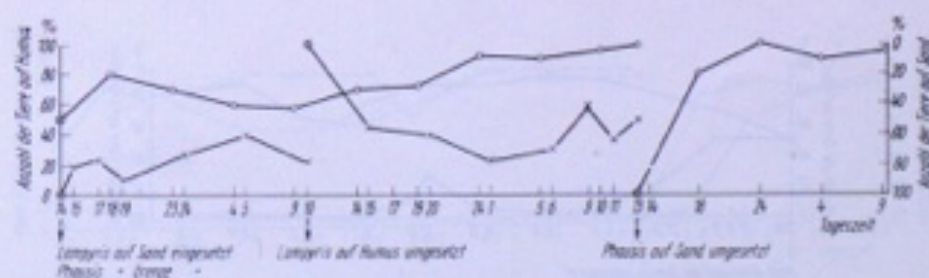


Abb. 9. Wahl zwischen Sand und Rohhumus. Zeichen wie Abb. 8.

Die Larven beider Arten suchen stets das Milieu mit dem höchsten Deckungsgrad auf. Auffallend ist jedoch, daß die *Lampyris*-Larven Rohhumus weniger bevorzugen als Sand, wogegen die *Phausis*-Larven ganz entschieden — wie erwartet — dem Rohhumus den Vorzug geben. Ein ebenso auffällig verschiedenes Verhalten der beiden Larven zeigt sich bei der Wahl zwischen sand- und kalkhaltigem Lehm Boden (in der Tabelle = Kulturboden), indem *Phausis* den Lehm Boden bevorzugt, *Lampyris* hingegen den Sand. Daß *Phausis* auch Laub bzw. Humus dem Lehm Boden vorzieht, zeigen Tabelle 4, 5 und Abb. 11. In den Versuchen mit 4 Wahlmöglichkeiten ist die eindeutige Bevorzugung von Laubstreu in allen Fällen evident. Die Anzahl der Tiere in den anderen Teilen bleibt meist wesentlich unter 20%, ausgenommen während der Abend- und Nachtstunden. Diesen Unterschied zwischen Tag und Nacht zeigt

Tabelle 3.

½ Sand, ½ Kulturboden					
<i>Lampyris</i> (30 Stück)			<i>Phausis</i> (40 Stück)		
Uhrzeit	Sand	Kulturboden	Uhrzeit	Sand	Kulturboden
14.00	entlang der Grenze eingesetzt		14.00	entlang der Grenze eingesetzt	
18.00	20	10	17.00	unbewegt an gleicher Stelle, zum Teil noch in Rückenlage	
23.00	23	7	18.00	20	20
4.00	27	3	19.00	20	20
9.00	28	2	24.00	8	32
14.00	26	4	5.00	1	39
19.00	26	4	10.00	1	39
24.00	23	7	15.00	2	38
2.00	19	11	19.00	11	29
5.00	20	10	20.00	5	35
10.00	27	3	1.00	0	40
14.00	25	5	6.00	1	39
14.00	auf Kulturboden umgesetzt		11.00	1	39
19.00	21	9	15.00	1	39
24.00	23	7			
5.00	27	3			
10.00	26	4			
15.00	24	6			

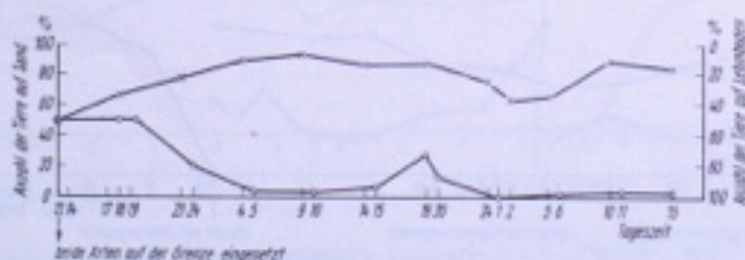


Abb. 10. Wahl zwischen Sand und Lehm Boden. Zeichen wie Abb. 8.

auch deutlich der Verlauf der „Laubstreu Kurve“. Die Laubstreu dient also offenbar als ausschließlicher Unterschlupf bei Tage. Nur bei Nacht wird dieser Raum zum Beutesuchen verlassen (nicht nur im Experiment, sondern auch in geeigneten Fällen in der Natur, z. B. wenn ein Weg durch den Biotop führt und dergleichen). Die Fragen des Aktivitätsrhythmus werden in einem eigenen Kapitel untersucht. Es soll nur hier schon darauf hingewiesen sein, wie sehr sich die *Phausis*-Larven von den *Lampyris*-Larven hinsichtlich ihrer Aktivität (*Phausis* besonders am Tage)

Tabelle 4, 5.

½ Kulturboden, ½ Laub- bzw. Rohhumusstreu					
<i>Phausis</i> (40 Stück)			<i>Phausis</i> (40 Stück)		
Uhrzeit	Kulturboden	Laub	Uhrzeit	Kulturboden	Humus
14.00	entlang der Grenze eingesetzt		14.00	entlang der Grenze eingesetzt	
17.00	4	36	18.00	1	39
19.00	6	34	23.00	8	32
24.00	5	35	4.00	15	25
5.00	1	39	9.00	15	25
10.00	1	39	14.00	14	26
15.00	1	39	19.00	9	31
18.00	12	28	24.00	0	40
20.00	7	33	5.00	3	37
1.00	0	40	10.00	2	38
6.00	0	40	13.00	2	38
11.00	0	40	13.00	auf Kulturboden umgesetzt	
12.00	auf Kulturboden umgesetzt		18.00	7	33
17.00	38	2	23.00	3	37
22.00	14	26	4.00	6	34
3.00	6	34	9.00	4	36
8.00	3	37	14.00	4	36
	nach 2 Tagen		19.00	16	24
11.00	3	37	24.00	11	29
14.00	3	37	5.00	8	32
	nach 2 Tagen		10.00	7	33
			13.00	1	39

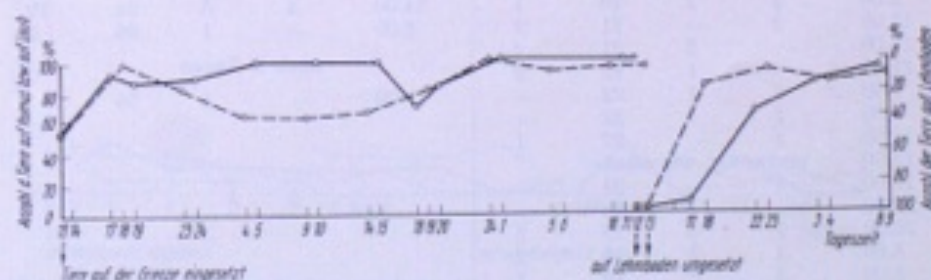


Abb. 11 a, b. Wahl zwischen Humus (gestrichelt) bzw. Laubstreu (ausgezogen) und Lehm Boden.

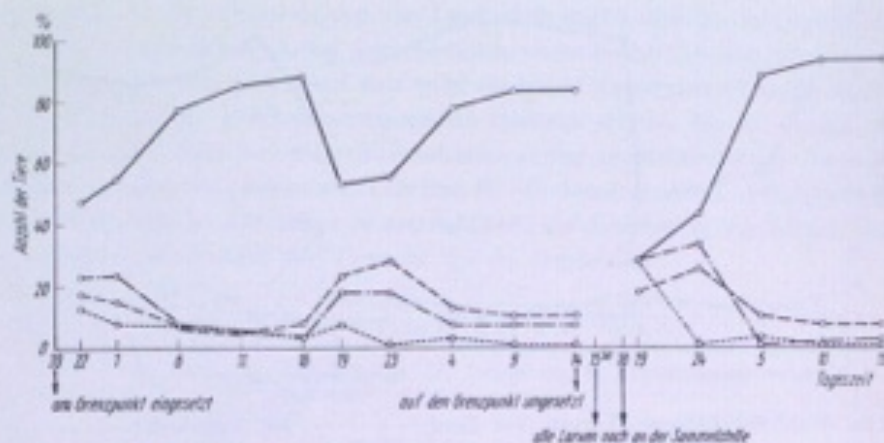
Abb. 13b. Wahl der *Phausia*-Larven. Zeichen wie Abb. 13a).

Tabelle 7.

$\frac{1}{4}$ Sand, $\frac{1}{4}$ Kulturboden, $\frac{1}{4}$ Laubstreu, $\frac{1}{4}$ Nadelstreu									
<i>Lampyris</i> (25 Stück)				<i>Phausia</i> (40 Stück)					
Uhrzeit	Sand	Kultur- boden	Laub- streu	Nadel- streu	Uhrzeit	Sand	Kultur- boden	Laub- streu	Nadel- streu
20.00	an Grenzpunkt eingesetzt				20.00	an Grenzpunkt eingesetzt			
22.00	2	2	17	4	22.00	5	9	19	7
1.00	1	4	17	3	1.00	3	9	22	6
6.00	1	2	19	3	6.00	3	3	31	3
11.00	1	2	20	2	11.00	2	2	34	2
16.00	—	2	22	1	16.00	1	1	35	3
19.00	2	1	19	3	19.00	3	7	21	9
23.00	2	2	18	3	23.00	—	7	22	11
4.00	—	2	20	3	4.00	1	3	31	5
9.00	—	—	21	4	9.00	—	3	33	4
14.00	—	1	23	1	14.00	—	3	33	4
14.00	umgesetzt wie oben				14.00	umgesetzt wie oben			
15.30	—	3	21	1	15.30	alle noch an Sammelstelle, zum Teil in Rückenlage			
19.00	4	2	15	4	18.00	alle noch an Sammelstelle, in Normallage			
24.00	—	3	22	—	19.00	11	11	11	7
5.00	1	1	20	3	24.00	—	13	17	10
10.00	1	2	22	—	5.00	1	—	35	4
15.00	2	—	23	—	10.00	—	—	37	3
20.00	—	2	20	3	15.00	—	—	37	3
1.00	1	1	21	2	20.00	9	8	16	7
6.00	—	3	21	1	1.00	—	2	33	5
10.00	2	2	20	1	6.00	1	2	34	3
	nach 8 Tagen				10.00	2	—	37	1
14.00	—	—	25	—		nach 8 Tagen			
					14.00	—	4	29	7

Verhalten im Feuchtigkeitsgefälle, Hydrokinese, Wasserverlust im Trockenraum

Zur Bestimmung des Präferenzdams im Feuchtigkeitsgefälle wurde in der üblichen Weise durch Salzlösungen ein Feuchtigkeitsgefälle von etwa 100–0% erreicht: H_2O 100%, K_2SO_4 96–100%, $NaCl$ 72–76,5%, $CaCl_2$ 35%, $ZnCl_2$ 10–20%, P_2O_5 (trocken) 0%, relative Luftfeuchtigkeit. Unmittelbar über den Gefäßen befand sich ein Gaze-Laufsteg; die ganze Apparatur war hermetisch abgeschlossen (Abb. 14).

Ergebnis bei *Lampyris*-Larven (Tabelle 8)

Temperatur: 22° C

Beleuchtung: völlige Dunkelheit

Anzahl der Larven: 15 Stck. (in verschiedenem Alter und physiologischem Zustand)

Kontrolle: stündlich

Die Tiere wurden über P_2O_5 eingesetzt.

Tabelle 8.

Anzahl der Tiere und Verteilung über:

Stunden nach Versuchs- beginn	P_2O_5	$ZnCl_2$	$CaCl_2$	$NaCl$	K_2SO_4	H_2O
1.	6	—	2	1	—	6
2.	3	—	2	1	4	5
3.	2	1	2	2	1	7
4.	2	2	1	2	1	7
5.	2	1	1	2	1	8
6.	3	1	—	3	1	7
7.	1	1	1	2	4	6
8.	1	—	1	—	5	8
9.	1	1	—	4	3	6
10.	—	—	—	2	4	9
11.	—	1	—	1	2	11
12.	—	—	—	2	3	10
13.	—	—	—	2	4	9
14.	—	—	1	2	3	9
15.	—	—	1	2	2	10
16.	—	—	1	1	3	10
17.	—	—	1	3	3	8
18.	nach P_2O_5 umgesetzt					
19.	3	10	1	—	—	1
20.	3	9	2	—	—	1
21.	4	6	2	2	—	1
22.	4	4	1	4	1	1
23.	3	2	1	2	4	3
24.	—	3	1	3	5	3
25.	—	2	2	5	3	3
26.	1	1	3	3	3	4
27.	—	1	1	4	6	3
28.	—	1	1	2	6	5
29.	—	—	1	2	5	7
30.	—	—	1	2	6	6

Ergebnis bei *Phausis*-Larven (Tabelle 9)

Alle Versuchsbedingungen wie bei *Lampyris*.

Stunden nach Versuchsbeginn	P ₂ O ₅	ZnCl ₂	CaCl ₂	NaCl	K ₂ SO ₄	H ₂ O
1.	2	—	—	—	3	10
2.	—	—	—	1	10	4
3.	—	—	—	—	12	3
4.	—	—	—	—	12	3
5.	—	—	—	—	12	3
6.	—	—	—	—	12	3
7.	—	—	—	—	12	3
8.	—	—	—	—	12	3
9.	—	—	—	—	12	3
10.	—	—	—	—	12	3
11.	—	—	—	—	12	3
12.	—	—	—	—	12	3
13.	nach P ₂ O ₅ umgesetzt:					
14.	1	5	7	1	1	—
15.	—	—	5	6	4	—
16.	—	—	3	6	5	1
17.	—	1	2	6	5	1
18.	—	—	1	6	7	1
19.	—	—	2	5	7	1
20.	—	—	2	4	8	1
21.	—	—	2	4	8	1
22.	—	—	2	4	8	1
23.	—	—	2	4	8	1

Beide Tabellen und die Abbildungen 15a und b zeigen eine sehr eindeutige irreversible Bevorzugung der relativen Luftfeuchtigkeit zwischen 80—100%. Dabei reagieren die sonst trägeren *Phausis*-Larven (vgl. Akinese und Lokomotion Kap. E I) bedeutend schneller und schärfer als die *Lampyris*-Larven. Die *Phausis*-Larven,

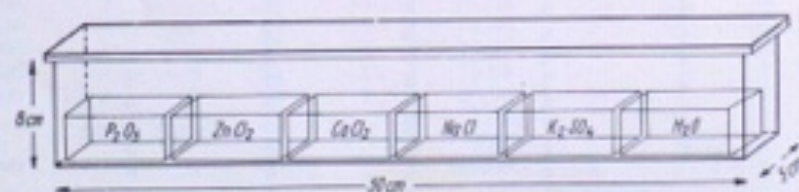


Abb. 14. Feuchtigkeitsorgel. Erklärung im Text.

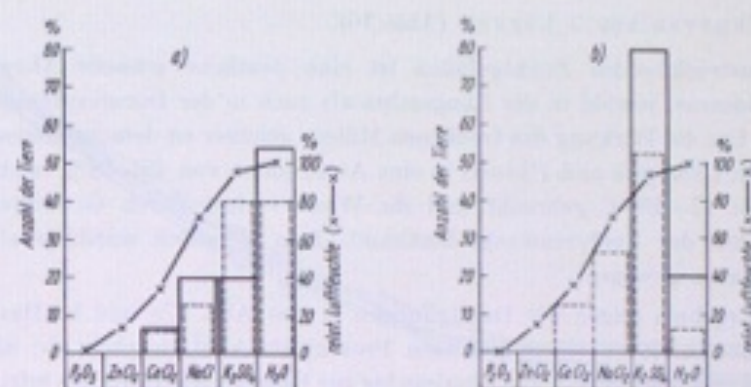


Abb. 15. Verhalten im Feuchtigkeitsgefälle: *Lampyris* (a), *Phausis* (b). — Ergebnis nach 17 Stunden, - - - Ergebnis nach Umsetzen in 0% relat. Luftfeuchte (P₂O₅) nach 12 Stunden.

deren natürlicher Biotop feuchter ist, bevorzugen zwar die feuchteste Kammer nicht, um so entschiedener aber die K₂SO₄-Kammer mit etwa 96—100%.

Tropft man Wasser in ausgetrocknete Zuchtgefäße, so laufen die Larven darin bald gerichtet zur feuchten Stelle hin. Die Hydrokinese sollten folgende Versuche zeigen: Die Tiere (*Lampyris*) wurden ein paar Tage vorher bei etwa 70—80% relativer Luftfeuchtigkeit und ohne die Möglichkeit, Wasser aufzunehmen, gehalten, dann in eine 2 cm hohe Petrischale von 15 cm Durchmesser gebracht, diese mit einer Dunkelmannschette umgeben und mit diffusem schwachem Oberlicht (etwa 30 lx) beleuchtet; feiner staubtrockener Sand bedeckte den Boden. An einem Ende des Gefäßes wurde etwas Wasser eingetropt, bis etwa die Hälfte der Schale unter leichter Umfärbung des Sandes (roter Sand!) befeuchtet war. An der Eintropfstelle wurde ein Wassertropfen zum Trinken (S. 457ff.) an die Glaswand in 1/2 cm Höhe gehängt, gleichsam als Punkt der höchsten Wasserkonzentration. Alle 5 Tiere erreichten nicht nur die Feuchtzone, sondern hielten sich stundenlang vorwiegend darin auf. Das 1. Tier erreichte die Feuchtzone nach 5 Minuten, das letzte nach 12 Minuten, der Wassertropfen wurde von 3 Larven zum Trinken benutzt (die Tiere waren natürlich nicht in gleicher physiologischer Verfassung). Gelegentlich in den Trockenteil gelangt, kehrten sie oft sofort um und kamen nicht selten zum Trinken an den Wassertropfen zurück. Der Versuch, an der Glaswand hochzuklettern, wurde nur im trockenen Teil gemacht.

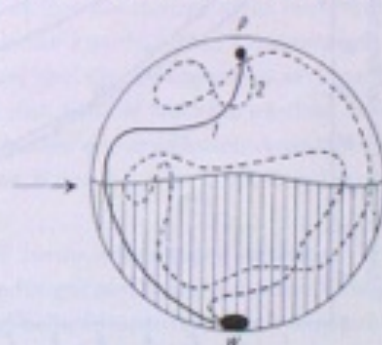


Abb. 16. P — Ausgangspunkt für beide Tiere; W — Wassertropfen; → Versuch, die Glaswand hochzuklettern

Laufkurven von 2 Larven (Abb. 16)

In austrocknenden Zuchtgefäßen ist eine deutliche schnelle Abnahme des Körpervolumens, sowohl in der Längsachse als auch in der Dorsoventralen zu konstatieren. Um die Wirkung des trockenen Milieus genauer zu demonstrieren, wurden Larven von *Lampyris* und *Phausis* in eine Atmosphäre von 45–48% relative Luftfeuchte bei 17–18°C gebracht und ihr Wasserverlust durch Gewichtsabnahme stündlich auf der Analysenwaage bestimmt. Zum Vergleich wurde je eine frisch getötete Larve gewogen.

Das Ergebnis zeigen die Darstellungen in den Abb. 17a und b. Das Körpergewicht nimmt bis zu einem gewissen Prozentsatz kontinuierlich ab; die Kurve verläuft dann asymptotisch zur Abszisse bis zur Gewichtskonstanz des lufttrockenen Körpers. Der Tod tritt bei *Phausis* zwischen der 6. und 7. Stunde nach Versuchsbeginn ein, bei *Lampyris* sehr unregelmäßig zwischen der 5. bis zur 9. oder überhaupt nicht (vgl. Kurve 3, Abb. 17a und Trinken S. 457ff.). Vergleicht man die Kurven der Versuchstiere und die der getöteten Testtiere, so ergibt sich, daß bei *Phausis* alle Kurven sehr genau dem Verlauf der Kurve des Testtieres folgen, ja mit ihr fast übereinstimmen; bei *Lampyris* trifft das nur für die Kurve 1 zu, Kurven 2–5 verlaufen viel flacher. Dieser Umstand läßt vermuten, daß den *Phausis*-Larven jeder Regulationsmechanismus gegen Austrocknung fehlt, daß sich dagegen die *Lampyris*-Larven gegen Austrocknung mäßig schützen können. Nur so ist auch erklärlich, daß eine Larve überleben konnte. Diese Kurve 3 zeigt auch ein wiederholt sprungartiges

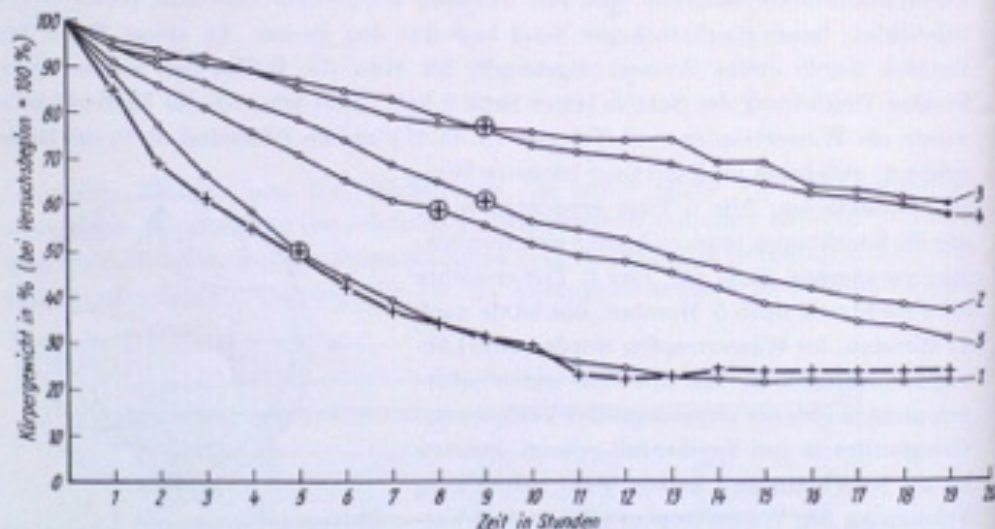


Abb. 17a. Abnahme des Körpergewichts bei 45–48% relat. Luftfeuchte und 17–18°C (*Lampyris*). 1–5 Einzeltiere, +++ Vergleichswerte einer getöteten Larve, ⊕ Tod des Versuchstieres.

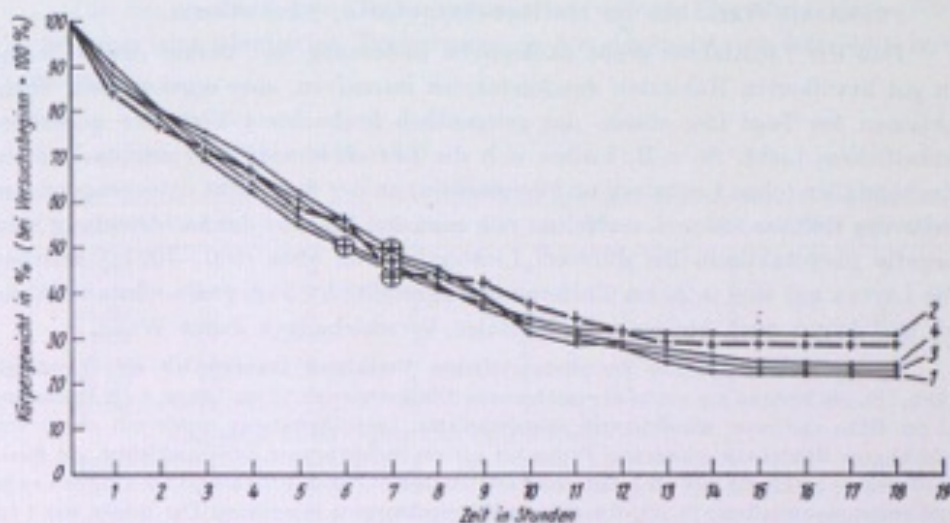


Abb. 17b. Abnahme des Körpergewichts bei 45–48% relat. Luftfeuchte und 17–18°C (*Phausis*). 1–3 Einzeltiere, 4 Gesamtergebnis von 5 Larven, sonstige Zeichen wie Abb. 17a.

Absinken bei nachfolgender zeitweiliger Konstanz des Körpergewichts. Der Verlauf der Kurve 1 bei *Lampyris* (Abb. 17a), die mit der des Testtieres beinahe übereinstimmt, ist vielleicht darauf zurückzuführen, daß die Larve aus irgendeinem Grunde stark geschädigt war. Damit könnte man auch den relativ frühen Tod (nach der 5. Stunde) erklären.

Im Verlaufe dieser Untersuchung traten charakteristische, sich bei allen Tieren wiederholende Änderungen im Verhalten auf. Beide Arten zeigten sich innerhalb der 1. Stunde auffallend aktiv, die Akinese, die bei *Phausis*-Larven Stunden dauern kann, blieb auf einige Sekunden verkürzt und trat später überhaupt nicht mehr ein. Nach etwa 4 Stunden zeigten beide Larvenarten keine koordinierten Lokomotionsbewegungen mehr (außer bei der überlebenden, bei der die Bewegungen erst nach 19 Stunden etwas unkoordiniert wurden). Schon eine Stunde nachher stellten fast alle Larven beider Arten jegliche Lokomotion ein (außer der erwähnten Ausnahme), sie bewegten sich nur noch auf starke mechanische Reize hin, die Umkehrreaktion blieb aus, darnach trat bald der Tod ein.

Auch diese Ergebnisse deuten darauf hin, daß beide Arten gegen extreme Verhältnisse sehr empfindlich reagieren, daß sie wenig oder gar nicht gegen Austrocknung (Sonneneinstrahlung, ungenügende Bodendeckung, hohe Temperatur usw.) angepaßt sind — wie viele ausgesprochene Bodentiere. Die Möglichkeit einer geringen Anpassung von *Lampyris* deutet auch auf die Fähigkeit hin, Räume noch zu besiedeln, in denen *Phausis* fehlt (S. 427 und 429).

Phototaxis, Verhalten im Helligkeitsgefälle, Skototaxis

Daß der Lichtfaktor große ökologische Bedeutung hat, darauf deuten meine in gut bevölkerten Habitaten durchgeführten intensiven, aber ergebnislosen Suchaktionen bei Tage hin, ebenso das gelegentlich beobachtete Verhalten gegenüber künstlichem Licht. So z. B. hielten sich die Larven abends oder nachts in ihren Zuchtgefäßen (ohne Laubstreu und dergleichen) an der dem Licht entgegengesetzten Seite des Gefäßes auf und verhielten sich auch bei Umkehr der Lichtrichtung stets negativ phototaktisch. Bei diffusem Lichteinfall von oben (500—700 lx) kriechen die Larven auf eine in 20 cm Entfernung aufgestellte 5 × 5 cm große schwarze Wand zu und folgen auch kleineren horizontalen Verschiebungen dieser Wand.

Zum genaueren Studium des phototaktischen Verhaltens benutzte ich eine Lichtorgel (Abb. 18). Sie bestand aus einem abgeschlossenen Glaskasten von 75 cm Länge, 8 cm Breite und 10 cm Höhe und einer abnehmbaren Glasdeckplatte. Diese Apparatur wurde mit einem verschiebbaren Mantel aus schwarzem Papier bis auf ein freibleibendes Ende umkleidet. An dieser Stelle wurde senkrecht von oben mit einer elektrischen vertikal verschiebbaren kleinen Lampe und zwischengeschalteter CuSO_4 -Küvette als Wärmeabsorbens beleuchtet. Der Boden war 1 cm mit gleichmäßig feuchtem Sand bedeckt. Geeicht wurde die Apparatur im Dunkeln von unten bei geöffneter Bodenverdarkung (bevor Sand eingefüllt war) mit einem Lux-Meter (Meßgerät: Gossen Trilux, Maßeinheit: Candela Lux = Neulux) bis durch die Verschiebung des Verdunklungsmantels und der Lampe ein brauchbares Helligkeitsgefälle erreicht war, und zwar mit folgender Stufung: 2500—1000 lx = 11 cm Strecke, 1000—500 = 8 cm, 500—100 = 10 cm, 100—50 = 8 cm, 50—10 = 11 cm, 10—0 (0 lx = mit dem Gerät nicht mehr meßbar) = 27 cm Strecke.

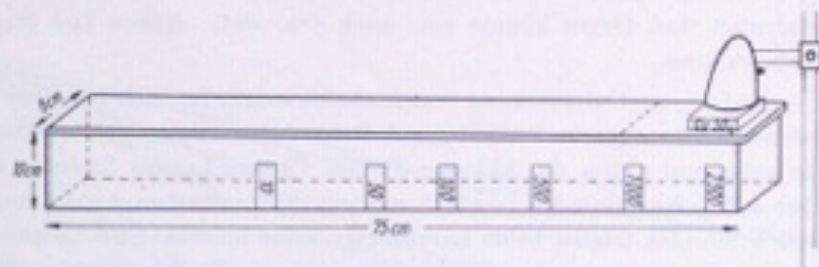


Abb. 18. Lichtorgel. Die Verdunklungsmanschette ist nicht eingezeichnet. Die Zahlen auf der Apparatur sind die Helligkeitswerte in Lux. Weitere Erklärungen und Maße im Text.

Versuchsbedingungen für beide Arten:

Temperatur: 20° C

relative Feuchtigkeit in der Apparatur: 80—100 %

Tierzahl: 30 Stück

Versuchsbeginn: 13.00 Uhr

Kontrolle: stündlich (Ausnahme in den Nachtstunden).

Die bei gewöhnlichem Tagesrhythmus an diffuses Tageslicht (500—700 lx) 6 Stunden lang adaptierten Tiere wurden in den Abschnitt von 500—1000 lx eingesetzt.

Lampyris noctiluca (Abb. 19a)

Tabelle 10.

Uhrzeit	0 Lux	10 Lux	50 Lux	100 Lux	500 Lux	1000 Lux	2000—2500 Lux
14.00	7	5	4	4	3	6	1
15.00	11	3	3	4	4	5	—
16.00	10	6	3	2	2	6	1
17.00	17	4	3	2	1	3	—
18.00	11	5	5	3	2	4	—
19.00	17	4	1	2	4	1	1
20.00	18	7	2	1	2	—	—
umgesetzt in 500—1000 Lux (20.00 Uhr)							
21.00	17	6	3	1	2	1	—
22.00	16	6	2	3	1	2	—
1.00	24	4	2	—	—	—	—
umgesetzt in 500—1000 Lux (1.00 Uhr)							
2.00	17	7	3	—	2	1	—
5.00	24	5	1	—	—	—	—
umgesetzt in 500—1000 Lux (5.00 Uhr)							
7.00	16	9	2	1	1	1	—
9.00	17	8	2	2	—	1	—
10.00	17	8	1	1	2	1	—
11.00	17	8	2	2	1	—	—

Phausis splendidula (Abb. 19b)

Tabelle 11.

Uhrzeit	0 Lux	10 Lux	50 Lux	100 Lux	500 Lux	1000 Lux	2000—2500 Lux
14.00	—	1	3	4	16	6	—
15.00	2	6	3	5	9	5	—
16.00	11	6	4	3	4	2	—
17.00	14	5	4	5	2	—	—
18.00	14	5	5	5	1	—	—
19.00	13	6	5	5	1	—	—
20.00	14	6	4	5	1	—	—
umgesetzt in 500—1000 Lux (20.00 Uhr)							
21.00	4	6	6	7	6	1	—
22.00	8	3	8	6	4	1	—
1.00	14	5	4	7	—	—	—
umgesetzt in 500—1000 Lux (1.00 Uhr)							
2.00	6	11	6	4	3	—	—
5.00	21	8	1	—	—	—	—
umgesetzt in 500—1000 Lux (5.00 Uhr)							
7.00	10	5	10	3	2	—	—
9.00	14	6	6	3	1	—	—
10.00	14	6	6	4	—	—	—
11.00	14	6	6	4	—	—	—

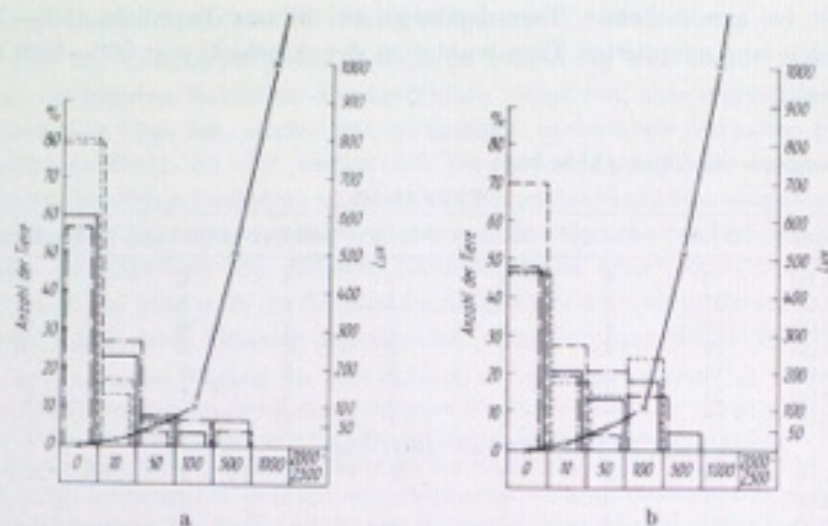


Abb. 19a. Verhalten im Helligkeitsgefälle (*Lampyris*). — 7 Std. nach Versuchsbeginn; 5 Std. nach Umbesetzung; - - - - 4 Std. nach Umbesetzung; - · - · 6 Std. nach Umbesetzung.

Abb. 19b. Verhalten im Helligkeitsgefälle (*Phausis*). Zeichen wie Abb. 19a.

Will man das Ergebnis von *Lampyris* und *Phausis* im Lichtgefälle vergleichen, so muß man — es sei nochmals nachdrücklich darauf hingewiesen — wie bei allen Versuchen, die auf Lauf- und allgemeiner Aktionsgeschwindigkeit basieren, berücksichtigen, daß die *Phausis*-Larven weitaus träger und gegen mechanische Einflüsse äußerst empfindlich sind im Vergleich zu den agilen, unempfindlicheren *Lampyris*-Larven.

Die Tabellen zeigen, daß die Larven eindeutig negativ phototaktisch reagieren, sowohl bei Tag als auch bei Nacht. Es fällt auf, daß nach dem nächtlichen Umsetzen die Reaktion schneller (zum Teil auch ausgeprägter) vonstatten geht als am Tage. Da die Versuche ja unabhängig von der normalen Tag-Nacht-Helligkeitsperiodizität durchgeführt wurden, ist ein entsprechend verschiedenartiger Tag-Nacht-Aktivitätsrhythmus zu vermuten, der bis zu einem gewissen Grade endogen zu sein scheint. Man könnte dieses Verhalten auch so deuten, daß mit den Nachtstunden eine stärkere Helligkeitssensibilisierung stattfindet, bzw. daß vorher (während der Tagstunden) eine höhere Bereitschaft bestünde, größere Helligkeiten zu ertragen. Mit dem Tagesbeginn tritt kaum mehr eine Änderung ein, wenn der reizlose Zustand im Gefälle erreicht ist; die Tiere bleiben bewegungslos auf ihren festen Plätzen, besonders die *Phausis*-Larven, aber auch die sonst so agilen *Lampyris*-Larven.

Bei der Registrierung um 14.00 Uhr (also 1 Stunde nach Versuchsbeginn) waren die *Phausis*-Larven — ohne Ausnahme — mit dem Vorderende genau nach dem

Dunkeln orientiert, den Kopf unter dem wohl auch lichtschützenden Prothorax völlig verborgen; bei den nachfolgenden Kontrollen war nie eine entgegengesetzte Orientierung (und damit Laufrichtung) festzustellen. Die *Lampyris*-Larven kamen gelegentlich in die helleren Teile zurück, wo sie sich allerdings (besonders im Bereich von 1000—2500 lx) merkwürdig schnell und fahrig, einer Fluchtreaktion vergleichbar, bewegten. Im Gegensatz zu den Imagines konnte jedoch bei den Larven in keiner Situation eine positive Phototaxis festgestellt werden.

Gegenüber Rotlicht verhielten sich die Larven beider Arten völlig indifferent, so daß sie bei schwachem Rotlicht stets kontrolliert und beobachtet werden konnten.

Die Laufskizzen der Abb. 20a und b sollen die skototaktischen Reaktionen bei folgender Versuchsanordnung (für beide Larvenarten) demonstrieren:

Eine Petrischale von 25 cm Durchmesser und 12 cm Höhe wurde in ganzer Höhe mit einem weißen Papiermantel umgeben, der gleichmäßig feuchte Sandboden mit weißem in 8 gleiche Sektoren eingeteiltem, ebenfalls feuchtem Filtrierpapier belegt und von oben gleichmäßig mit 800 lx ausgeleuchtet. Die Petrischale wurde mit dem zugehörigen Oberteil bedeckt, um die gegen Luftströmungen äußerst sensiblen Tiere zu schützen. Die in den Abbildungen schwarz dargestellten Teile der Glaswand stellen eine Wand aus schwarzem Papier dar, die so hoch wie die Petrischale ist und wie in den einzelnen Abbildungen wechselnde Ausdehnung hat. Der Kreisabschnitt eines Sektors entspricht etwa 10 cm. Die Versuche wurden bei Nacht ausgeführt (vgl. Aktivität Kap. C III 1b).

Zu jedem Versuch wurden jeweils vorher unbenutzte (ungereizte) Larven (10 *Lampyris* und 20 *Phausis*) verwendet und gegenüber der Dunkelwand eingesetzt (bei Zimmertemperatur). Die nach einer gegebenen Zeit ermittelten Standorte (●) geben kein richtiges Bild, weil die Larven, vor der schwarzen Wand angekommen, an ihr hochzuklettern versuchen oder nach einigen erfolglosen Versuchen oft weiterlaufen, meist an der Glaswand entlang, da ja der Lichtreiz weiterhin andauert. Die Anzahl der Tiere mußte so gewählt werden, daß der Versuch zu überblicken war. Vergleicht man die Stellen, an denen sich die Larven besonders gerne längere Zeit aufhielten (○) oder an der Wand hochzuklettern versuchten (×), so findet man charakteristische Häufungen an der Dunkelwand oder beim Übergang zur weißen Wand; oft führt die Laufkurve, an der Dunkelwandgrenze angekommen, zur Dunkelwand zurück. Die Laufskizzen sind der Übersicht halber nur in einigen charakteristischen Fällen nach dem Erreichen der Dunkelwand weitergeführt. Es sind jeweils nur die Laufskizzen von 5 Tieren wiedergegeben, die sich als erste in Bewegung setzten. Sie zeigen, daß die Larven beider Arten die Dunkelflächen mit einiger Unsicherheit in den Darstellungen bei D und E der Abb. 20a und 20b finden, d. h., daß sie aus 25 cm Entfernung eine 10 cm breite oder aus etwa 12 cm eine 2 cm breite Dunkelwand nicht mehr sehr zielstrebig anzugehen vermögen. Noch zu bemerken ist, daß der Kopf oft unter dem Prothorax verborgen wird und daß die Tiere an der Stelle, wo sie eingesetzt werden, sich unter Körperteile ihrer Nachbarn schieben, so daß zum Teil bizarre Knäuel entstehen (besonders bei *Phausis*); einige Lauf-

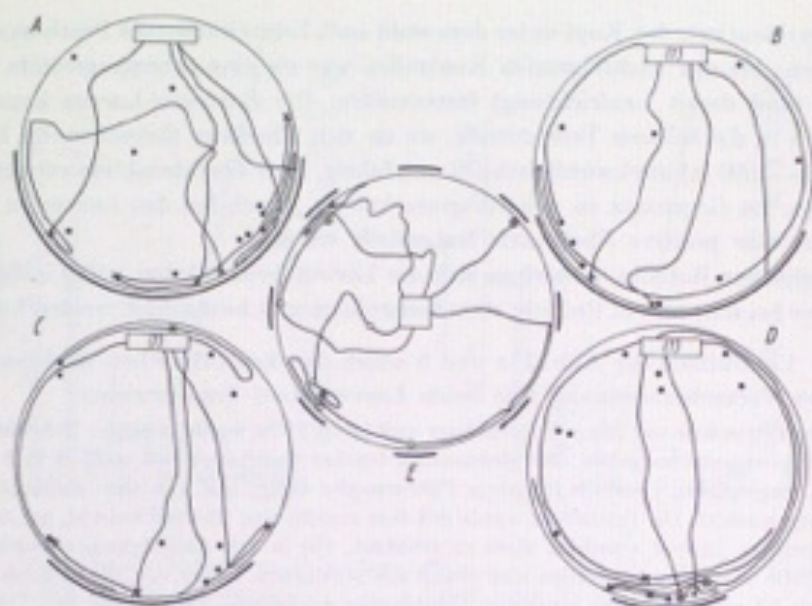


Abb. 20a. Skototaxis bei *Lampyris*-Larven. □ Ausgangspunkt aller Larven gegenüber der Dunkelwand ■. () = Anzahl der Larven, die an der Ausgangsstelle blieben oder wieder zu ihr zurückkehrten. Andere Zeichen im Text.

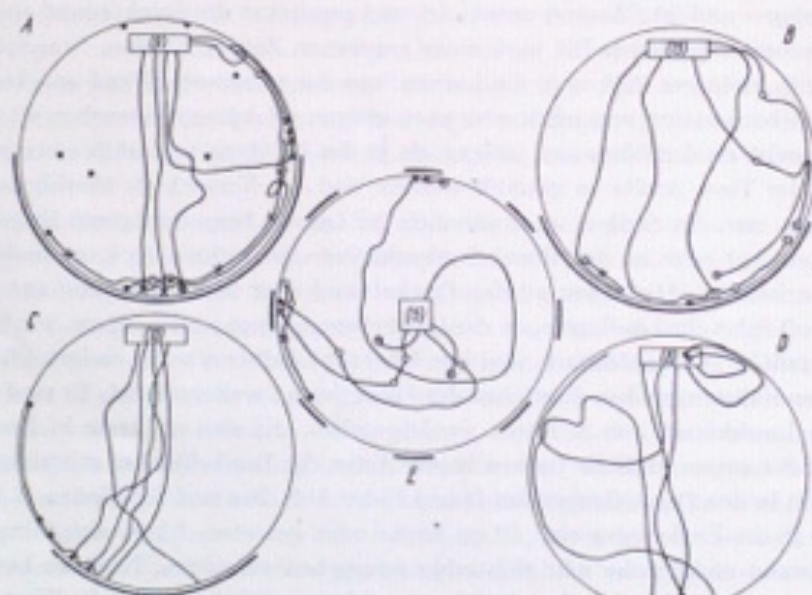


Abb. 20b. Skototaxis bei *Phausis*-Larven. Zeichen wie Abb. 20a) und weitere Erklärungen im Text.

kurven zeigen, daß die Larven gelegentlich zur Einsatzstelle zurückkehren, da ja die dort verbliebenen Tiere ebenfalls eine Dunkelregion darstellen. Versuche mit Einzeltieren konnte ich wegen der bei verschiedenen Larven (besonders bei *Phausis*) oft stundenlangen Akinese nicht durchführen.

Präferendum im Temperaturgefälle

Die Temperaturorgel (Abb. 21) bestand aus einer 10 cm breiten, 68 cm langen, 1,5 cm dicken Eisenschiene mit einem nach unten abgebogenen Schenkel. In einer Seite der Schiene staken 7 Thermometer in Abständen von 7 cm. Der Schiene wurde ein allseitig abschließender Glaskasten aufgesetzt von 50 cm Länge, 8 cm Breite und 8 cm Höhe. Eine Kältemischung und ein kleiner Bunsenbrenner sorgten üblicherweise für das Temperaturgefälle: 50°, 40,5°, 33,4°, 26,8°, 20,8°, 14,5°, 3—0°.

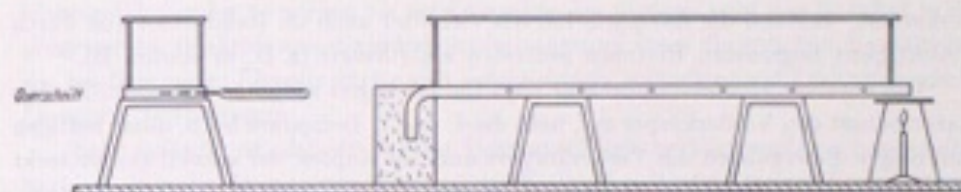


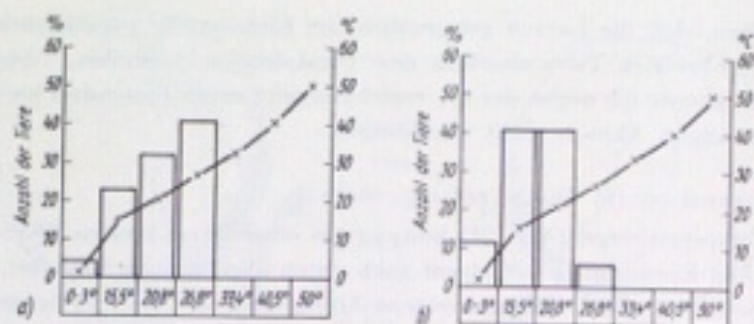
Abb. 21. Temperaturorgel. Erklärungen und Maße im Text.

Darin wurden bei Nacht und im Dunkeln unter halbstündlicher Kontrolle 22 *Lampyris*- und 17 *Phausis*-Larven geprüft (L = *Lampyris*, P = *Phausis*):

Tabelle 12.

halbstündliche Kontrolle	50°		40,5°		33,4°		26,8°		20,8°		14,5°		0—3°	
	L	P	L	P	L	P	L	P	L	P	L	P	L	P
1.	—	—	—	—	—	—	4	4	8	5	4	7	6	1
2.	—	—	—	—	1	—	6	—	7	10	5	6	3	1
3.	—	—	—	—	—	—	4	—	12	1	6	11	—	5
4.	—	—	—	—	—	—	2	—	7	1	10	11	3	5
5.	—	—	—	—	—	—	3	—	6	12	8	5	5	—
6.	—	—	—	—	1	—	6	—	7	5	5	10	3	2
7.	—	—	—	—	—	—	6	—	4	5	5	10	7	2
8.	—	—	—	—	—	—	8	—	6	3	4	6	4	8
9.	—	—	—	—	1	—	9	—	5	1	3	9	4	7
10.	—	—	—	—	—	—	7	1	8	7	4	9	3	—
11.	—	—	—	—	—	—	6	1	9	7	6	7	1	2
12.	—	—	—	—	1	—	9	1	8	7	3	7	1	2
13.	—	—	—	—	—	—	9	1	7	7	5	7	1	2

Tabelle 12 und Abb. 22a, b zeigen, daß die *Lampyris*-Larven weniger empfindlich reagieren als die *Phausis*-Larven und ein etwas höheres und breiteres Temperaturpräferendum haben (vgl. auch geographische Verbreitung Kap. C I 4). Das stimmt damit überein, daß *Phausis* in lichtgeschützteren, feuchteren, kühleren Biotopen

Abb. 22.a Reaktionen der *Lampyrus*-Larven im Temperaturgefälle.Abb. 22.b. Reaktionen der *Phausis*-Larven im Temperaturgefälle.

vorkommt, während die *Lampyrus*-Larven viel öfter auch im Randgebiet von durch Feuchtigkeit begrenzten Biotopen auftreten als *Phausis* (z. B. in Biotop B).

Die absolute Umkehrtemperatur liegt für *Lampyrus* zwischen 40° und 33°. Die Larve bäumt den Vorderkörper auf, hebt die 1. und 2. Beinpaare hoch, unter heftigen und eiligen Bewegungen des Vorderkörpers und des Kopfes, der schnell ausgestreckt und wieder eingezogen wird, außerdem ist die Antennenbewegung auffällig stark. Die Larven gingen über die 40° C-Grenze nie freiwillig hinaus.

Im folgenden sind die Aufenthaltszeiten von Einzeltieren (*Lampyrus*) bei verschiedenen Temperaturen der Temperaturorgel dargestellt. Die Larven wurden bei 50° eingesetzt, Zeitnahme von Thermometer zu Thermometer (= 7 cm) nach der durch den Reiz beim Einbringen der Tiere ausgelösten Akinese:

Tabelle 13.

	50°	40,5°	33,4°	26,8°	20,8°	15,5°	3-0°
1. Tier	15 sec	20 sec	20 sec	180 sec	●		
2. Tier	15 sec	25 sec	80 sec	120 sec	200 sec	●	
3. Tier	85 sec	10 sec	20 sec	30 sec	●		
4. Tier	10 sec	30 sec	140 sec	250 sec	●		
5. Tier	12 sec	28 sec	180 sec	50 sec	●		

● bedeutet Aufenthalt länger als 5 Minuten.

Diese kleine Versuchsserie soll zeigen, wie schnell sich die Larven nach Abklingen der Akinese auf der relativ großen Fläche (8×7 cm pro Feld) orientieren und wie sich die Laufgeschwindigkeit stetig verlangsamt. Auffallend ist Nr. 3: nach längerer Orientierungszeit rettet sich die Larve auf diesen nachhaltigen Reiz hin um so schneller in die erträglichen Temperaturfelder.

Ähnliches Verhalten zeigt auch *Phausis*: Die Fluchtreaktion beginnt schon im Bereich von 30°, freiwillig gingen die Tiere nie über 30° hinaus, die Bewegungen der Fluchtreaktion sehen heftiger und „verzweifelter“ aus als die bei *Lampyrus*, die

Larven gehen unkoordiniert, ziellos, überschlagen sich, fallen um und beginnen oft nach 1 Minute Aufenthalt bei 50° C zu leuchten.

Der Versuch über die Orientierungsgeschwindigkeit fiel folgendermaßen aus:

Tabelle 14.

	50°	40,5°	33,4°	26,8°	20,8°	15,5°	3-0°
1. Tier	60 sec	25 sec	70 sec	180 sec	●		
2. Tier	35 sec	55 sec	115 sec	240 sec	●		
3. Tier	1)						
4. Tier							
5. Tier	Beginn	35 sec	240 sec	●			
6. Tier	bei 40,5°	30 sec	30 sec	240 sec	●		

Die Temperatur bei 50° C scheint auf den Organismus der *Phausis*-Larven lebensgefährlicher zu wirken als bei *Lampyrus*. Im übrigen zeigt das Resultat in der progressiven Reaktionsgeschwindigkeitsverringerng etwa die gleichen Verhältnisse wie bei *Lampyrus*; *Phausis* dürfte sich jedoch relativ schneller als die sehr bewegliche *Lampyrus* fortbewegen.

Sehr auffällig ist, daß die für die Tiere unerträgliche Temperatur schon bei 30° liegt, um so mehr, da ja solche Werte oft im Freiland auftreten; tiefere Temperaturen (um 0° C) werden ohne auffälliges Verhalten (z. B. Kältestarre) ertragen. Dies zeigt ebenfalls wieder deutlich, warum die Larven exponierte Lokalitäten meiden.

4. Geographische Verbreitung

In der Literatur gibt es nur wenige Angaben über die geographische und horizontale Verbreitung. Lediglich E. OLIVIER [98] gibt eine flüchtige Beschreibung der geographischen Verbreitungsgebiete der 4 großen Lampyriden-Gruppen (*Lampyrus*, *Luciola*, *Photinus* und *Photuris*). VOGEL, der sich bisher am ausgiebigsten mit den einheimischen Lampyriden befaßt haben dürfte, zitiert ebenfalls nur OLIVIER. Nach OLIVIER sind die *Lampyrini* (außer *Phausis*, die in Amerika noch vorkommt) Bewohner der paläarktischen Region, in ganz Europa und Asien verbreitet, im Norden bis Finnland und ins Amurgebiet, im Süden bis Borneo, Sumatra und Java; in Afrika nur in einem schmalen mediterranen Streifen, weiter südlich wieder in Ost-Abessinien und vom Äquator bis zum Kap der Guten Hoffnung.

Nach BONCHER [11] findet man *Phausis splendidula* im europäischen Raum nicht mehr nördlich der Linie Hamburg—Köslin, im Westen bildet die Grenze etwa die Linie Nancy—Oberitalien und reicht von dort in einer Linie bis etwa Tiflis. — Ganz allgemein hat *Lampyrus noctivagus* ein weiteres Verbreitungsgebiet. Diese Art geht neben *Photinus frigidus* (amerikanisch) am weitesten nach Norden bis Süd-Skandinavien (etwa 60° nördliche Breite), England (nicht in Nord-Schottland und Irland), findet sich auf der Iberischen Halbinsel; auf der Apenninen- und Balkanhalbinsel bis etwa zum 42° nördlicher Breite, ihr Verbreitungsgebiet öffnet sich im Osten bis nach Nord-China. Die nördliche und südliche Verbreitung der beiden Arten kann ich durch verschiedene Exkursionen bestätigen.

1) Fingen nach 10 sec zu leuchten an, ringelten sich, hefteten sich mit dem Pygopodium fest, fielen um, blieben bewegungslos liegen; innerhalb 1 min in Normaltemperatur gebracht, zeigten sie bald wieder normale Bewegung.

Über die vertikale Verbreitung liegen keine Angaben vor. Daß zumindest *Lampyris* auch hoch in alpinen Lagen vorkommt, zeigt ein Fund auf dem 1542 m hohen Großen Hetzkogel bei Lunz in den Niederösterreichischen Alpen in unmittelbarer Gipfelnähe¹⁾.

Die geographische und vielleicht auch die vertikale Verbreitung bestätigen eine größere Toleranz gegenüber Temperatur und Exposition der *Lampyris*-Art im Gegensatz zu *Phausis*, worauf ja auch die anderen biologischen Untersuchungen hindeuten (Kap. C I 1—3). Interessant ist in diesem Zusammenhang ein Vergleich verschiedener Temperaturmittel aus dem nord-, mittel- und südeuropäischen Raum, dem Hauptverbreitungsgebiet der beiden Arten in Europa. Es wurden die Jahresmittel, die Mittel der gesamten Frühjahrs-, Sommer- und Herbstmonate, die Mittel der Winter- bzw. Sommermonate gebildet (nach Tabellen über die Monatsmittel der Temperatur in HANNS Handbuch der Klimatologie, III. Bd. Klimatographie, Stuttgart 1911). Aus dem südeuropäischen Raum (nicht unter 42° nördlicher Breite) wurden die Punkte Perpignan, Montpellier, Avignon, Marseille, Cannes, Nizza gewählt; aus dem mitteleuropäischen Frankfurt, Kaiserslautern, Nürnberg, Karlsruhe, Stuttgart; aus dem nordeuropäischen (nicht über 60° nördlicher Breite) Mandal, Skudenes, Sandönsund, Karlshamn, Göteborg, Jönköping, Visby, Stockholm, Karlstad.

Tabelle 15.

	Mittel der Sommermonate (V—VIII)	Mittel der Frühling-, Sommer und Herbstmonate (IV—X)	Mittel der Wintermonate (XI—III)	Jahresmittel
Südeuropa	20,6° C	18,5° C	8,1° C	14,2° C
Mitteleuropa	16,3° C	14,2° C	2,0° C	9,1° C
Nordeuropa	13,7° C	11,3° C	0,1° C	6,6° C

Die Zusammenstellung zeigt, daß das Mittel der Sommermonate genau in der Temperatur-Präferenzspanne der Larven liegt, daß die Mittel der Frühjahrs-, Sommer- und Herbstmonate zusammen, die gleichzeitig die Monate der Hauptaktivität der Larven darstellen, bei einer Temperatur liegen, bei der die Tiere normal aktiv bleiben, und daß die Mittel der Wintermonate nicht unter den Nullpunkt sinken. Dieser Gesichtspunkt ist wichtig, wenn man mit diesen Ergebnissen die Beobachtungen über den jahreszeitlichen Aktivitätsrhythmus vergleicht (Kap. C III 1a).

Zusammenfassend zu diesem Kapitel über ökologische Faktoren kann bemerkt werden, daß die Wechselwirkung und das Zusammenspiel der verschiedenen hier untersuchten Faktoren eine große Bedeutung im Leben der Larven haben: Die besondere Wahl des Untergrundes, negative Phototaxis, Skototaxis, Thigmotaxis,

1) Die Nachricht über diesen Fund verdanke ich meinem Freund cand. rer. nat. N. SISČKA.

Hydrotaxis, Mangel an Verdunstungsschutzmechanismen halten die Tiere in einem Milieu, dem seine morphologisch-anatomischen und physiologischen Gegebenheiten angepaßt sind, nämlich in einem feuchten, gleichmäßig temperierten Biotop, dessen Mikroklima in jeder Hinsicht keine großen Extremwerte aufweisen darf.

II. Daten zum Entwicklungszyklus

Um immer genügend Material zu haben, mußte ich mir selbst Tiere züchten. So sind die folgenden Angaben über den Entwicklungszyklus nur als „Nebenprodukt“ meiner Arbeit entstanden.

Den Vermutungen in der Literatur, daß die einheimischen Lampyriden in der Regel einen 1jährigen Entwicklungszyklus hätten (ACLOQUE [1], NEWPORT [95], VOGEL [129]) standen andere entgegen (HÖLLSIGL [62], MAIN [79], ROGERSON¹⁾, VERHOEFF [126]), die einen 2jährigen Zyklus postulierten. Für außereuropäische Lampyriden nimmt HESS [58] für *Photinus consanguineus*, *P. scintillans* und für *Pyropyga fenestralis* und die „meisten anderen einheimischen (= amerikanischen) Leuchtkäfer“ einen 2jährigen Zyklus an, während HUTSON und AUSTIN eine 1jährige Entwicklungsdauer für den indischen Leuchtkäfer *Lampyrophorus tenebrosus* nachwies.

Außer dem letztgenannten Ergebnis scheint es bisher noch in keinem Fall gelungen zu sein, Lampyriden vom Ei bis zur Imago durchzuzüchten; denn die Autoren begründen ihre Angaben über den Entwicklungszyklus nur durch indirekte Beobachtungen. So geben die Autoren, die sich für einen 2jährigen Entwicklungszyklus entschieden, an, daß man bei Larven, die man während der Verpuppungszeit findet, einen deutlichen zweiphasigen Größenunterschied beobachtet. Für einen 1jährigen Zyklus fand ich weder begründende Angaben noch Anhaltspunkte für die geglückte Aufzucht innerhalb dieser Frist.

Diese Widersprüche sind durch die zu geringe Zahl der bisherigen Experimente und Beobachtungen an nur wenigen Tieren begründet.

Die differierenden und unsicheren Angaben über den Entwicklungszyklus, die offenbaren Schwierigkeiten bei der Aufzucht der Larven und mein Bestreben, aus der Zucht möglichst viele adulte Individuen zu erhalten, veranlaßten mich, die Zucht auf breiter Basis zu beginnen. Ich begann sie mit 4289 *Lampyris*-Eiern, aus denen mit nur sehr geringen Einbußen Larven hervorgingen (S. 436). Bei *Phausis splendidula* betrieb ich die Zucht vom Ei auf weniger intensiv, weil ich annahm, genügend Imagines zu bekommen, da ja beide Geschlechtstiere dieser Art sehr gut sichtbar leuchten. — An Hand dieses umfangreichen Tiermaterials kann ich recht sichere Angaben über die Lebensgeschichte und Lebensgewohnheiten meiner Tiere machen.

1. Eiablage und Eigelege

♀♀, die gegen Ende ihrer kurzen Lebenszeit begattet werden, legen die Eier unmittelbar nach der Kopulation, wenn sie sich in nahezu natürlichen Umweltsbedingungen befinden. Je schneller nach der weiblichen Imaginalhäutung eine Kopu-

1) ROGERSON, W.: On the glow-worm. Phil. Mag. 58, p. 53, 1821.

lation stattfindet, desto länger kann es bis zur Eiablage dauern. Diese Tatsache geht auch aus vielfachen Freilandbeobachtungen hervor. Die Eiablage kann bis 6—8 Tage nach der Kopulation eintreten, wenn das ♀ unmittelbar nach der Häutung kopuliert. Dieser Extremfall dürfte allerdings im Freiland nicht vorkommen, da das ♀ in der Regel nach der Häutung für eine bestimmte Zeit inaktiv bleibt (s. dort). Das hängt wahrscheinlich ursächlich mit der Reifung der Eier zusammen. An frisch geschlüpften — und im Vergleich dazu an älteren ♀♀ — konnte ich mich beim Aufpräparieren überzeugen, daß die Eier abhängig vom Zeitpunkt der Imaginalhäutung sehr verschieden weit entwickelt sind. Zwar gibt es schon sofort nach der Häutung normal große Eier, aber ein Großteil (besonders in den distalen Enden der Ovarialschläuche) ist bedeutend kleiner. Diesen Zustand findet man zunehmend, aber nicht immer in gleicher Zeitrelation von der Imaginalhäutung ab, dahingehend verändert, daß alle Eier eine bestimmte legerife Größe nach durchschnittlich etwa 5 Tagen erreicht haben. In den meisten Fällen werden die Eier nach 1—3 Tagen bei Nacht, nur gelegentlich auch am Tage, abgelegt.

Die Eier werden an besonderen Stellen deponiert. Besteht die Möglichkeit, zwischen trockenem und feuchtem Untergrund zu wählen, so wird feuchter vorgezogen, ebenso hat gut bedeckter Boden den Vorzug vor freiem, offenem. Im Freiland legt das ♀ in der Zeit zwischen Kopula und Eiablage keine großen Strecken mehr zurück, sondern legt die Eier in unmittelbarer Nähe ihres allabendlichen Leuchtplatzes oder in ihrem Tagesversteck ab. In der Regel sind es sehr gut geschützte Stellen im bodennächsten Graswurzelgeflecht, in Steinritzen, unter Steinen, in grobkrümeligem Erdreich, auf der Unterseite der Blättchen kleiner Bodenpflanzen (z. B. Moosen), und zwar immer so dicht wie möglich an der Berührungszone von Erdreich und Pflanzen, nicht aber eindeutig unterirdisch.

Nach der Kopula erscheint das ♀ in der Regel abends nicht mehr in typischer Leuchtstellung und leuchtet auch nicht mehr. Eine Ausnahme davon machen *Lampyris*-♀♀, die (unter Laborbedingungen) sofort nach dem Schlüpfen mit einem ♂ zusammengebracht wurden. Diese ♀♀ legen sofort oder nach 1—2 Tagen nur wenige Eier ab und zeigen dann nochmals vollständiges sexuelles Appetenzverhalten (s. dort). Nach wiederholter Kopulation werden dann alle Eier abgelegt. Dieses Verhalten deutet auf die zuvor erwähnte zunehmende Reifung der Eier nach dem Schlüpfen hin; außerdem scheinen die Spermien nicht lebensfähig für mehrere Tage gespeichert werden zu können. Sehr langsam, fast suchend, oft mit leicht vorgestülptem Ovipositor geht es umher, führt den maximal ausgestülpten Legeapparat unter bohrenden, suchenden Bewegungen in eine Bodenlücke oder mit abgebogenem Abdomen unter ein Moosblättchen oder Wurzelfäserchen (Abb. 23). So werden die Eier immer einzeln, wenn auch oft an günstigen Stellen in größerer Anzahl, sonst zerstreut abgelegt, im Normalfall jedoch nie klumpenweise zusammenhängend (Abb. 24). Jedem Ei, das abgelegt wird, wird ein zähflüssiger, klebriger, farbloser

Tropfen beigegeben, der das Ei an der Unterlage fixiert. Dieser Klebetropfen kann dem Ei unmittelbar voraus gehen oder aber gleichzeitig mit dem austretenden Ei auftreten. In beiden Fällen umhüllt er das Ei sofort und dürfte etwa die Größe von

Abb. 23. Eierlegendes *Lampyris*-♀.Abb. 24. Eigelege von *Lampyris* (etwa 7×).

$\frac{1}{2}$ bis $\frac{1}{2}$ des Volumens des Eies haben. Die Eiablage läßt sich bei einiger Geschicklichkeit und Vorsicht und bei Kenntnis der ungefähren zeitlichen Folge des Eiaustritts beim legebereiten ♀ gelegentlich auch experimentell auslösen, wenn man das Abdomen des Tieres unter leichtem Druck von vorn nach hinten streicht. Während der 2—3tägigen Dauer der Eiablage nimmt das reife pralle ♀ sichtbar an Volumen ab und ist schließlich blattdünn, wenn es alle Eier abgelegt hat. Nach der Eiablage gehen die ♀♀ nach kürzerer oder längerer Zeit zugrunde. Alle ♀♀ wurden postmortal sezziert, um die genaue Eizahl zu ermitteln; denn nicht in allen Fällen werden alle Eier bis zum Tode des Tieres abgelegt (auch nicht im Freiland). Wenn es auch oft kleine, offenbar unreife (zitronfarbene) Eier sind, die sich postmortal in den Ovarien vorfinden, so ist das allerdings keine Regel, denn es finden sich oft auch normal große, offenbar reife (hellorange-farbene) Eier vor. In 62,4% von 46 exakt kontrollierten Fällen wurden sämtliche Eier abgelegt, die übrigen ♀♀ behielten meist nur 1—3 Eier. Die Fälle, in denen nur 10—30 fruchtbare Eier abgelegt wurden, dürften anomal gewesen sein, weil der Tod verfrüht eintrat. Normalerweise besteht ein Gelege aus 60—90 Eiern (Mittel aus über 100 Gelegen aus dem Freiland und aus der Zucht), nur gelegentlich werden Gelege mit wenig über 100 Eiern angetroffen. Berichte in der Literatur von Hunderten von Eiern (KUHN [70], KAISER¹⁾), können keinesfalls stimmen. Die absolute Eizahl kann beträchtlich schwanken: 41 im Minimum, 198 im Maximum (alle unreifen, oft noch winzigen Eier mitgezählt). Es ist zu vermuten, daß diese Differenz mit dem Größenunterschied der ♀♀ korreliert, worüber ich keine

¹⁾ KAISER, M. W.: Über das Leuchten von *Lampyris splendidula* L., Anz. Akad. Wiss. Wien 17, 133—134, 1884.

exakten Angaben machen kann. Jedenfalls kann man im Freiland völlig lebensfähige ♀♀ von 12 mm, neben Riesen-♀♀ von 30 mm finden, wenn auch die Extreme als Ausnahmen zu werten sind; im Durchschnitt dürften die ♀♀ etwa 20 mm lang sein. Jedes der paarigen Ovarien erzeugt etwa die gleiche Anzahl Eier.

Die frisch abgelegten Eier sind kugelig, mit einem \varnothing von 1,0–1,3 mm, undurchsichtig und hellorangerfarben (die ziemlich großen Eier erfüllen beim reifen ♀ die ganze Leibeshöhle bis vor in den Prothorax). Die Eihaut ist anfangs so weich, daß das Ei bei Berührung oder beim Versuch, es von der Unterlage loszulösen, ausläuft. Schon nach etwa 12–24 Stunden werden die Eier ganz erheblich hart (wahrscheinlich abhängig von der Luftfeuchtigkeit). Die Eioberfläche ist nicht völlig glatt, sondern erscheint bei 150–200facher Vergrößerung durch flache erhabene und vertiefte Stellen unregelmäßig narbig gezeichnet.

Daß die Eier recht empfindlich sind, zeigen zufällige Beobachtungen bei vernachlässigten Gelegen. In ausgetrockneten Zuchtgefäßen zeigen die Eier Eindellungen durch Wasserabgabe, selbst die äußerst harte Eihaut ist also kein absoluter Austrocknungsschutz. Da aber die Eier im natürlichen Biotop bei der dortigen hohen Luftfeuchtigkeit (s. S. 417 ff) nicht vertrocknen, brauchen auch keine besonderen Vorrichtungen vorhanden zu sein. Werden die Eier nach sichtbarem Wasserverlust in hohe Luftfeuchte gebracht, so verschwinden die Dellen wieder durch Wasseraufnahme und die Eientwicklung kann unter Umständen erfolgreich abgeschlossen werden, eventuell unter Verzögerung des Schlüpftermins.

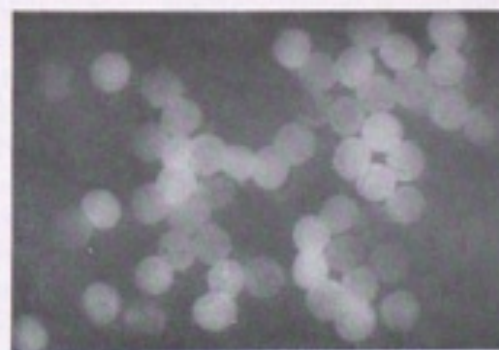
Eine große Streitfrage in der Literatur ist die Frage nach dem Leuchten der Eier. Gerade von ihrer Beantwortung wurde es oft abhängig gemacht, ob man den Leuchtprozeß als echtes tierisches Leuchten oder als durch symbiotische Leuchtbakterien bedingt auffassen kann (weitere Bemerkungen zum Symbioseproblem in Kap. E I 3).

DE BELLESME [6], BONGARDT [10], DUBOIS [35], FABRE [40], GERRETSSEN [45], HESS [58], HÖLLRIGL [62], HUTSON und AUSTIN [63], KNAUER [68], KURNT [70], MAIN [79], VERHOEFF [126], VOGEL [128, 131] und WIELOWIJSKI [140] haben ein Leuchten bemerkt. CZEPA [32], HAUPT [57], MEISSNER [90], NEWPORT [95], WEITLANER [137] glauben nicht, daß die Eier selbst leuchten oder bemerken ausdrücklich, daß sie es nie beobachtet hätten. Auch unter den Befürwortern gibt es Meinungen, die kein den Eiern inhärentes Leuchten annehmen, sondern ein Beschmieren der Eier mit Leuchtsubstanz.

Bei den vielen Eiern (befruchtete und unbefruchtete, insgesamt 6000 Stck.), die ich im Laufe meiner Untersuchungen beobachten konnte, stellte ich nicht nur bei natürlicherweise abgelegten Eiern, sondern auch in der Leibeshöhle von aufpräparierten begatteten und unbegatteten ♀♀, deren Leuchtorgane völlig unverletzt geblieben waren, sowie auch an außensterilisierten Eiern begatteter und unbegatteter ♀♀ Leuchtvermögen fest (Außensterilisation mit 5 Minuten langem Bad in 10%iger Chloraminalkohollösung nach FINK, Zschr. Morph. und Ökol. Tiere 41, 78, 1952, oder in ebensolange Bad in 2%iger wäßriger Chinosol-Lösung nach NORDGREN und

FUNKQUIST, Nord. Hygien. Tidskr. 21, 269–294, 1941). Das Leuchten der Eier ist also ein inhärentes Leuchten (Abb. 25). Entgegen verschiedenen Meinungen, daß die Eier nur zu gewissen Zeiten ihrer Entwicklung leuchten, konnte ich ein Leuchten während der ganzen Ei- bzw. Embryonalentwicklung feststellen. Allerdings verändert sich das Licht während dieser Zeit. Zuerst — gleich ob innerhalb oder außerhalb des weiblichen Körpers — ist es ein über das ganze Ei verbreitetes, schwach phosphoreszierendes Leuchten, während es sich etwa im letzten Viertel der Embryonalentwicklung mehr auf eine bestimmte Stelle konzentriert und dem Licht der Larve ähnlich ist. Wahrscheinlich ist dann bereits das „Leuchtorgan“ dem der geschlüpften Larve identisch. Das Leuchten der Eier läßt sich durch mechanische Reizung intensivieren.

Es muß noch bemerkt werden, daß unbegattete ♀♀ ein ganz anderes Verhalten bei der Eiablage zeigen. Das sexuelle Appetenzverhalten erscheint stark gesteigert (vgl. Kap. D I 1 b), während die Eier in der Regel bis kurz vor dem natürlichen Tode zurückgehalten werden (auch Freilandbeobachtungen). Prämortal werden dann die unbefruchteten Eier, die sich von den befruchteten äußerlich nicht unterscheiden, schubweise in Klumpen oder auch in einem einmaligen krampfartigen Auspressen ausgestoßen, wonach meist unmittelbar der Tod eintritt (Abb. 26). Fast immer bleibt ein mehr oder weniger großer Teil von Eiern in den Ovarien zurück; nur selten werden überhaupt keine Eier abgegeben. Außer am klumpigen Habitus kann man unfruchtbare Gelege auch daran erkennen, daß sich die Eihäute nicht verfestigen; die Eier kleben nicht an der Unterlage fest wie die befruchteten, gelegentlich schrumpfen sie leicht, nehmen eine dunkelorange Färbung an und verwesen oder verpilzen je nach den Bedingungen im Gefäß in kürzerer oder längerer Zeit (meist innerhalb von 1–3 Wochen). Es ist anzunehmen, daß die bei der normalen Eiablage ausgeschiedene Flüssigkeit bei unbefruchteten Eiern nicht mit abgegeben wird und daß jene Flüssig-



25



26

Abb. 25. Aus einem unbegatteten ♀ (*Lampyris*) herausgenommene außensterilisierte Eier im Eigenlicht photographiert (etwa 8 \times).

Abb. 26. Eierlegendes unbegattetes ♀ (*Phausis*), kurz vor dem Tode.

keit nicht nur Kleb-, sondern auch Schutzfunktion vor mechanischen und infektiösen Schädigungen hat. „Befruchtete“ Eier (= Eier mit verfestigter Eihülle), in denen keine Entwicklung zur Larve stattfindet, halten sich nach meinen Beobachtungen ohne Verwesung oder Verpilzung bis zu einem Jahr (vielleicht noch länger).

Die für *Lampyris* beschriebenen Vorgänge sind bei *Phausis* ganz ähnlich. Zeitpunkt, Ort, Dauer und Art der Eiablage sind wie bei *Lampyris*. Unterschiedlich ist die weniger hohe Bereitschaft, Eier in Gefangenschaft abzulegen; unbegattete ♀♀ sterben oft mit ihrem ganzen Eivorrat. Bei der Eiablage fällt eine ruckartige, heftige Kontraktion des Abdomens in Längs- und Dorsoventralrichtung auf, die ein Ei in die Vagina schiebt und schließlich ausstößt. Diese Vorgänge sind bei entsprechender Beleuchtung deutlich zu verfolgen. Das übrige Verhalten ist wie bei *Lampyris*. Die Eigröße beträgt etwa 0,6–0,8 mm, die Eier haben eine etwas hellere Färbung wie die von *Lampyris*. Ein Gelege besteht durchschnittlich aus 60–90 Eiern; die absolute Eizahl beträgt 57–147 Eier (bei 34 seziierten ♀♀). Für das Leuchten der Eier gilt das bei *Lampyris* Gesagte.

2. Embryonal- und Postembryonalentwicklung

Die Embryonalentwicklung wurde nicht eigens untersucht. Hier seien lediglich die sichtbaren Vorgänge beschrieben. Die opaken, anfangs hellorangefarbenen Eier nehmen im Verlaufe der Entwicklung nicht an Größe zu, wie von NEWPORT beschrieben wurde. Einer Volumenvergrößerung scheint sich auch das feste Chorion zu widersetzen. Außer den früher bemerkten Veränderungen im Leuchten der Eier macht sich auch eine Änderung in der Eifärbung bzw. inneren Eistruktur bemerkbar. Gegen Ende der Eientwicklung tritt innerhalb des nur wenig durchsichtiger werdenden Eies eine Sonderung der Eimasse ein: ein hellorangefarbener peripherer Streifen (wahrscheinlich der sich entwickelnde Embryo) umschließt einen helleren zentralen Teil (wahrscheinlich Nährmaterial). In dieser Zeit etwa wird aus dem diffusen Leuchten des gesamten Eies ein konzentriertes punktförmiges, an nicht genau festzulegender Stelle. Die Dauer der Eientwicklung dürfte wie bei allen Insekten von äußeren Faktoren abhängig sein, besonders von Temperatur und Feuchtigkeit. So schlüpfte z. B. bei Zimmertemperatur in dem auf S. 434 dargestellten Fall ein Teil des Geleges, das am 14. Juli 1957 abgelegt wurde, am 20. Oktober und am 21. November 1957, also nach 99 bzw. 131 Tagen. Der übrige Teil des Geleges war nicht mehr entwicklungsfähig. Bei einer mittleren Temperatur von 18–20° C und etwa 80–100% relativer Luftfeuchte schlüpfen die Larven einigermaßen konstant nach 35,3 Tagen (Mittel von 46 Gelegen). Dabei ist zu bedenken, daß nicht alle Eier an einem Tage gleichzeitig abgelegt werden und auch nicht gleichzeitig schlüpfen, sondern daß sich die Schlüpfperiode über 8 Tage erstrecken kann. Bei den meisten Angaben wurde die Zeit vom Beginn der Eiablage bis zum Schlüpfen von mindestens 75% der Eier eines Geleges gerechnet. Die Mortalität ist bei geeigneten, den natür-

lichen Umweltbedingungen angepaßten Verhältnissen sehr gering: aus 4289 Eiern schlüpften 3967 Larven; die Mortalität betrug also im Mittel 7,5%. Bei vielen Gelegen betrug die Schlupfrate 100%. Nur durch wenige aus irgendwelchen Gründen sich schlecht entwickelnden Gelegen wurde der Prozentsatz auf 92,5% erniedrigt. Mit der obengenannten Ausnahme waren alle Gelege spätestens bis Ende September geschlüpft. Die Annahme NEWPORTS, daß nur im Falle bei jahreszeitlich zu spät schlüpfenden Larven ein 2jähriger Entwicklungszyklus in Frage käme, normalerweise aber nur ein 1jähriger, ist nach meinen Erfahrungen nicht haltbar. Die Larven erreichen im Laufe des restlichen Jahres eine nicht stark differierende einheitliche Größe von etwa 6–8 mm in der Regel ohne Häutung (vgl. S. 438ff.).

Beim Schlüpfen wird das Chorion in einem unregelmäßigen Spalt gesprengt, die wachsbleiche außer den Augen unpigmentierte Larve kommt ohne weitere Anstrengung zum Vorschein. Das Schlüpfen erfolgt vorwiegend bei Nacht, gelegentlich auch an dunklen, trüben Tagen während der Tageszeit. Das Integument der jungen frischgeschlüpfen bis 4 mm großen *Lampyris*-Larven verdunkelt sich innerhalb 7 Stunden, und sie gleichen dann — auch in ihrem äußeren Aussehen — ganz den älteren Larven. Unmittelbar nach dem Verlassen der Eihülle und während der Auspigmentierung ist die ungestörte Larve inaktiv und nimmt halbkreisförmig eingerollt Seitenlage ein. Dann aber ist sie schon in den ersten Tagen sehr aktiv und nimmt Nahrung auf.

In den Junglarven ist während des Wachstums bzw. nach den Häutungen bis zum letzten Stadium äußerlich kaum eine charakteristische progressive Veränderung festzustellen. Messungen der Kopfkapsel sind bei lebenden Tieren nicht möglich, da sie ihren Kopf schon beim geringsten Berührungszustand oder Lufthauch völlig zurückziehen. Längenmessungen ergeben je nach Ernährungszustand äußerst variable Werte und sind auch wegen der Möglichkeit einer teleskopartigen Verkürzung des Abdomens — ungenau. Damals gelang mir keine lebensungefährliche Betäubung, die beispielsweise das Vermessen der Kopfkapsel ermöglichte. Die einzige Möglichkeit zur Identifizierung bestimmter Jugendstadien fand ich in der Art und Ausbildung der Behorung bzw. Behaarung. Genaue vergleichende Untersuchungen darüber lagen aber zu weit außerhalb meines eigentlichen Aufgabengebietes.

Wenn man die zeitliche Folge der Häutungen der Larven mehrerer Gelege (A—G) vergleicht, so ist auffällig, daß sie jeweils etwa gleichzeitig stattfinden (vgl. Erscheinungszeit). Beispiele:

Gelege	A	B	C	D	E	F	G
1. Folge	Februar z. B. am 14., 18., 23., 26., 27.	Februar z. B. am 10., 11., 17.	Februar z. B. am 10., 13., 15., 17., 24.	Februar z. B. am 21., 28. und am 2. III.	Februar z. B. am 18., 20., 23., 27.	Februar 13., 15., 22., 1. III.	Februar 15., 19., 20.
	jeweils mehrere Tiere an einem Tag gehäutet						

Gelege	A	B	C	D	E	F	G
2. Folge	Juni (10., 19.)	Mai (20., 26.)	Mai/Juni (20. V., 1., 2. VI.)	Juni (2., 6.)	Juni (7.)	Mai (26.)	Mai/Juni (26. V., 4. VI.)
	zum Teil jeweils mehrere Tiere an einem Tag gehäutet						
3. Folge	Juli (4.)	Juli (4., 8., 18.)	Juli (7.)	Juli (4.)	+ 14. VI.	Juli (12.)	Juli (27.)
	nur gelegentlich mehr als 1 Tier an einem Tag geschlüpft						
4. Folge	+ 23./24. VII.	August (26.) + 15. IX.	+ 16. XI.	Sept. (5.) + 25. IX.	—	+ 10. IX.	+ 17. IX.

+ Gelege bis zum angegebenen Datum eingegangen.

Diese Ergebnisse beziehen sich auf Zuchten, die bei 18—20° C auch im Winterhalbjahr gehalten wurden. Vereinzelt häuteten sich die Tiere schon Anfang Dezember — vor ihrer Winterinaktivpause (Kap. C III 1a). Unter Freilandbedingungen häuten sich die Larven nicht mehr im gleichen Jahr, in dem sie die Eier verlassen. Die erste Häutung beginnt im Freiland später als in der obigen Tabelle angegeben. Es zeigt sich jedoch, daß die Häutungstermine bei einer Beobachtungszeit von über einem Jahr innerhalb eines Geleges nur gering streuen und daß sie auch bei mehreren Gelegen (unter annähernd gleichen Bedingungen) etwa synchron bleiben. Das Vergleichs- und Ergänzungsmaterial aus dem Freiland läßt schließen, daß sich die oben genannten Häutungsperioden alle etwas gegen das Jahresende verschieben, so daß die erste Häutung bald nach der Winterruhe (März/April) stattfindet, die zweite und dritte Häutung vorzugsweise mit den Monaten der aktivsten Freizeits der Larven (Juli, August, September bzw. Oktober) zusammenfallen. Bei den 1jährigen bis erwachsenen Larven finden im späten Frühjahr je eine und im Herbst je ein bis zwei Häutungen (ernährungsbedingt) statt bis zur Puppenhäutung im Mai oder im Juni. Im letzten Frühjahr ihrer Larvenperiode (also vor der Verpuppung) konnte ich nur in Ausnahmefällen eine Häutung feststellen, so daß also insgesamt mit vier, maximal sechs Larvenhäutungen zu rechnen ist. Diese relativ geringe Anzahl von Häutungen über eine 33—34monatige Larvenperiode bei einem Längenwachstum um das 5- bis maximal 9fache und einem Breitenwachstum um etwa das 6fache kann die Larve durch starke Dehnung der gefalteten Intersegmentalhäute zwischen den Segmenten einerseits und den Tergiten, Pleuriten und Sterniten andererseits sehr gut kompensieren.

Die Häutung wird eingeleitet durch eine 3—6tägige Ruheperiode, in der das Tier sich meist nur auf mechanische oder Lichtreize hin bewegt. Es bleibt mit ventral halbkreisförmig eingekrümmtem Abdomen und in Rücken- oder Seitenlage an einer lichtgeschützten Stelle bis zum Verlassen der Exuvie. Daß sich die Larven zum

Häuten eingraben, konnte ich nie beobachten, obwohl sie die Möglichkeit dazu hatten (Sandboden, Mulm). *Phausis*-Larven bauen sich allerdings eine Höhle unter Laub und dergleichen von kreisförmigem bis ovalem Umriß, wie sie bei der Puppenhäutung beschrieben ist (Abb. 27). Selten wurden Larven festgestellt, die sich in Schnecken- oder Schalen häuteten, die sie vorher leergefressen hatten. Ein bis zwei Tage vor der Häutung hat die Larve den Kopf aus der Kopfkapsel in das Prothorakalsegment zurückgezogen (man kann die leere meist ventralwärts abgeboogene Kopfkapsel ohne Schaden entfernen). Etwa zur gleichen Zeit kann man durch die Intersegmentalhäute die Konturen der Larve im neuen Integument sehen. Unmittelbar vor dem Platzen des alten Integuments ist der Exuvienteil der letzten 2—3 Abdominalsegmente nach hinten ausgezogen und schlaff und leer. Den übrigen Körperteilen liegt die Exuvie gestrafft an, scheint aber nur noch wenig Kontakt mit diesen zu haben, da die Segmentgrenzen des alten und neuen Integuments gegeneinander verschoben sind. Das Vorderende ist kurz vor der Häutung dem stärksten Druck ausgesetzt, denn in diesem Stadium genügt oft schon ein leichter Druck von außen auf den Prothorax, um die Haut aufspringen zu lassen. Das Integument platzt — nicht wie bei vielen anderen Insektenlarven dorsal median — sondern in einem Querriß am oberen Vorderrand des Prothorakalsegments, durch den der fast unpigmentierte Kopf erscheint. Im Verlauf von schubartigen nach vora gerichteten Befreiungsbewegungen, durch Kontraktion und Streckung der Larve in der Längsrichtung und durch Bewegungen des Vorderendes der Larve erweitert sich der Querriß beiderseits lateralwärts zunächst bis zu den hinteren Ecken des Prothorax. Zur Zeit, in der Teile der Vorderbeine sichtbar werden, reißt das Integument — vermutlich durch Stemmwirkungen der Beine — an der Grenze Pleurit—Tergit caudalwärts weiter bis zum Metathorakalsegment, gelegentlich bis zum ersten Abdominalsegment (Abb. 28). Unter diesem großen Deckel schiebt sich die Larve nicht durch



27

Abb. 27. Häutungskammer (geöffnet) einer *Phausis*-Larve. Die Kammer wird mit Hilfe der Mundwerkzeuge und des Prothoraxschildes gebaut.



28

Abb. 28. Larvenhäutung (*Lampyris*).

Beinbewegung, sondern durch abwechselnde Kontraktion und Streckung des Abdomens aus der Exuvie hervor, bzw. sie schiebt die Exuvie nach hinten, vermutlich unter Mitwirkung bestimmter großer analwärts gerichteter Borsten, die beiderseits an den hinteren Ecken des 2.—8. Abdominalsternits sitzen, und des schon funktionstüchtigen Pygopodiums. Nach vollzogener Häutung bleibt die unpigmentierte Larve fast regungslos (falls ungestört) für mehrere Stunden in Seitenlage liegen, allerdings mit gelegentlichen heftigen Bewegungen des Kopfes, bei denen er mit dem für den Beutefang wichtigen Halsteil (nach VOGEL Teile des Prothorax und der Kopfkapsel) maximal vorgestreckt wird; desgleichen wird auch das Pygopodium maximal ausgestreckt und eingezogen. Da die Larve während des Häutungsvorganges öfter unregelmäßig lange Ruhepausen einlegt, ist die Dauer der Häutung nicht eindeutig festzulegen. Normalerweise kann sie nach 2—4 Stunden beendet sein. Sie findet nachts oder an trüben, dunklen Tagen, dann vorwiegend in den Morgen- oder Abendstunden, statt. Bei der normal gehäuteten Larve sind die Beine etwa 5—6 Stunden lang fast bewegungsunfähig, starr nach ventral caudal gerichtet. Danach ist eine normale Bewegung zwar möglich, aber die Larve bleibt etwa 12 Stunden, falls ungestört, inaktiv. Nicht selten mißglückt eine Häutung und zwar in ganz verschiedenen Abschnitten des Häutungsvorganges. So kann z. B. das äußere, alte Integument schon vom neuen gelöst sein, der Kopf zurückgezogen und die letzten Abdominalsegmente der Exuvie schon leer sein, und dennoch ist es der Larve augenscheinlich durch mehrtägige Anstrengungen nicht möglich, die Larvenhaut zu sprengen. Auch kommt es vor, daß die Exuvie nicht an der richtigen Stelle platzt. In all diesen Fällen endet der mißglückte Häutungsversuch mit dem Tod der Larve. Nur in zwei Fällen konnte ich beobachten, daß sich eine Larve Kopf und Beine von der Exuvie befreit hatte (in einem Fall zum Teil mit meiner Hilfe) und daß das relativ lange Abdomen aber im alten Integument verblieb. Die beiden Larven überlebten, die freien Exuvienteile rissen im Laufe der Zeit ab, und das abdominale Exuvienstück platzte — besonders in den Intersegmentalhäuten (Bewegungen, Ausdehnung) und wurde bei der nächsten Häutung mitgehäutet. — Mißbildungen treten bei den Larven an den schlecht sich häutenden Körperanhängen auf, besonders an den Mundwerkzeugen und den Beinen. Fälle, in denen die Mandibel, Taster, auch Antennen unförmig umgestaltet sind, enden mit dem Tod (Hungertod?) der Larven.

Das frisch gehäutete Tier ist mit Ausnahme der stark chitinierten Mundwerkzeuge und der Ocellen fast farblos. Sehr schnell verfärben sich jedoch besonders die Tergite, Sternite und Pleuren über lichtgrau bis zur definitiven schmutzigschwarzen Färbung nach etwa 2½ Stunden. Eine frisch gehäutete Larve ist allerdings noch tagelang von anderen zu unterscheiden (besonders durch die auffallend rosa gefärbten hinteren Ecken ihrer Tergite und durch die helleren, fleischfarbenen oder fahlweißen Verbindungshäute zwischen Tergiten, Sterniten und Pleuren).

Die Häutung zur Puppe geschieht in gleicher Weise wie die Larvenhäutung (Abb. 29). Sie wird durch eine 8—20tägige Ruhepause eingeleitet, während der die Larve die gleiche Lage wie bei einer Larvenhäutung einnimmt. Der Zeitpunkt der Häutung ist vom lokalen Klima abhängig. Bei Mainz verpuppen sich die Larven meist im Mai; im rauheren Klima des Pfälzerwaldes findet die Verpuppung erst im Juni, sogar Juli statt, in Extremfällen sogar noch im September, was ich aus dem späten Auftreten von *Lampyris*-♀♀ schließe. Durch höhere Temperatur (Zimmertemperatur) und künstlich verkürzten Winter konnte ich schon im März Puppen erhalten.

Die Verpuppung erfolgt ebenfalls an lichtgeschützten Stellen. Die Puppe ist zu ganz beachtlichen Bewegungen, ja zur „Fortbewegung“ fähig. Durch die sehr dünne, transparente Puppenexuvie ist eine zunehmende Dunklerfärbung der anfangs wachsfarbenen Imago zu sehen, die jedoch kurz vor der Häutung zur Imago noch nicht ihren Höhepunkt erreicht hat. Die Dauer der Puppenzeit (ohne vorhergehende Ruhepause) differiert nach Geschlechtern. Die ♂♂ brauchen bei 20° C 1—3 Tage länger, was durch die komplizierte morphologische Ausbildung der ♂♂ (Flügel, Augen) bedingt sein könnte. ♀♀ von *Lampyris* brauchen 10—11 Tage bis zur Imagohäutung, die ♂♂ im Mittel 13 Tage. — Bei *Phausis* dauert das Puppenstadium im Mittel etwa 7 Tage und verläuft in gleicher Weise wie bei *Lampyris*, allerdings mit dem Unterschied, daß sich die Larve unter einem Blatt, Holzstückchen und dergleichen eine halbkugelige nach oben geöffnete Verpuppungskammer von etwa 10 mm Ø baut (Abb. 30). Außerdem ist die zunehmende Pigmentierung nur an den Augen zu sehen (die Pigmentierung der männlichen Imagines setzt erst nach der Imaginalhäutung ein; die ♀♀ sind zeitlebens pigmentlos).



29



30

Abb. 29. Häutung zur Puppe (*Lampyris*-♂-Puppe).Abb. 30. Verpuppungskammer von *Phausis* (aufgedeckt); ♂-Puppe und Larvenexuvie.



31a

Abb. 31a. Sexualdimorphismus der *Lampyris*-Puppen (♀ links, ♂ rechts).



31b

Abb. 31b. Sexualdimorphismus der *Phausis*-Puppen (♂ links, ♀ rechts).

Im Puppenstadium tritt erstmalig der bekannte Sexualdimorphismus auf (Abb. 31 a, b.)

Die Häutung zur Imago ist relativ schnell beendet (oft innerhalb einiger Minuten) unter sehr aktiver Mithilfe der Beine und des Abdomens und findet vorwiegend in den späten Abendstunden oder bei Nacht statt. Die Puppenhaut des *Lampyris*-♀ öffnet sich wie bei der beschriebenen Larvenhäutung. Bei den ♂♂ beider Arten und beim *Phausis*-♀ platzt sie entlang einer präformierten dorsalen Medianlinie vom Vorderrande des Prothorax bis zum ersten, manchmal bis zum zweiten Abdominalsegment. Dieser Spalt reißt in der Regel nicht am caudalen Ende beidseitig lateralwärts ein, um die für viele Käfer charakteristische T-Form des Schlupfloches zu bilden (Abb. 32a, b, c). Die Häutung zur Imago mißglückt häufiger als die zur Puppe. Die dünne Haut reißt gelegentlich in einem Querriß zwischen Thorax und Abdomen; das Tier ist dann — sich selbst überlassen — nur fähig, den hinteren Teil abzustreifen und geht oft frühzeitig ein. Appetenzverhalten, Kopulation und Eisablage konnte ich bei solchen Tieren nie beobachten. ♂♂ mit nicht voll gestreckten, verkümmerten, fluguntauglichen Flügeln, die sonst aber normal entwickelt sind, zeigen (auch im Freiland beobachtet!) angedeutetes Appetenzverhalten, finden ♀♀ und sind normal kopulationsfähig.

Auch das Erscheinen und Verschwinden der Imagines ist klimabedingt. Die Imagines beider Arten treten etwa gleichzeitig in einem Biotop auf, jedoch ist die gesamte Erscheinungsperiode bei *Phausis* früher beendet als bei *Lampyris* (*Phausis* bis gegen Ende Juli, *Lampyris* bis September). Die Hauptzeit für beide Arten ist der Juni und die erste Julihälfte. Nach meinen und Beobachtungen anderer Autoren (HÖLLRIGL [62], KNAUER [68], VERHOEFF [126]) fällt also die Haupterscheinungszeit beider Arten zeitlich zusammen. Nach BONGARDT [9, 10] und MACAIRE [76] soll *Phausis* später auftreten als *Lampyris* (nach BONGARDT um 3 Wochen!). Während



32a



32b



32c

Abb. 32a. Häutung zur Imago (*Lampyris*-♂).

Abb. 32b. Häutung zur Imago (*Lampyris*-♀).

Abb. 32c. Puppenexuvie eines *Phausis*-♀.

der 4jährigen Beobachtungszeit stellte ich fest, daß fast alle Imagines (besonders *Phausis*) plötzlich in einem Biotop 8—14 Tage lang auftreten und dann verschwinden; sehr selten kommt eine zweite Erscheinungsperiode vor. Diese Haupterscheinungs- und -flugperiode durfte ich nicht verpassen, wenn ich genügend Tiere für meine Fortpflanzungsstudien haben wollte. Die Ursache für das plötzliche Auftreten der Imagines innerhalb eines Biotops könnte in den fast synchron stattfindenden Häutungen bei gleichen Umweltsbedingungen liegen; denn es ist auffällig, daß das Gesagte gerade in kleineren Biotopen (von etwa bis 150 qm), zutraf. Für *Lampyris* gilt dasselbe nur in zeitlich etwas erweiterten Grenzen.

Das Zahlenverhältnis ♂♂ : ♀♀ ist bei beiden Arten verschieden. Bei *Lampyris* bin ich, da die ♂♂ nicht leuchten, allein auf die Zuchtergebnisse angewiesen. Auf 1 ♂ kamen 3 ♀♀ (18 : 54). Für *Phausis* kann ich bei den wenigen selbstgezogenen Tieren keine genauen Angaben machen. Das Verhältnis war fast 1 : 1 (18 ♂♂ : 15 ♀♀). Da hier aber beide Geschlechter leuchten, kann man einen Überblick im Freiland gewinnen. Dort verschiebt sich das Verhältnis allerdings sehr zugunsten der ♂♂ etwa wie 5—6 : 1 (88 : 16). Gegen Ende der jahreszeitlichen Erscheinungsperiode verschiebt sich das Geschlechtsverhältnis beider Arten auffällig: ♂♂ werden zunehmend seltener, so daß die jahreszeitlich spät schlüpfenden ♀♀ trotz vollem sexuellem Appetenzverhalten oft unbegattet bleiben.

Wegen der Wichtigkeit der Geschlechtsmerkmale für das Fortpflanzungsverhalten sollen sie hier kurz zusammengestellt werden:

♂♂ beider Arten: Normalkäfer mit Flügeln und Elytren, große (komplizierter gebaute) Augen (Kap. D I 3), längere, stärker behaarte Antennen, beim *Lampyris*-♀ persistieren die larvalen Leuchtorgane, sind aber durch Pigment verdeckt, dagegen hat *Phausis* zwei wohlausgebildete funktionierende imaginale Leuchtplatten ventral im 6. und 7. Abdominalsegment neben den durch Pigment verdeckten Larvalorganen¹⁾, geringere Körpergröße (besonders bei *Lampyris*).

♀♀ beider Arten: kleine Augen, flügellos (bei *Phausis* rudimentäre funktionsuntüchtige Elytren), kürzere, weniger behaarte Antennen. Bei beiden Arten neben den funktionierenden Larvalorganen imaginale Leuchtplatten ventral im 6. und 7. Abdominalsegment. *Lampyris*-♀♀ in der Regel größer als ♂♂, wenig gegliederter, plumper Körperbau. Die larvenähnlichen ♀♀ sind fast sesshaft und sehr träge, die ♂♂ hingegen typische sehr bewegliche Käferimagines.

Die Lebenszeit der Imagines ist relativ kurz und dient ausschließlich der Fortpflanzung (vgl. Frage der Nahrungsaufnahme bei Imagines Kap. E II 1). Bald nach

1) Die Larvenleuchtorgane von *Lampyris* bestehen aus lateral je 1 knollenförmigen Gebilde im 8. Abdominalsegment. Bei *Phausis* finden sich diese larvalen Leuchtorgane in variabler Anordnung innerhalb der Art im 2.—6. Abdominalsegment lateral als Leuchtknollen, paarig oder unpaar angeordnet. Innerhalb des Individuums bleibt jedoch die Anordnung während aller Häutungen konstant. Die Anzahl der Leuchtorgane schwankt von 3—12, beträgt aber am häufigsten 6, d. h. 3 paarige Leuchtknollen. Die larvalen Leuchtorgane bleiben während aller Postembryonalentwicklungsstadien funktionstüchtig (verdeckt bei ♂♂ beider Arten). Die imaginalen Leuchtplatten der ♀♀ (auch die der *Phausis*-♂♂) werden etwa 3—5 Tage vor dem Schlüpfen zur Imago tätig (Abb. 33a—e).

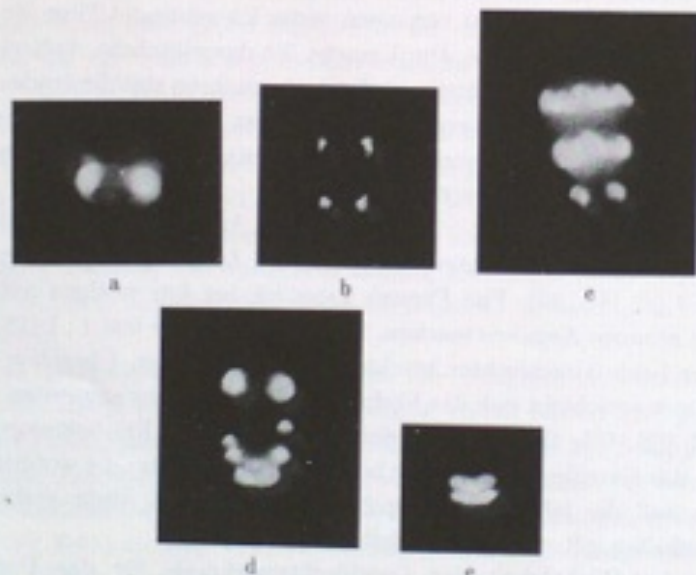


Abb. 33a—e. Leuchtorgane der leuchtenden Stadien von *Lampyris* und *Phausis* (im Eigenlicht fotografiert) a) *Lampyris*-Larve; b) *Phausis*-Larve; c) *Lampyris*-♀; d) *Phausis*-♀; e) *Phausis*-♂.

der Imaginalhäutung kann die Kopulation erfolgen und unmittelbar nach einer mehr oder weniger vollständigen Eiablage sterben die ♀♀. Etwa ebenso lange leben die ♂♂. Aus Freilandbeobachtungen und unter Zuchtbedingungen (18—20° C) ergeben sich für diesen Zeitraum für *Lampyris*-♂♂ und -♀♀ etwa 10—18 Tage (11 ♂♂ im Mittel 12,7; 22 ♀♀ 14,5 Tage bei const. 20° C), für *Phausis*-♀♀ 7—10 Tage, für *Phausis*-♂♂ nur etwa 5—7 Tage. Unter Freilandverhältnissen ist die Lebensdauer der ♂♂ beider Arten oft um $\frac{1}{4}$ kürzer wie angegeben. Die Lebensdauer kann durch verhinderte Kopulation und tiefere Temperatur (z. B. bei 10° C) um einige Tage verlängert werden, bei *Lampyris*-♀♀ bis zu 10 Tagen, bei *Lampyris*-♂♂ nur etwa bis 3 Tage. Bei *Phausis* läßt sich die Lebenszeit kaum wesentlich verlängern. Die bei der Eiablage auf S. 432 erwähnten Bedingungen spielen bei der Bestimmung der Lebensdauer eine wesentliche Rolle. So kann z. B. die Lebensdauer (beim *Lampyris*-♀) durch sofortige Kopulation nach der Imaginalhäutung (nur unter Zuchtbedingungen) durch frühe Eiablage und baldigen Tod verkürzt werden (auf nur 5—7 Tage). Ähnliches trifft für ein oft kopulierendes ♂ zu.

Der nahende Tod wird durch für beide Geschlechter ähnliche Alterserscheinungen angedeutet. Etwa 1—2 Tage vor dem Tode zeigen die Tiere nur noch auf mechanische Reizung hin lokomotorische Bewegungen, die Fortbewegung ist dann ungeschickt, zum Teil mehr oder weniger unkoordiniert, die Tiere fallen dabei häufig um und verbleiben in Seiten- oder Rückenlage, ohne die sonst sofort erfolgenden Umkehrbewegungen auszuführen. Bei den ♂♂ äußert sich das Altern in der verringerten Fluglust. Kurz vor dem Tode befinden sich die Tiere meist in Seiten- oder Rückenlage mit ineinander verkrallten Extremitäten, die Abdomenspitze ventral gegen den Thorax eingeschlagen. Unbegattete ♀♀, die prä mortal einen Eiklumpen ausgepreßt haben, werden meist vermutlich mit den klebrigen Eiern in dieser Lage fixiert. — In der Regel glimmen die Leuchtorgane prä mortal und mehrere Stunden lang auch post mortal. ♂♂ und ♀♀ von *Phausis* graben sich vor ihrem Tode nicht selten ein, was ich bei *Lampyris* nie beobachtete.

An dieser Stelle soll nur das unter natürlichen Umständen im Leben der Larven und Puppen auftretende Leuchten erwähnt werden (das der Imagines in Kap. D), nicht aber das durch unnatürliche Einwirkungen erzeugte (vgl. dazu die in der Einleitung genannte physiologische Literatur, die vorzugsweise eine, wenn auch in vielen Punkten sich widersprechende Physiologie der Leuchtorgane der Imagines ist). Auch die tageszeitliche Verteilung der Leuchtperioden folgt erst in Kap. C III 1.

Vorauszuschicken ist, daß das Leuchten aller postembryonalen Entwicklungsstadien auf die festumgrenzten Leuchtorgane beschränkt ist und nicht, wie CZEPA [32], MACAIRE [76], MEISSNER [92], VERHOEFF [126] und WEITLANER [137] angeben, im ganzen Körper verbreitet ist (vgl. dazu die Abb. 33a—e und 79—81).

Die *Lampyris*-Larven leuchten nicht kontinuierlich. BONGARDT nimmt auf Grund oberflächlicher Versuche an, daß das einmal begonnene Leuchten fort dauert,

ob das Tier will oder nicht. Auch die Beobachtung VOGELS, daß die Larven während der Winterruhe kontinuierlich leuchten, trifft nicht zu. Normalerweise (d. h. außerhalb der Larven- oder Vorpuppenruhe) leuchten die Larven in völlig unkontrollierbaren, variablen Intervallen ohne ersichtlichen äußeren Anlaß (vgl. Abb. 38). Auch stärkste mechanische Reize vermögen kein Leuchten zu veranlassen. Die Dauer des Leuchtens variiert von 1 Sekunde bis zu Minuten. Häufig leuchten die *Lampyris*-Larven so, daß ihr Licht für die Dauer von etwa 4 sec aufblitzt, während der die Intensität ungefähr bis zum Ende des 1. Viertels ein Maximum erreicht, das etwa ein weiteres Viertel der gesamten Leuchtdauer anhält, dann nimmt die Intensität allmählich bis zum völligen Erlöschen ab. Beginn und Ende dieses „Blitzes“ scheinen willkürlich zu sein. Dafür spricht auch, daß bei Berührung eines gerade aufblitzenden Tieres das Leuchten oft augenblicklich aufhört (nicht immer dadurch bedingt, daß die Larve sich nach Berührung oder Erschütterung fallen läßt, so daß die ventral gelegenen Leuchtorgane unsichtbar werden, das Leuchten aber dennoch andauert, wie BONGARDT meint).

Über das Leuchten der *Phausis*-Larven gibt es nur wenige Beobachtungen (HÖLLRIGL, VERHOEFF), aber alle sagen einstimmig aus, daß *Phausis* nicht gerne ohne äußeren Anstoß leuchtet, sondern nur nach Erschütterung oder Berührung. Die mehreren Hundert *Phausis*-Larven fing ich, indem ich mir diese Eigenart zunutze machte. Die Larven reagieren auch auf laute Geräusche (z. B. von Platzpatronen). Werden sie innerhalb weniger Minuten wiederholt gereizt, so bleibt das Leuchten in der Regel aus. Wie Abb. 38b zeigt, leuchten jedoch auch sie willkürlich. Die Leuchtdauer ist gewöhnlich länger, aber ebenso variabel wie bei *Lampyris*-Larven, nimmt jedoch in der Intensität ebenfalls bis zu einem oft minutenlangen Maximum zu, um dann bis zum völligen Erlöschen des Lichtes abzufallen.

Ähnlich wie die *Phausis*-Larven verhalten sich die Larven beider Arten während der Häutungs- und Winterruhe, während des Ruhezustandes vor der Verpuppung und während der Puppenperiode, allerdings mit dem Unterschied, daß sie sehr intensiv nach jedem Reiz aufleuchten, gleich in welchem zeitlichen Abstand der Reiz gegeben wird. So kann man sogar erreichen, daß die in derartigen Zuständen befindlichen Larven bzw. Puppen bei leichtem Dauerreiz eine längere Zeit kontinuierlich leuchten. Darauf ist wahrscheinlich die Beschreibung von kontinuierlich leuchtenden Puppen zurückzuführen (MEISSNER u. a.), weil ja allein schon das Atmen oder das Hantieren an einem nicht erschütterungsfreien Tisch für einen solchen Dauerreiz sorgt. Gelegentlich reagieren Larven in vollgefressenem Zustand ähnlich auf derartige Reize. Dieses unter bestimmten physiologischen Umständen erscheinende Leuchten kann auch jederzeit bei Tage oder bei künstlicher Beleuchtung hervorgerufen werden. Die vielen sich widersprechenden Befunde anderer Autoren sind sehr wahrscheinlich vor allem auf diesen Umstand zurückzuführen.

3. Die Zucht und ihre Ergebnisse

In der Literatur gibt es keine Angaben über eine erfolgreiche Aufzucht von *Lampyris*- oder *Phausis*-Larven vom Ei bis zur Imago. Ich versuchte die Aufzucht in mit Glasplatten abgedeckten Glasgefäßen (Höhe 5 cm, \varnothing 10 cm), deren Boden mit einer 1,5 cm hohen Gipschicht ausgegossen war, die mit destilliertem Wasser versetzt für lang anhaltende gleichmäßig hohe Luftfeuchte im Gefäß sorgte.

Innerhalb eines Jahres war die groß angelegte Zucht (aus über 4000 Eiern) eingegangen. Pflanzliche und tierische Schädlinge (Kap. E 1 2), Ernährungsschwierigkeiten, Häutungskrisen, der Versuch, die Entwicklung ohne Winterpause bei hoher Zimmertemperatur (20° C) das ganze Jahr über zu beschleunigen und andere ungünstig gewählte ökologische Bedingungen sind vor allem für die hohe Sterblichkeit verantwortlich (von September bis Dezember lebten noch 60 % der Tiere, bis Februar 7 %, bis April 2 %). Die Tiere der Zucht waren im Mittel größer als die gleichaltrigen unter Freilandbedingungen. Von den Tieren dieser Zucht wurden natürlich keine für Versuchszwecke verwendet.

Nach diesem Mißerfolg untersuchte ich verschiedene ökologische Faktoren (Kap. C I) und richtete die Zuchtgefäße nach den gewonnenen Ergebnissen und den bisherigen Erfahrungen ein: Der Gipsboden wurde gegen Sandboden ausgetauscht, der leichter sauber gehalten und ausgewechselt werden konnte, wodurch die Schlupfwinkel für Schädlinge erheblich verringert wurden; den Larven wurde ein wenig Waldbodenstreu als Deckung gegeben (Laubstreu für *Lampyris*, vorwiegend Rohhumus für *Phausis*); die Zuchtgefäße wurden außerdem vor direktem Sonnenlicht geschützt und stets feucht gehalten; eine wenigstens 1monatliche Winterpause bei 0–5° C wurde eingehalten (vgl. Kap. C III 1a). Die größte Schwierigkeit bei der Aufzucht aus dem Ei ist die Ernährung der gefräßigen Junglarven mit entsprechend kleinen Schnecken bis zu etwa 3, höchstens 5 mm Länge (bzw. Gehäusedurchmesser bei Gehäuseschnecken), die nebenbei die nicht leichte Aufzucht von Schnecken erforderlich macht. Im Schleim einer für sie zu großen Schnecke, die dennoch angegriffen wird, oder auf eingebrachten Schneckenstückchen waren oft über Nacht Dutzende von Larven kleben geblieben und vermutlich erstickt. Nicht zu vermeiden waren Verluste bei den Häutungen und durch Befall von Schädlingen.

Wegen der langen Entwicklungsdauer ist die erneut begonnene Zucht vom Ei auf bis jetzt noch nicht abgeschlossen. Sie verläuft aber nach dem ersten Jahr deutlich erfolgreicher (noch 19 % der Tiere leben). Die ergänzenden Daten zum Entwicklungszyklus und besonders über dessen Dauer erhielt ich an Hand von etwa 600 *Lampyris*- und etwa 400 *Phausis*-Larven und -Imagines, die ich mir im Laufe der Jahre jeweils aus dem Freiland besorgte. Es handelte sich im wesentlichen um 1jährige bis erwachsene Tiere, die ich meist bis zur Imago durchbrachte. Einjährige Larven hielt ich also weit über ein Jahr unter Zuchtbedingungen, und wegen der schwierigen Beschaffung von *Lampyris*-♂♂ konzentrierte sich mein Interesse ganz auf diese

Zuchten. Bei ihnen gab es vor allem keine Fütterungsschwierigkeiten, wenn auch empfindliche Verluste durch Schädlinge und während Häutungskrisen eintraten. Wenn mir auch bislang eine durchgehende Aufzucht der Tiere vom Ei bis zur Imago noch nicht gelungen ist, so konnte ich doch in zwei Etappen den gesamten Entwicklungszyklus verfolgen.

Daß auch unter natürlichen Freilandbedingungen im Lebensraum der Tiere große Verluste eintreten müssen, kann folgende Feststellung indirekt beweisen: Ein kleiner scharf begrenzter *Lampyrus*-Biotop von etwa 30 m² rottete ich dadurch völlig aus, daß ich alle Larven und Imagines unter fortlaufender insgesamt über 3 Jahre sich erstreckender Kontrolle wegging. Im ersten Jahr fand ich 6 ♀♀ (das waren alle ♀♀ dieser Periode, da kein Nachwuchs mehr festgestellt werden konnte). Nimmt man an, daß alle 6 ♀♀ aus einem mittelgroßen Gelege (75 Eier) stammen — so betrüge der Verlust schon 84 % (gleich viel sich entwickelnde ♂♂ mitgerechnet — vgl. S. 443). Während der Erscheinungszeit der Geschlechtstiere im zweiten Jahr wurden keine ♀♀ mehr festgestellt (♂♂ bei *Lampyrus* nicht zu kontrollieren!). Ich hatte wahrscheinlich alle Larven inzwischen gefangen; denn im dritten Jahr fand ich keine mehr. Es waren insgesamt 56 einjährige bis erwachsene Larven. Auch diese Zahl zeigt die großen Verluste während der Entwicklung im natürlichen Lebensraum. Für *Phausis* sind die Verluste schätzungsweise geringer.

Gerade die eingehende Untersuchung dieses Lebensraumes läßt Schlüsse auf die Länge der Larvenperiode und damit auch auf die Gesamtdauer des Entwicklungszyklus zu. Vergleicht man z. B. die Entwicklungsstadien von Larven, die man zu gleicher Zeit (im April!) finden kann (Abb. 34a I—III), so zeigen sich deutlich drei

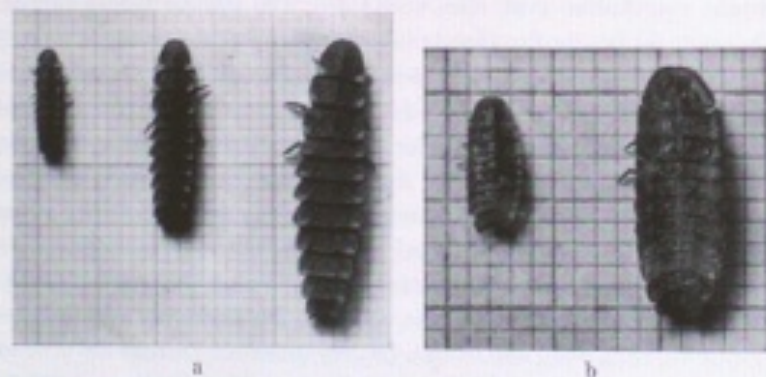


Abb. 34a. Drei *Lampyrus*-Larvenstadien (I—III) zu gleicher Zeit im Freiland vor der Verpuppungszeit (April) gefunden. I = 1jährige; II = 2jährige; III = 3jährige Larve (auf Millimeterpapier).

Abb. 34b. Zwei *Phausis*-Larven zu gleicher Zeit im November (nach der Erscheinungszeit der Geschlechtstiere) gefunden. Links 1jährige Larve, rechts 2jährige Larve, die sich im nächsten Sommer verpuppt (auf Millimeterpapier).

wohldifferenzierte Größenklassen: 34a I hat die gleiche Größe wie sie meine Zucht-tiere nach 8 Monaten hatten, 34a II ist ein 20monatiges Tier, das sich im selben Jahr nicht mehr zur Imago entwickelte und 34a III ist eine etwa 32monatige erwachsene Larve, die sich im Mai verpuppte. Ein weiteres Indiz für eine 3malige Überwinterung der Larven liefert der Befund, daß ich im September und Oktober 235 *Lampyrus*-Larven fand, die der Größe nach erwachsen waren, sich aber im gerade vergangenen Sommer nicht zu Imagines entwickelt hatten und noch einmal überwinterter. Es kann sich in diesem Fall (auch nach meinen Laborergebnissen) nur um 34a II-Larven gehandelt haben, die erst im darauffolgenden Frühjahr zu Geschlechtstieren wurden.

Alles dürfte für einen 3-Jahres-Zyklus bei *Lampyrus* sprechen (mit 3maliger Überwinterung der demnach $2\frac{2}{3}$ Jahre alt werdenden Larven). Bei *Phausis* ist es ähnlich. Zwar habe ich hier die Zuchten vom Ei auf nur einige Monate durchgebracht. Die Laborbeobachtungen an älteren Larvenstadien in Verbindung mit den Freiland-funden zeigen aber ebenfalls einen 3jährigen Zyklus an (Abb. 34b).

In der nachstehenden Tabelle sind die Ergebnisse aus Zucht- und Freiland-beobachtungen für *Lampyrus* zusammengestellt.

Tabelle 13.

Ei	Embryonalentwicklung	30—35 Tage
Larvenstadium	bis zur 1. Häutung	7—8 Monate (+ 1. Winterpause)
	bis zur 2. Häutung	4 Monate
	(bis zur 3. Häutung)	2—3 Monate
	bis zur 4. Häutung	6—7 Monate (+ 2. Winterpause)
	bis zur 5. Häutung	4 Monate
	(bis zur 6. Häutung)	2—3 Monate
	bis zur Puppenhäutung	7—9 Monate (+ 3. Winterpause)
	Gesamte Larvenperiode	etwa 33—34 Monate
Puppenstadium	Puppenperiode (♂ und ♀)	9 Tage
	♂-Adultperiode	10—16 Tage
Imaginalstadium	♀-Adultperiode (begattet):	10—16 Tage
	Zeit vor der Eiablage	bis zu 13 Tagen
	Dauer der Eiablage	in der Regel 2—3 Tage
	Zeit nach der Eiablage	in der Regel 1—3 Tage
	Gesamtdauer des Lebenszyklus	etwa 34—36 Monate

III. Larvenbiologie

1. Phänologie

Über den Jahresrhythmus der Lampyridenlarven divergieren die Meinungen verschiedener Autoren; nach BONGARDT [10] sind die Larven (ohne Artangabe) das ganze Jahr über aktiv, nach VOGEL [129, 131] verfallen sie in einen „Winterschlaf“, nach PRANTZ [41] und NEWPORT [95] gibt es eine nur von der Temperatur abhängige Winterruhe. Die ausländischen (speziell amerikanischen) Lampyridenlarven haben ebenfalls eine inaktive Überwinterungsphase, oft in einer selbstge-

bauten Erdhöhle (Hess [58] u. a.). — Über den täglichen Rhythmus der Aktivität gibt es keine widersprechenden Bemerkungen in der Literatur; man fand Larven nur bei Nacht durch ihr Leuchten.

Nach Hess ist auch die Brillanz des Leuchtens direkt proportional der Aktivität; nach NEWFORD sind Nahrung, Bewegung und Wärme „lichterzeugende“ Faktoren. Eingehende Untersuchungen fehlen in allen Fällen.

Nach WEBER [134] können Perioden im Leben der Insekten nicht nur von periodischen Schwankungen im Komplex der Außenfaktoren, sondern auch von endogenen Rhythmen verschiedenster Art bestimmt werden oder von exo- und endogenen Faktoren abhängen. Der tägliche und jährliche Aktivitäts- und Leuchtrhythmus der Larven beider Arten war also in dieser Richtung zu studieren, aber auch die Beziehungen zwischen Aktivitäts- und Leuchtperioden.

a) Jahreszeitlicher Aktivitätsrhythmus

Ab Mitte März bis April sind regelmäßig die ersten Larven im Freien zu finden. Diese Erscheinungszeit ist makroklimatisch stark variabel (z. B. in der Rheinebene früher als im Pfälzerwald) und wird gekennzeichnet durch das Abklingen der Nachtfrosthäufigkeit. Ungeachtet der natürlichen Umwelteinflüsse (Regen, Mondphasen usw.) bleiben die sich nicht zu Imagines entwickelnden Larven von diesem Zeitpunkt an den ganzen Sommer und Herbst aktiv, solange sich die bodennahe Temperatur nicht zu stark dem Gefrierpunkt nähert. Bei Tagesdurchschnittstemperaturen um $+5^{\circ}\text{C}$ werden die Larven inaktiv (etwa Ende November). Das Verhalten beider Arten ist während der Winterpause verschieden. *Phausis* baut sich eine Überwinterungshöhle, die wie die Puppenwiege gebaut ist. In dieser Höhle verbleibt sie die Wintermonate, ohne Nahrungsaufnahme, in der normalen Schreitlage oder in gekrümmter Seitenlage. Die *Lampyris*-Larve verbringt die winterliche Ruheperiode im normalen Tagesversteck (unter Steinen, Laub, Moos und dergleichen) in gekrümmter Seitenlage. Stoffwechsel, Entwicklung, Aktivität und Reaktionsbereitschaft sind bei beiden Larvenarten während dieser Latenzperiode auf ein Minimum herabgesetzt; sie leuchten jedoch auf geringste Erschütterungs- und Berührungsreize. Steigt die Temperatur einer Winternacht gegen 5°C , so kann man nicht selten *Lampyris*-Larven leuchtend und völlig aktiv im Freiland finden, aber keine *Phausis*-Larven.

Beim Versuch, die Entwicklung auch während der Wintermonate bei Zimmertemperatur und den üblichen Zuchtbedingungen zu forcieren, stellte sich folgendes heraus: bei beiden Arten nahm die Freßlust bis Dezember fast völlig ab, die *Phausis*-Larven bauten zum Teil Höhlen und wurden alle bewegungslos, die *Lampyris*-Larven wurden träge, manche inaktiv, nahmen jedoch im Gegensatz zu *Phausis* gelegentlich Nahrung auf. So verbrachten sie die Wintermonate (Dezember, Januar, Februar). Dabei hatte ich erhebliche Verluste. — Teile der *Lampyris*-Zuchten, die die Wintermonate über oder wenigstens 14 Tage im Kühlschrank bei -3 bis $+5^{\circ}\text{C}$ gehalten wurden, überwinterten nicht nur besser, sondern waren, in Zimmertemperatur gebracht, nach wenigen Minuten normal aktiv und nahmen mäßig Nahrung auf.

verfielen aber im Kühlschrank wieder in Winterruhe. Dieser Aktivitätswechsel ließ sich oft bei *Lampyris* — bei *Phausis* überhaupt nicht — wiederholen. Während der Winterinaktivperiode beobachtete ich bei Eisschrantkieren gelegentlich Wasserabgabe durch den Anus, vermutlich zur Erhöhung der Kälteresistenz (Abb. 35).

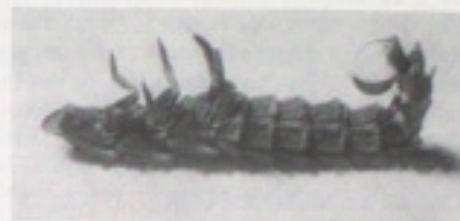


Abb. 35. Wasserabgabe, vermutlich zur Erhöhung der Kälteresistenz (*Lampyris*-Larve).

Die Aktivität der Larven ist also einem jahreszeitlichen Zyklus unterworfen, bei dem einer Aktivphase (Nahrungserwerb und -aufnahme, Häutungen) eine winterliche Ruhepause folgt. Diese Diapause ist total und obligatorisch bei *Phausis*. *Lampyris* scheint dem gemischten Reaktionstyp anzugehören, bei dem der innere Rhythmus durch Klimafaktoren modifiziert werden kann; denn die Ruheperiode ist wohl endogen fixiert, aber ihre Dauer exogen veränderlich (partielle, fakultative Diapause), nicht aber bloße Kältestarre (vgl. Verhalten im Temperaturgefälle).

b) Tag-Nacht-Periodizität der Aktivität und des Leuchtens

Die Tagesdynamik der Insekten wird durchaus nicht immer vom rhythmischen Wechsel der Beleuchtung, der Temperatur und der Luftfeuchtigkeit ausgelöst, sondern durch endogene Komponenten mitbestimmt (WEBER [134]). Das Verhältnis endogener und exogener Einflüsse auf Aktivität und Leuchtvermögen soll untersucht werden.

Im Freiland findet man die Larven beider Arten in der Regel nur nachts, wenn sie leuchten. Nur an dunklen und trüben Tagen fand ich *Lampyris*-Larven (nicht *Phausis*!) in den Morgen- oder Abendstunden. Unter diesen Umständen waren sie auch in den Zuchtgefäßen aktiv und gingen auf Nahrungssuche. Normalerweise scheinen sie bei Tage inaktiv zu sein; denn auch in dichtbevölkerten Habitaten ist bei Tage alles Suchen vergebens. Die Aktivität der Larven erscheint außerdem weitgehend den sich jahreszeitlich ändernden Tag-Nacht-Längen angepaßt, d. h. die Larven erscheinen stets bei Einbruch der Dunkelheit und verschwinden bei Tagesbeginn, was eine Aktivitätsverlängerung im Frühjahr und Herbst um etwa 6 Stunden bedeutet.

Wegen der Schwierigkeit, den täglichen Aktivitätswechsel im Freiland genauer zu beobachten, wurden Versuche mit einem Aktographen angestellt.

Er bestand aus einer mit einem 12-Stunden-Uhrwerk verbundenen betauften Trommel, die durch einen Schreiber berührt wurde, der am Ende eines Waagebalkens befestigt war. Auf dem Waagebalken war eine leichte Plastikröhre angebracht, in der befeuchtete Filterpapierlagen für gleichmäßig hohe Luftfeuchte (95—100%) sorgten. Die Maße der Röhre betragen für *Lampyrus* 45 cm Länge, 2 cm \varnothing , für *Phausis* 30 cm Länge, 1,0 cm \varnothing . Der Durchmesser der Röhre war nicht viel größer als die Länge der Tiere. Dadurch wurde erreicht, daß sie möglichst die eingeschlagene Bewegungsrichtung einhielten. In die Röhre kam jeweils nur ein Versuchstier, das frisch aus dem Freiland stammte. Jeder Einzelversuch wurde wenigstens 20mal mit gleichen und verschiedenen Tieren wiederholt. Die Röhre enthielt keinen besonderen Unterschlupf für die Tiere, sie konnten sich in der ganzen Röhre frei bewegen. Der Aktograph schrieb nur, wenn die Tiere von dem einen zum anderen Waagenarm liefen (etwa je 5—8 cm Wegstrecke vom Drehpunkt des Waagenarmes aus). Die Versuchstemperatur war 19° C ($\pm 1^\circ$). Neben der Luftfeuchte wurden Temperatur- und Beleuchtungsverhältnisse stets konstant gehalten.

Die Versuchsserien lieferten folgende Ergebnisse:

1. Normaler Tag-Nacht-Rhythmus (Tag von 8.00 bis 18.00 Uhr bei 500 lx Beleuchtung für *Lampyrus* und 300 lx für *Phausis*¹⁾.

Aktivitätsbeschränkung auf die Nachtstunden, tagsüber inaktiv (Abb. 36a, b (I) und 8—13). Abb. 36a (I) c—d sind Aktogramme vollgefressener Larven.

2. Tag-Nacht-Umkehr (Tag von 18.00 bis 8.00 Uhr, Beleuchtung wie oben): *Lampyrus* behält Aktivitätsrhythmus mehrere Tage bei, ist aber auch bei „Nacht“ aktiv (Abb. 36a (II), a—b); der normale Zyklus wird allmählich abgebaut und paßt sich den experimentell gegebenen Tag-Nacht-Verhältnissen an (Abb. 36a (II), c—d). — *Phausis* reagiert sofort wie bei 1. unter Aufgabe des natürlichen Zyklus (Abb. 36b (II)).

3. Dauerdunkel: *Lampyrus* ist Tag und Nacht aktiv mit einem Maximum in den Nachtstunden (Abb. 36a (III)); *Phausis* behält den natürlichen Aktivitätszyklus bei (Abb. 36b (III), a, b), bei vorheriger 24stündiger Dauerbeleuchtung setzt jedoch die Aktivität sofort nach Verdunkelung ein (Abb. 36b (III), c).

4. Dauerhell (Beleuchtung für *Lampyrus* 500 lx, für *Phausis* 300 lx): *Lampyrus*: normaler Tag-Nacht-Rhythmus wird allmählich aufgegeben, danach nicht oder nur minimal aktiv (Abb. 36a (IV), a—d). Bei nachfolgenden normalen Tag-Nacht-Verhältnissen stellt sich der normale Rhythmus erst nach Tagen wieder ein. — *Phausis*: die Aktivität ist sofort stark gehemmt oder hört ganz auf (Abb. 36b (IV)).

5. Sechs-Stunden-Zyklus: Die Beleuchtungsstärke wie oben. Der Zyklus wurde so eingerichtet, daß eine Dunkelperiode in die normalen Tag-, eine Hellperiode in die normalen Nachtstunden fällt, und zwar so, daß die kurzen Perioden den normalen Tageszyklus völlig zerschneiden (Abb. 36a, b (V)). *Lampyrus* verlegt die Aktivitäts-

1) Die Beleuchtung des Versuchssaumes betrug an hellen Tagen etwa 500 lx. *Phausis* reagierte bei dieser Helligkeit skototaktisch. Gegenüber einer diffusen Tagesbeleuchtung von 300 Lux blieb sie indifferent.

periode in die nächtlichen Dunkelstunden, verlängert sie gelegentlich 2—2,5 Stunden in die darauffolgende Hellperiode (Abb. 36a (V)). — *Phausis* ist nur während der Dunkelperioden, gelegentlich nur während der nächtlichen aktiv (Abb. 36b (V)).

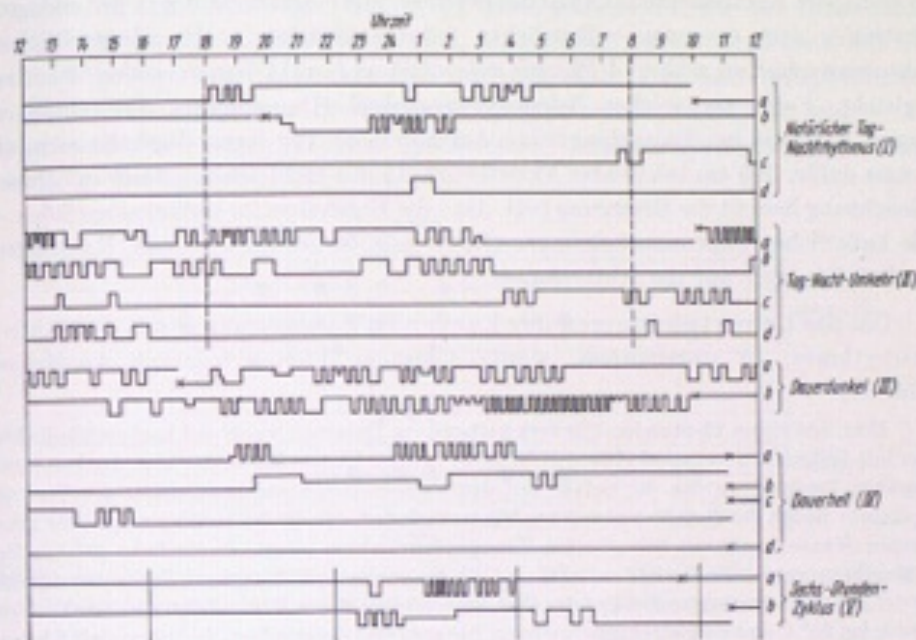


Abb. 36a. Aktogramme von *Lampyrus*-Larven.

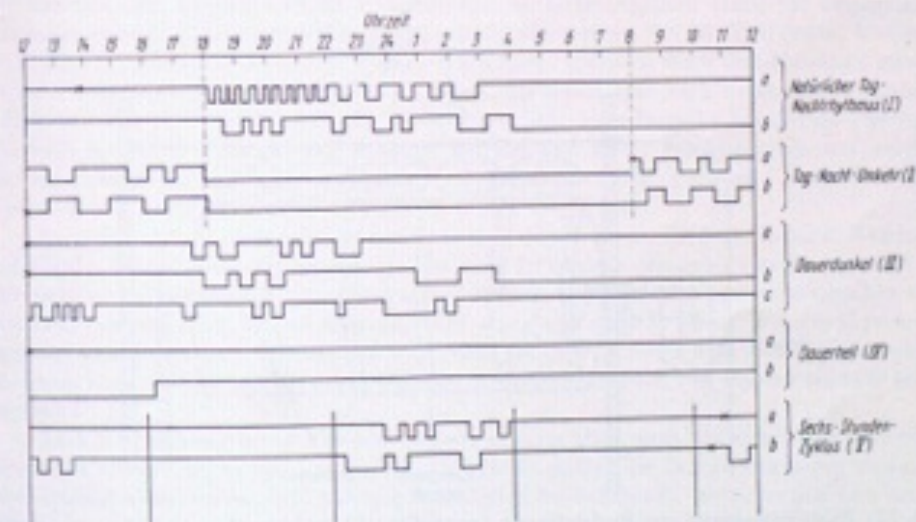


Abb. 36b. Aktogramme von *Phausis*-Larven.

Da die Faktoren Temperatur und Feuchtigkeit konstant waren und sich nur die Lichtverhältnisse änderten, sind die Ergebnisse ausschließlich auf die Wirkung des Lichtfaktors zurückzuführen. Bei *Lampyris* überwiegt zunächst offensichtlich die endogene Komponente im Aktivitätswechsel, nur langsam paßt sich der endogene Rhythmus dem exogenen willkürlichen (oder natürlichen, z. B. jahreszeitlichen) Faktorenwechsel an, während *Phausis* sich sofort und exakt dem exogenen Wechsel angleicht. Fehlt ein solcher Beleuchtungswechsel (Dauerdunkel, Dauerhell), so reagiert *Phausis* bei Dauerdunkel wie bei normalen Tag-Nacht-Verhältnissen, ein Beweis dafür, daß ein inhärenter Aktivitätsrhythmus nicht fehlt. „Reizlose“ Dauerbeleuchtung hemmt die Bewegung (vgl. dazu die Ergebnisse im Helligkeitsgefälle). — Alle äußerlichen Lebenserscheinungen (Beutefang, Nahrungsaufnahme, Häutungen) beschränken sich auf die Aktivphasen.

Um das Leuchtphänomen der Larven im Zusammenhang mit dem Aktivitätsrhythmus zu untersuchen, wurde folgender Photokymograph konstruiert (Abb. 37):

Eine, mit einem 12-Stunden-Uhrwerk verbundene Trommel, wurde mit hochempfindlichem Film mit Zeitmarken bespannt (Hford HPS 27/10° DIN). Einige Millimeter über der horizontal gestellten Trommel wurden die Gefäße mit den Versuchstieren angebracht. Der der Trommel zugekehrte Boden der Gefäße bestand aus fein perforierter, durchsichtiger Papierfolie, die zylindrischen Wände waren mit beleuchteten Filterpapierschichten belegt, die für hohe gleichmäßige Luftfeuchte sorgten. Die Decke der Gefäße bildete ein konkaver Silber Spiegel, dessen Brennpunkt mit der Filmebene zusammenfiel und der alles Larvenlicht auf den Film reflektierte. Die Versuche wurden bei 20° C und notgedrungenerweise im Dauerdunkel durchgeführt. In jedem Gefäß befand sich ein Tier, das nach 24 Stunden ausschied und nicht mehr verwendet wurde. Die Tiere konnten sich in den Gefäßen nicht verkriechen. Die Versuchsserien wurden mit wenigstens 15 Tieren wiederholt.

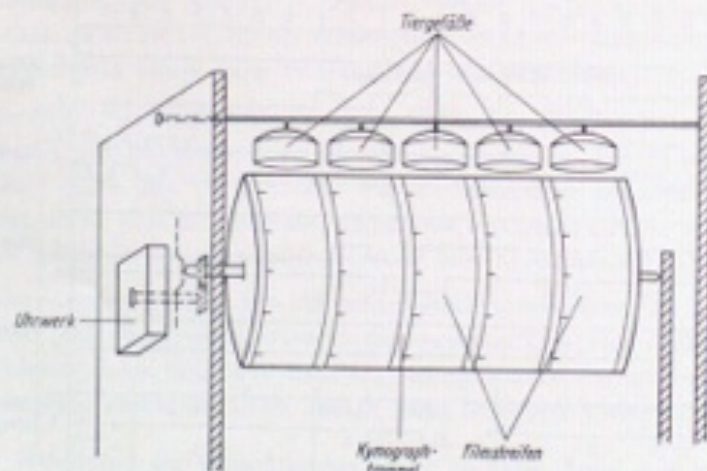


Abb. 37. Photokymograph zur Registrierung des täglichen Leuchtrhythmus bei *Lampyris*- und *Phausis*-Larven. Erläuterungen im Text.

Das Ergebnis (Abb. 38a, b) zeigt für beide Arten eine ausgeprägte Leuchtrhythmik. Bei *Phausis* ist sie exakter auf die Nachtstunden beschränkt als bei *Lampyris* und entspricht damit nur bei *Phausis* den Aktivitätsverhältnissen im Dauerdunkel (vgl. Abb. 36b [III], a, b). *Lampyris*-Larven, die bei Dauerdunkel ständig aktiv sind (vgl. Abb. 36a [III], a, b), leuchten jedoch vorwiegend während des nächtlichen Aktivitätsmaximums. Im Gegensatz zur Aktivitätsperiodizität scheint die Leuchtrhythmik bei *Lampyris* stärker endogen bedingt zu sein. — Die Filmschwärzungen zeigen, daß das Leuchten der Larven ungleichmäßig stark und keineswegs kontinuierlich ist.

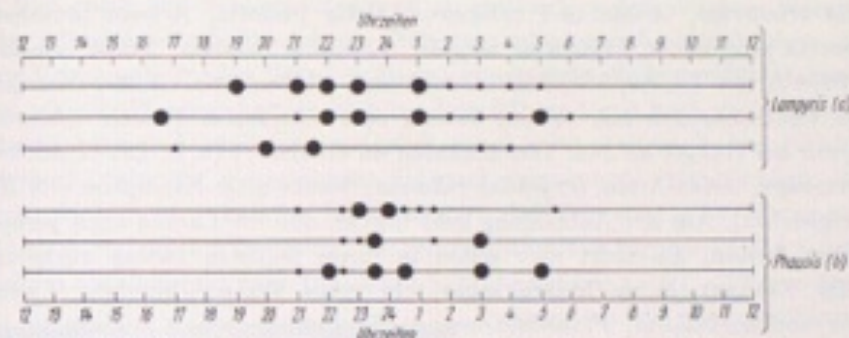


Abb. 38. Leuchtrhythmus der *Lampyris*- und *Phausis*-Larven. Die verschiedenen großen Markierungen kennzeichnen verschieden langes (oder verschieden starkes) Leuchten.

2. Ernährung

Über die Ernährung der Larven gibt es widersprechende Beobachtungen und Behauptungen. Die Mehrheit der Autoren gibt als Hauptnahrung in Gefangenschaft (auch für ausländische Lampyridenlarven) Gehäuse- und Schnecken an (FABRE, HADDON, HESS, HÖLLRIGL, HUTSON, KNAUER, MAIN, MAILLE, MEISSNER, NEWPORT, VOGEL). Nach HESS, KNAUER, MAIN und MEISSNER fressen sie auch Nacktschnecken; das bestreitet NEWPORT. Sie sollen aber auch vegetarische Nahrung aufnehmen (HAUPT, KNAUER, OLIVIER, WEITLANER). Die amerikanische Lampyrinde *Pyropyga fenestralis* soll nach HESS außer Schnecken Würmer und kleine Insektenlarven mit weicher Cuticula fressen (*Leptinotarsa decemlineata* SAY, *Paragrotis*-Arten, *Peridroma margaritosa* HAWORTH, *Anasa tristis* DE GEER).

Angriffe auf Schnecken wurden von FABRE, HADDON, HESS, HUTSON, MAILLE, NEWPORT und VOGEL [129] für *Lampyris* beschrieben. Da diese Beobachtungen unter verschiedensten Verhältnissen in Gefangenschaft gemacht wurden, sind sie unvollständig und widersprechen sich zum Teil (wahrscheinlich, weil sie nicht oder nur wenig wiederholt wurden). Wie die Larven die Schnecken aufspüren und wahrnehmen wird nicht berichtet, oder es wird Zufall angenommen (HADDON, HESS); Experimente fehlen. Über das Beutefangverhalten von *Phausis* fand ich keine Angaben.

Nach Beobachtungen von NEWPORT, FABRE und vor allem nach den eingehenden morphologischen Untersuchungen von VOGEL [127, 129] galten seither die Lampyridenlarven als carnivore, extraintestinal verdauende Nahrungsspezialisten für Schnecken, die zuvor mit dem extraintestinal verdauenden Mitteldarmsekret gelähmt wurden (HADDON bestreitet letzteres). Mit den Ergebnissen dieser Autoren werde ich mich später ausführlich auseinandersetzen.

a) Beutetiere

Im Freiland fand ich beide Arten nur an Nackt- und Gehäuse-schnecken (*Limax*, *Cepaea*, *Succinea*, *Vitrina*, *Monacha*, *Eulota*, *Clausilia*-Arten) fressen, *Lampyris* sogar einmal an einer zerquetschten Blindschleiche (*Anguis fragilis*). In Gefangenschaft nahmen sie fast alle angebotenen Landgehäuse- und Nacktschnecken an, wenn sie eine bestimmte Größe nicht überschritten (Gehäuseschnecken für *Phauis* nicht größer als etwa 10 mm \varnothing oder Höhe, für *Lampyris* bis zur Größe ausgewachsener *Cepaeen*; Nacktschnecken durften etwa 2mal länger als *Phauis*- bzw. *Lampyris*-Larven sein). Neben den oben erwähnten Arten fraßen sie *Zebrina detrita* und *obscura*, *Helicella ericetorum*, *striata* und *candicans*, *Helix pomatia*, *Arianta arbustorum*, *Isognostoma personatum*, *Fruticicola hispida*, *Oxychilus cellarius*, *Vitrea crystallina* und *Arion*-Arten (*A. empiricorum*, *A. subfuscus*, *A. hortensis*, *A. circumscriptus*). Manche Landschnecken mit zähem, hartem oder schwarzem Fleisch nahmen sie jedoch nur bei Hunger an oder verschmähten sie überhaupt (z. B. *Limax maximus*, *L. cinereoniger*, *Arion*-Arten, *Oxychilus cellarius*, Stücke alter Exemplare von *Helix* und dergleichen). Aus der Aufzählung geht hervor, daß die Larven auch xerophile Schnecken fressen, die nicht oder selten in ihrem feuchten Biotop vorkommen (*Helicella*, *Zebrina*), ja sie fressen sogar sehr gerne Wasserschnecken (*Lymnaea stagnalis* und *auricularia*, *Planorbis corneus*). In Gefangenschaft nehmen sie auch Regenwürmer, Frosch- und Säugetierfleisch (mageres Rindfleisch), gequetschte, tote Larven und gequetschte $\varnothing\varnothing$ der eigenen Art; lebende oder tote, unverletzte Exemplare der eigenen Art werden nicht angegriffen bzw. ausgefressen. Systematische Fütterungsversuche könnten vermutlich einen noch umfangreicheren Speiseplan aufzeigen. Es ist insbesondere zu vermuten, daß sie Bodentiere mit weicher schleimiger Konsistenz angreifen und daß sie auch im Freien an frischen Tierkadavern fressen, die durch Verletzungen Zutritt zu weichen Körperteilen gestatten. Ältere, leicht in Verwesung übergegangene Leichen (auch von Schnecken) rühren sie nicht an. Lebende Raupen und Maden verschiedener Bodenarten wurden nicht angenommen. Bei Wahlversuchen zogen die Larven stets Schneckennahrung vor. Das und die morphologischen und biologischen Anpassungen (s. unten) lassen darauf schließen, daß Schnecken die Hauptnahrung bilden.

Die Nahrungsmenge ist sehr verschieden und richtet sich naturgemäß nach der Größe der Larven. Sie überfallen bis zu 15mal schwerere Schnecken, die sie in der Regel innerhalb 24—36 Stunden (Zimmertemperatur) völlig ausfressen. Wenn eine Schnecke frisch Pflanzennahrung aufgenommen hat, lassen sie Teile des Darmtraktes der Schnecke unberührt (Indiz gegen phytophage Ernährungsweise!). Die Larven nehmen so lange Nahrung auf, bis ihre Intersegmentalhäute maximal gedehnt sind, wodurch sie sich in der Länge und Breite beinahe aufs Doppelte vergrößern und ihr Körpergewicht vervierfachen können. Eine derart vollgefressene Larve verbringt mehrere Tage bewegungslos im Versteck (vgl. Abb. 36a [1], c—d). Beide

Arten können aber auch mehrere Monate lang hungern (bei Zimmertemperatur waren nach 5 Monaten noch über die Hälfte der Versuchstiere am Leben).

Der Wasserbedarf der Larven wird im allgemeinen durch die Schneckennahrung gedeckt. Verhindert man die Nahrungsaufnahme (nur für etwa 4 Wochen bei 95 bis 100% relativer Luftfeuchtigkeit!), so trinken die Larven eifrig Wasser, das sie auch in kapillargebundenem Zustand (z. B. aus feuchtem Sandboden oder Filterpapier) aufnehmen können. Wasser finden sie durch aktives Suchen (s. unter Hydrotaxis) und nehmen davon bis zu einem Viertel ihres Körpergewichtes auf. Beim Trinken machen sie die gleichen Kaubewegungen wie bei der Nahrungsaufnahme.

Das durch die Schneckennahrung zu reichlich aufgenommene Wasser wird schon während oder bald nach der Nahrungsaufnahme als dünnflüssiger, wasserklarer Urin ausgeschieden, der nach Austrocknung Kristalle hinterläßt (Harnsäure?). Diese schnelle Wasserekkretion ist besonders während und nach großen Mahlzeiten zu beobachten und ermöglicht natürlich den Larven weitere Nahrungsaufnahme. Außerdem dürfte die Wasserabgabe die stark verminderte Beweglichkeit der vollgefressenen Larven verbessern. Interessant ist, daß Urin auch beim Putzen nach der Mahlzeit (s. unten) zum Erweichen des gelegentlich schon angetrockneten Schnecken-schleimes ausgeschieden wird. Die übrige Nahrung hat erst nach 1—2 Tagen den Darm

passiert und die unverdaulichen Reste werden als mehr oder weniger flüssiger Kot abgegeben. Er hat eine grünliche bis dunkelbraune Färbung und riecht wie eine zerquetschte Schnecke. Eine vollgefressene erwachsene Larve scheidet etwa 0,05 bis 0,2 cm³ Fäkalien nach mehrmaliger Kotabgabe aus, die auf Filterpapier durch verschiedene Färbungen gekennzeichnete Zonen hinterlassen (Abb. 39; Indiz gegen extraintestinale Verdauung).

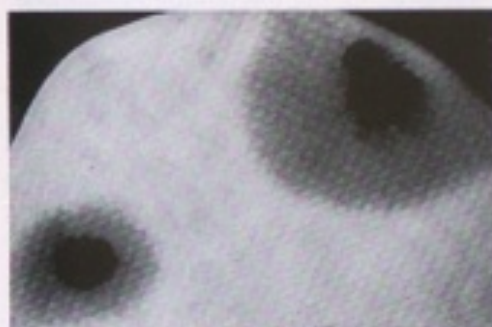


Abb. 39. Markierung der Kotablage (Indiz gegen extraintestinale Verdauung).

b) Beutefangverhalten

Nach eingehenden Freilandbeobachtungen richtete ich mir zur genaueren Analyse des Beutefangverhaltens ein 1×1 m großes Terrarium ein, in dem die ökologischen Bedingungen weitgehend berücksichtigt waren. Ich beobachtete nur während der nächtlichen Aktivperioden der Larven bei Rotlicht (nicht über 20 lx, vgl. S. 425). Als Beutetiere dienten Gehäuse- und Nacktschnecken (meist *Cepaea*-Arten bzw. *Limax agrestis*).

a) Normales Beutefangverhalten: Der Beutefang beider Larvenarten spielt sich folgendermaßen ab: Unter ständiger Kontrolle des Untergrundes mittels Taster- und Antennenbewegungen verfolgen die Larven die Schnecke. Wenn die Schnecke erreicht ist, wird sie eifrig betastet. Unter stetigem Tasterkontakt suchen

die Larven dann — meist an einer Seite der Schnecke entlang kriechend — deren Vorderende.

Erst wenn das Vorderende der Schnecke (d. h. bei Gehäuseschnecken und *Azior*-Arten etwa das vorderste Viertel, bei *Limax*-Arten der vordere Teil bis zum Schild) erreicht ist, setzen sie zum Angriff an. Sie betasten unter meist mehrmaligen Öffnen der Mandibeln so vorsichtig und sachte das Vorderende der Schnecke, daß diese meist nicht einmal die Fühler einzieht. Dann erfolgt bei maximalem Ausstrecken des Kopfes ein kraftvoller, schneller Biß in das Schnecken-vorderende, meist in Nähe der Fühler, woraufhin die Larven sofort zurückweichen und den Kopf einziehen (Schutzstellung). Nacktschnecken ziehen Fühler und Kopf so weit als möglich ein und schlagen unter ringelnden Bewegungen des ganzen Körpers heftig mit dem Schwanz. Gehäuseschnecken ziehen sich schnellstens ins Gehäuse zurück. Beide sondern während dieser Abwehrbewegungen mehr oder weniger viel Schleim ab, fallen aber von ihrer Unterlage nicht herab.

Im folgenden wird nun zunächst das weitere Verhalten der *Lampyris*-Larve beschrieben. Je nachdem, ob die Larve eine Nackt- oder Gehäuseschnecke angegriffen hat, verhält sie sich in typisch verschiedener Weise. Bei Gehäuseschnecken gibt sie sehr bald die oben beschriebene Schutzstellung auf, umgeht ein oder mehrere Male — immer tastend — die zurückgezogene Schnecke und besteigt schließlich das Haus, orientiert sich zur Gehäuseöffnung hin und hält sich mit dem Pygopodium fest. Tastend überwacht sie in dieser Stellung die Gehäusemündung (Abb. 40). Manchmal verschließt die Schnecke die Öffnung mit einem Schleimhäutchen und kann so, für die Larve unerreichbar, stundenlang verharren. In mit einem Schleimhäutchen oder Epiphragma verschlossene Gehäuse dringt sie nicht ein. Während dieser Zeit verläßt die Larve ihre Beute höchstens, um für einen Augenblick einen Rundgang um die Schnecke zu machen oder um sich zu putzen (s. unten). Eine hungrige Larve kehrt immer wieder auf das Schneckenhaus zurück und kontrolliert weiterhin deren Öffnung. In dieser konzentrierten Lauerstellung sah ich Larven über 12 Stunden lang ausharren. — In der Regel versucht die Schnecke jedoch nach kurzer Zeit mit ihrem gefährlichen Reiter zu flüchten. Dieser aber nimmt dank seiner ständigen Kontrolle jede Bewegung der Schnecke wahr und streckt, sobald sie ihr Gehäuse verläßt, den Kopf und je nach Größe der Schnecke den gesamten Körper weit nach vorne, um sofort in deren Fühler oder dicht dahinter einzubeißen (Abb. 41). Die Schnecke zieht sich unter Schleimabsonderung wiederholt zurück, die Larve kontrolliert vom Gehäuse oder auch von der Unterlage aus die Gehäusemündung und je nach dem Größenverhältnis der Larve zur Schnecke kann sich das oft wiederholen, bis die Schnecke, oft erst nach vielen Stunden, gelähmt ist. Schließlich ist die Schnecke nicht mehr in der Lage, ihre Schalenmündung mit Schleim zu verschließen, sie haftet auch nicht mehr fest an der Unterlage, das Haus kippt oder die Schnecke ist nicht mehr fähig, sich völlig in die Schale zurückzuziehen.

Beim Angriff auf eine Nacktschnecke sind in der Regel deren Lokomotionsbewegungen schon nach dem ersten Biß stark gehemmt. Nach kurzem Verharren in der genannten Schutzstellung verfolgt die Larve die flüchtende Schnecke, überholt sie und beißt wieder in das Kopfende. Meist ist die Schnecke danach kaum noch fortbewegungsfähig; auf jeden Fall wiederholen sich in schneller Folge Bisse in das Vorderende der Schnecke, bis diese völlig bewegungslos ist. Nacktschnecken werden niemals beim Angriff bestiegen (Abb. 42).

Die gelähmten Nackt- oder Gehäuseschnecken werden nach vorsichtigem Bestastern der ganzen Schnecke und nach einer weiteren Folge von Bissen, auf die keine Reaktion der Schnecke mehr erfolgt, ergriffen und in spannerrauenartigem Rückwärtsgang wegtransportiert. Während des Transportes verläßt die Larve öfter die Schnecke, um Exkursionen in die Umgebung zu unternehmen. Diese verlaufen mehr oder weniger konzentrisch mit der Beute als Mittelpunkt. Bei Hindernissen, die als geeigneter Unterschlupf dienen könnten, macht die Larve auffallende Suchbewegungen (verlangsamte Fortbewegungsgeschwindigkeit, langsame vertikale und horizontale Bewegungen des Vorderkörpers) und verkriecht sich darunter, um erst nach geraumer Zeit wieder zu erscheinen. Immer führen jedoch diese Exkurse zur Beute



40



41



42

Abb. 40. *Lampyris*-Larven greifen eine Gehäuseschnecke (*Cepaea*) an: Lauerstellung, Kontrolle der Schalenöffnung.

Abb. 41. *Lampyris*-Larve reitet auf einer Gehäuseschnecke (*Cepaea*): Biß in das Vorderende der flüchtenden Schnecke.

Abb. 42. Angriff mehrerer *Lampyris*-Larven auf eine Nacktschnecke (*Limax*): Einbiß stets in das Vorderende, auch wenn das Hinterende diesem sehr nahe kommt.

zurück. Jedesmal wird sie von allen Seiten betastet und weitergeschleppt. Der Transport endet in einem Unterschlupf, oft erst nach meterlanger Wegstrecke. In gut geschütztem Habitat unterbleibt gelegentlich dieses Verhalten der *Lampyris*-Larve, ebenso manchmal bei Larven, die mehrere Monate lang gehungert haben.

Die Angriffe von *Phausis*-Larven auf Gehäuse- oder Nacktschnecken sind weniger differenziert. Beide Schneckenarten werden etwa so, wie *Lampyris* Nacktschnecken angreift, angegangen und gelähmt. Die Schalenmündung der Gehäuse-

schnecken wird jedoch genauso ausdauernd und sorgfältig kontrolliert; aber nur selten besteigt die *Phausis*-Larve das Haus. Die *Phausis*-Larve läßt die gelähmte Schnecke meist an Ort und Stelle und beginnt sofort mit der Nahrungsaufnahme. Gelegentlich konnte ich sie jedoch auch beim Wegschleppen der Beute beobachten.

Eine auffällige Tätigkeit ist das Putzen (Abb. 43). Bei *Lampyris* wird es fast ausschließlich mit dem auch bei der Fortbewegung und Häutung behilflichen Pygopodium ausgeführt, das aus vielen geteilten, weißlichen Schläuchen besteht, die aus dem Anus durch Blutdruck ausgestülpt und durch Muskulatur wieder eingezogen werden können. Die *Lampyris*-Larven sind so beweglich, daß sie alle Teile ihres Körpers putzen können. Das Pygopodium „erfaßt“ die anhaftenden Schleim- und Schmutzteile, zieht sie weg und streift sie mit einer charakteristischen Abdomen-

bewegung, die gelegentlich öfter wiederholt wird, an der Unterlage ab. Dabei scheiden die Tiere oft die schon erwähnte Flüssigkeit aus. Während des Angriffes, des Lauerens und der Nahrungsaufnahme putzt sich die Larve nur kurz und oberflächlich, besonders Kopf und Mundwerkzeuge. Nach vollendeter Mahlzeit aber reinigt sie nicht nur den Kopf und die Mundwerkzeuge, sondern den ganzen Körper und die Beine sehr sorgfältig. Die Putzbewegungen des Pygopodiums können auch experimentell durch klebrige Substanzen aller Art (Kleister, Exsikkatorenfett usw.), durch Besprühen mit Schmutzteilen ausgelöst werden. Beim Putzen und beim Wegtransportieren der schweren Beutetiere wird die große adhäsive Wirkung der Analschläuche deutlich. Die einstülpbaren Schläuche wirken wie Saugnapfe. Die wirksame Befreiung von dem stark klebrigen Schneckenschleim wird also nicht nur durch diese Bewegungen des Pygopodiums bewerkstelligt, sondern gleichzeitig durch eine Saug-Haftwirkung des Pygopodiums. Außerdem putzen sich die Larven gelegentlich mit den Beinen.

Bei der *Phausis*-Larve ist das Putzen mit dem Pygopodium nur selten zu beobachten und wegen der Ungelenkigkeit der Larve wahrscheinlich weniger erfolgreich;



Abb. 43. Putzen der Mundwerkzeuge mit dem Pygopodium nach dem Schneckenüberfall.

denn oft noch Tage nach dem Angriff ist die Larve an schwerer zugänglichen Stellen (z. B. Tergiten) schleimbefleckt. Bei ihr überwiegt das übliche Putzen mit den Beinen.

β) Experimentelle Analyse des Verhaltens und seiner sinnesphysiologischen Komponenten. Experimente über den Beutefang der Larven fehlten bisher. Durch bloße Beobachtung allein können jedoch verschiedene Teile der Reaktionskette nicht erklärt werden, so z. B. die Art und Weise des Auffindens und Verfolgens der Schnecke (I), das Auffinden des Vorderendes der Schnecke (II), das unterschiedliche Verhalten beim Angriff auf Nackt- und Gehäuseschnecken („Reiten“) (III), die Ursachen für das Wegschleppen der Schnecke und für die dabei stattfindenden Exkurse (IV), die Auswirkungen von Eingriffen in den normalen Ablauf des Beutefangverhaltens (V).

Folgende Experimente wurden mit *Lampyris* ausgeführt (I 1, 2, 4; II 5a, b auch mit *Phausis*):

1. Auffinden und Verfolgen der Schnecke

Während FABRE, HUTSON, MAILLE und NEWPORT keinerlei Angaben zu dieser Frage machen, soll nach HADDON und HESS die Beute zufällig, nach VOGEL durch „Wittern“ und Sehen wahrgenommen werden.

1. Geruchssinn als Fernsinn:

a) Schnecken, in unmittelbare Nähe von hungrigen Larven gebracht, werden nicht wahrgenommen.

b) Test in gerichtet bewegter Luft. Ein Y-förmiges Rohr (\varnothing 1,5 cm) mit zwei gleichen und einem kurzen Schenkel ($11 \times 11 \times 8$ cm) wurde mit dem letzteren an eine Wasserstrahlpumpe angeschlossen (Geschwindigkeit der strömenden Luft etwa 20 cm/sec). 10 mm breite feuchte Filterpapiereinlagen sorgten für gleichmäßige Feuchtigkeit des Systems. Am Ende des kurzen Schenkels wurden die Tiere eingesetzt, am Ende eines der gleich langen Schenkel befand sich in einem Drahtgazebehälter eine lebende Nackt- oder Gehäuseschnecke, im anderen eine etwa gleich große Füllmasse, um die Strömungsverhältnisse in beiden Schenkeln gleich zu halten. Schnecke und Füllmasse wurden öfter vertauscht.

Das Ergebnis (Abb. 44a, b I) ist negativ, da es kaum vom Verhältnis 1:1 abweicht.

2. Verfolgen der Schneckenschleimspur:

a) Beim Beobachten des Beutefangverhaltens fällt auf, daß die auf eine Schneckenschleimspur gesetzten Larven der Spur genau folgen, auch wenn diese über Hindernisse aller Art (Bodenbewuchs) wegführt. Ebenso folgen die Larven künstlich gezogenen Schneckenschleimspuren (auch wenn sie in vielen Windungen angelegt wurden).

b) Zur weiteren Prüfung wurden wieder Y-Rohre verwendet (\varnothing 1,2 cm, 18 × 18 × 10 cm). Um hygrotaktische Reaktionen auszuschließen, wurde der Boden der Röhre mit gleichmäßig (mit Aqua dest.) befeuchtetem Filterpapier ausgelegt, auf dem die Schneckenschleimspur vom kurzen Schenkel zu einem der langen führte. Am Ende des kurzen Schenkels wurden die hungrigen Versuchstiere eingesetzt. Die Ergebnisse (Abb. 44a, b II—III) sind für beide Arten auf Gehäuse- und Nacktschneckenschleim positiv. Interessant ist, daß *Lampyris* auch die Regenwurmschleimspur und die Exsikkatorfettspur verfolgt (Abb. 44a IV und V). *Phausis* beachtet Spuren von Substanzen mit klebriger oder schleimiger Konsistenz nicht (Abb. 44b IV—VI). Vgl. hierzu den Kontrollversuch (Abb. 44a, b VII) ohne Schleimspur auf feuchtem Filterpapier.

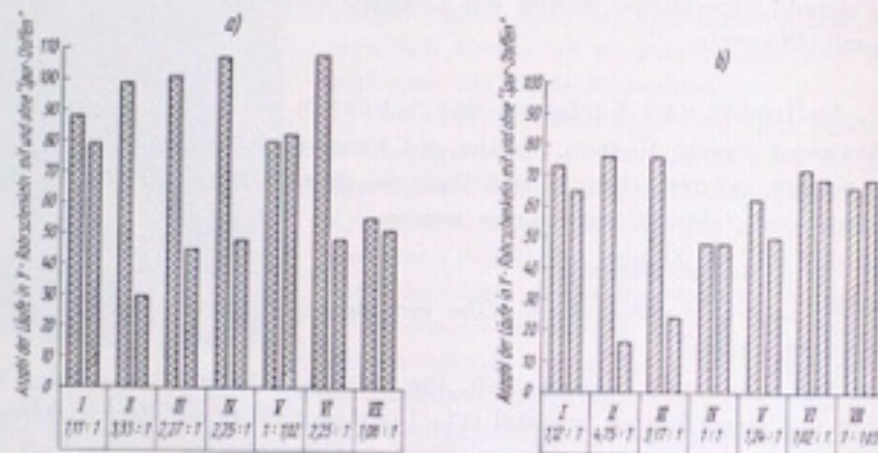


Abb. 44. Auffinden und Verfolgen der Beute: *Lampyris*-Larven (a), *Phausis*-Larven (b). Zeichen: I Durchströmungssystem, II Gehäuse-, III Nacktschneckenschleim, IV Regenwurmschleim, V menschlicher Speichel, VI Exsikkatorfett (Hahnfett, Merck), VII Kontrolle: Aqua destillata. Links: Werte für den Schenkel mit „Spur-Stoffen“, rechts: Werte für den Schenkel ohne „Spur-Stoffe“.

3. Antennen- und Maxillartasteramputationen (nur bei *Lampyris* ausgeführt). Nach den morphologischen Untersuchungen VOGELS [128] befinden sich die Organe des Tast- und Geruchssinnes an den Antennen und Tastern. Die Amputation bis zur Basis der einen oder anderen bzw. beider Organe mußten also entsprechende Ausfallserscheinungen ergeben. Die Amputation wurde unter CO_2 -Narkose vorgenommen. Vier Tage nach der Amputation wurden die hungrigen Versuchstiere in die bei 2b) beschriebene Y-Rohr-Versuchsordnung mit Gehäuseschneckenschleim gebracht. Sie lieferte die in Abb. 45 dargestellten Ergebnisse.

Die Fähigkeit, eine Schnecke wahrzunehmen und zu verfolgen, scheint somit nur den Tastern zuzukommen, in denen also die entsprechenden Rezeptoren zu

suchen sind. Antennenlose Tiere mit Tastern verhalten sich in diesen Versuchen ganz normal, während tasterlose Antennentiere die Schleimspur nicht verfolgen, so daß man annehmen muß, daß den Antennen beim Beutefang nur Tastfunktion zukommt. Die Deutungen VOGELS bezüglich der Sinnesorgane der Antennen müßten revidiert werden (s. Abb. 46, R.H.Kg., R.Cyl., R.H.). Auf dem Lobus externus der ersten Maxille sowie auf den Labialtastern sind offenbar keine spezifischen Sinneszellen lokalisiert, die es ermöglichen, die Schneckenschleimspur aufzunehmen und zu verfolgen. Das sonstige Beutefangverhalten der amputierten Larven war normal; die Tasteramputierten mußten jedoch erst in unmittelbare Berührung mit der Schnecke gebracht werden.

4. Dauer der Wirksamkeit der Schneckenschleimspur. Y-Rohr-Versuchsordnung wie bei 2b) beschrieben. Nach Abb. 47 können *Lampyris*-Larven bis etwa $1\frac{1}{2}$ Tage lang eine Schnecke verfolgen, *Phausis*-Larven noch etwas länger. Für *Phausis* wurde nur eine Kontrolle nach 40 Stunden gemacht. Die *Lampyris*-Larven reagierten auf so alte Spuren nicht mehr.

II. Auffinden des Vorderendes der Schnecken

Diese Frage interessiert auch deswegen, weil sich im Vorderende der Schnecke Cerebral- und Pedalganglion befinden, über die eine Lähmung der Schnecke schneller hervorgerufen werden dürfte (vgl. Kap. C III, 2c δ).

VOGEL [128] (S. 363) nimmt auf Grund des Augenbaues und der präzise geführten Bisse an, daß die Larven nicht nur ihre Beutetiere als Ganzes, sondern auch deren Tentakel sehen können. Daß die Larven in der Regel bei Nacht auf Nahrungssuche gehen, spricht dagegen. Da die Ergebnisse von I. eine gleichzeitige optische Perzeption nicht ausschließen, wurden folgende Versuche durchgeführt:

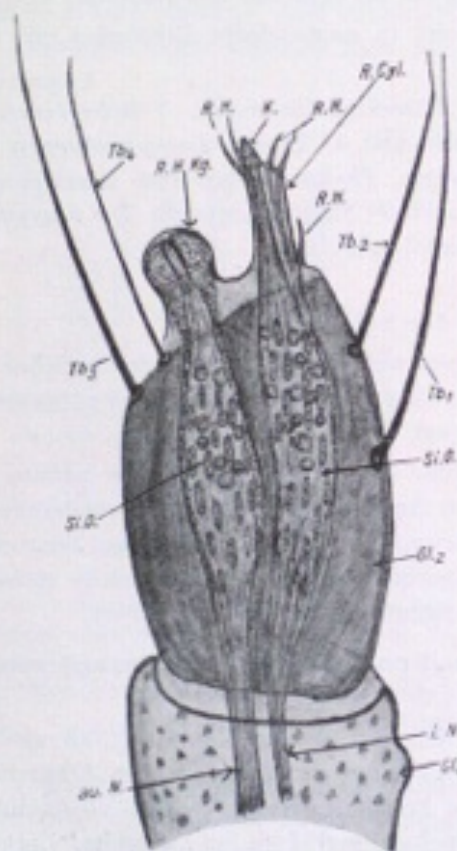
1. Blinde, hungrige Larven (Augen mit einem Ruß-Shellack-Überzug) wurden auf eine Schneckenschleimspur gesetzt.

Das Ergebnis entsprach den Beobachtungen, die im Kap. C III 2b wiedergegeben sind. Das Beutefangverhalten (Auffinden der Schnecke, des Schnecken-vorderendes, Angriff, eventuell Gehäuse besteigen, Kontrolle des Vorderendes, Schnecke wegschleppen und Nahrungsaufnahme) verlief wie bei „sehenden“ Larven.

2. Fühler- und Kopfamputation der Schnecke:

a) Beide Fühlerpaare der Schnecke (Nacktschnecken und Gehäuseschnecken) wurden nacheinander abgeschnitten, das Vorderende wurde beim Angriff dennoch gefunden (Abb. 48).

b) Der Kopf wurde abgeschnitten (nur bei Nacktschnecken durchführbar, da Gehäuseschnecken sich in die Schale zurückziehen und nicht mehr hervorkommen); Ergebnis wie bei 2a).

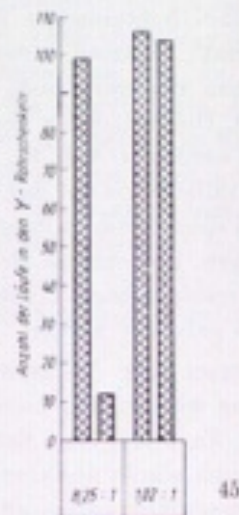


46

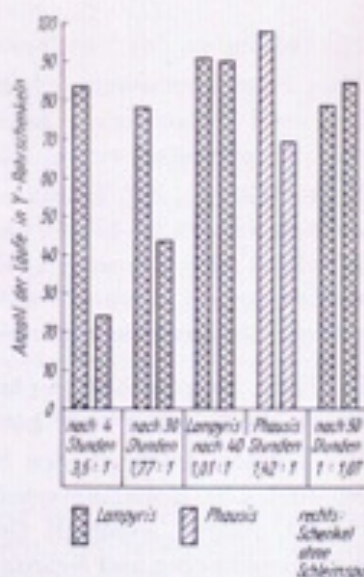
Abb. 45. Verfolgen der Schneckenschleimspur (*Lamproyris*). I Antennenamputierte, II Maxillartasteramputierte Larven. Links: Werte für den Schenkel mit der Schleimspur.

Abb. 46. Sinnesorgane der Antennen bei *Lamproyris*-Larven (nach VOGEL [128]). Das zweite oder Endglied der Antenne mit den beiden „Aftergliedern“, dem Riechzylinder und der Riechhalbkugel. Nach einem Totalpräparat gezeichnet. *au.N.*, äußerer Ast des Antennennerven; *Gl.1*, 2, Glieder der Antenne; *i.N.*, innerer Ast des Antennennerven; *K.*, Kegel; *R.Cyl.*, Riechzylinder; *R.H.*, Riechhärcchen; *R.Hkg.*, Riechhalbkugel; *Si.O.*, Sinnesorgan; *Tb.1-4*, die vier großen Tastborsten des Endgliedes. ZEISS Oc. 3, Obj. C. Z.-App.

Abb. 47. Dauer der Wirksamkeit der Schneckenschleimspur.



45



47

3. Schneckenkörperkombinationen:

a) An das Hinterende einer Nacktschnecke wurde ein Vorderende (= Teil bis zum Schildchen) angenäht, das die Schnecke nachzog. Die Einbisse erfolgen hinten und vorne (Abb. 49).

b) Der Kopf einer Nacktschnecke wurde mit einem Hinterende (= Teil hinter dem Schild) verbunden. Einbisse erfolgen nicht an den Enden (Schwanzspitzen), sondern am Kopfteil in der Mitte der Schneckenkombination (Abb. 50).

4. Halbatrappen:

a) Ein Nacktschnecken-vorderende wurde mit einem das Hinterende imitierenden Hollundermarkstückchen kombiniert, das mit Vorderendenschleim bestrichen war (Hollundermark wurde für die folgenden Attrappen verwendet, da es gegenüber Plastilin und dergleichen leichter ist, an der Verbindung mit der Schnecke nicht ausriß, von der verletzten Schnecke aber dennoch transportiert werden konnte. Außerdem ist es geruch- und geschmacklos und Schneckenschleim haftet besser). Reaktion wie bei 3a).

b) Ein Hollundermark-vorderende mit Vorderendenschleim an einem Schnecken-hinterende: Reaktion wie beim Angriff auf eine normale Nacktschnecke — Bisse in das künstliche Vorderende (Abb. 51).

c) Ein mit Hinterendenschleim bestrichenes Hollundermark-hinterende am echten Schnecken-vorderende bekam keine Bisse. Die Larven tasteten an ihm entlang bis zum Vorderende.

d) Schleimfreie Hollundermarkstückchen am Schnecken-vorderende wurden nicht beachtet.



48

Abb. 48. Auffinden des Gehäuseschnecken-vorderendes bei amputiertem Schneckenfühler- und -tasterpaar.



49

Abb. 49. Auffinden des Nacktschnecken-vorderendes: *Lamproyris*-Larven an einer Kombination: Schnecken-vorderende an das -hinterende einer anderen Schnecke.

31*



50

Abb. 50. Auffinden des Nacktschnecken Vorderendes: Kombination Schnecken Hinterende + Vorderende einer anderen Schnecke.



51

Abb. 51. Auffinden des Nacktschnecken Vorderendes: Kombination Hollundermark Vorderende und Schnecken Hinterende; Hollundermarkstückchen mit Vorderendenschleim beschmiert.

5. Vollattrappen:

a) Eine grob einer Nacktschnecke nachgebildete Hollundermarkattrappe wurde unter Anwendung der unter II 3—4 gewonnenen Ergebnisse an einem Ende (stumpfes Ende) mit Vorderendenschleim, am zugespitzten Ende mit Hinterendenschleim beschmiert. Die Larven bissen in das stumpfe Ende (Abb. 52a) und schlepten sogar diese Attrappe weg.

b) Da die obigen Versuche (II 2b—4c) nur mit Nacktschnecken durchführbar waren (s. Anm. 2b), wurde die gleiche Attrappe mit entsprechender Verteilung von Gehäuseschnecken Schleim getestet, und zwar mit gleichem Ergebnis.

Da die *Phauisis*-Larven auf geringe Störungen mit lange andauernder Akinese reagieren, wurden mit ihnen nur die Versuche 5a und b aus der II-Serie gemacht.



52a



52b

Abb. 52. Verhalten an der Hollundermarkattrappe [(a) *Lampyris*, (b) *Phauisis*]: links von der dunklen Linie Schnecken Vorderendenschleim, rechts (zugespitztes Ende) Hinterendenschleim.

Diese Kontrolle bestätigte jedoch auch für *Phauisis* die gleiche Fähigkeit, Vorderende und Hinterende der Schnecke durch die Beschaffenheit des Schleimes wahrzunehmen (Abb. 52b).

III. Gehäusebesteigen und Reiten

1. Über dem Schild einer Nacktschnecke wird ein leeres Schneckenhaus montiert. Nach dem ersten Biß besteigt die Larve nur dann das Schneckenhaus, wenn die Nacktschnecke (oder wenigstens ihr Vorderende) bei der darauffolgenden Längskontraktion ganz unter dem Gehäuse verschwindet.

2. Tütenförmig spitze Papierhäuser oder flach aufliegende Papierstückchen werden wie bei Gehäuseschnecken bestiegen, wenn diese groß genug und an den Seiten herabgezogen sind (Abb. 53). Unter beiden Bedingungen (1 und 2) „reitet“ die Larve auf der flüchtenden Schnecke und führt den Angriff von dieser Warte aus fort. Die Larve orientiert sich auch in diesen Fällen immer nach dem Vorderende der Schnecke.



Abb. 53. Besteigen eines auf einer Nacktschnecke montierten Papier-„Gehäuses“.

3. Zu kleine Gehäuse oder Papierstückchen werden entweder überhaupt nicht bestiegen, oder die Larve hält sich nur mit den Beinen dort fest, während sie sich mit dem Pygopodium am Boden fixiert.

Bei Nacktschnecken ist ja insofern eine andere Situation gegeben, als sie nach den durch den ersten Biß verursachten Abwehrbewegungen sofort zu flüchten versuchen, worauf die Larven sofort mit Verfolgung oder einem weiteren Biß antworten. Verdeckt man den Schneckenkörper nach dem ersten Biß auf der der Larve zugekehrten Seite, so wird diese Abdeckung sofort bestiegen.

4. Eine stark überschleimte Abdeckung (Gehäuse, Papier und dergleichen) wird selten bestiegen.

IV. Aufsuchen eines Unterschlupfes vor der Nahrungsaufnahme

1a) Hindernisfreies, fast planes Gelände (Sandboden).

Die Larven laufen oft stundenlang mit ihrer gelähmten oder toten Beute umher, verlassen ihre Beute, suchen in jeder Bodenebene lange umher und legen dabei mehrere Meter Wegstrecke zurück bis sie endlich mit der Nahrungsaufnahme beginnen.

b) Dichter Rasen.

Die Larve schleppt ihre Beute überhaupt nicht oder nur eine kleine Strecke bis in dichtesten Bewuchs. Sehr bald beginnt sie mit der Nahrungsaufnahme.

2a) Die Larven von 1a) nehmen Blätter, Moos, Papierfetzen und dergleichen sofort als Unterschlupf an und beginnen mit der Nahrungsaufnahme.

b) Legt man einer Larve, die gerade für einen Augenblick ihr weggeschlepptes Opfer verlassen hat und mit typisch suchenden Bewegungen umhergeht, eine Unterschlupfmöglichkeit in den Weg, so kriecht sie darunter, hält sich längere Zeit darunter auf, erscheint wieder, verschwindet wieder darunter usw. bis sie zur Beute zurückkehrt, diese in der Regel unter den Unterschlupf bringt, wenn der Weg zwischen Beute und Unterschlupf nicht weiter als 5—10 cm ist. In anderen Fällen verfehlt sie oft die vorher so eingehend „untersuchte“ Schutzmöglichkeit (vgl. dazu Kap. E I 7, Thigmotaxis).

3. Finden der Beute nach dem Weglaufen.

a) Die Larve trifft im Verlauf der konzentrischen Exkurse normalerweise immer wieder auf die Schleppspur, die dann verfolgt wird. Das Auftreffen auf die Schleppspur ist oft von Aufleuchten begleitet.

b) Nimmt man die Beute während des Exkurses der Larve weg, so kommt sie (nach 3a) auf die Stelle zurück, an der die Beute lag. Unter auffällig fahrig schnellen Suchbewegungen (horizontale und vertikale Bewegungen des Vorderkörpers) geht sie entweder die Schleppspur hin und her oder sucht lange in weitem Umkreis umher.

V. Eingriffe in den normalen Ablauf des Beutefangverhaltens

1. Wird die gerade gelähmte Schnecke weggenommen, so verhält sich die in ihren Bewegungen vorher so vorsichtige Larve wie bei IV 3b).

2. Wird dieser Larve (von V 1) eine frische lebende Schnecke vorgesetzt, so wiederholt sie den ganzen Angriff, jedoch ohne sie auch nach stundenlangem Verfolgen und Dutzenden von Bissen bewältigen zu können (s. folgendes Kap. 2c d).

3. Bringt man lebende Schnecken zu einer Larve mit gerade gelähmter Beute, so verläßt sie ihre Beute nicht und greift die lebenden Schnecken nicht an, selbst wenn diese über den Kopf oder unter den Mandibeln der Larve vorbeikriechen. Ebenso greift eine Larve während ihrer Exkurse keine lebende Schnecke an, sondern kehrt zur gelähmten zurück.

4. Wird eine hungrige Larve zu einer schon gelähmten Schnecke oder an ein frisch abgeschnittenes Schneckenstück gesetzt, so beginnt sie — ohne die beim Beutefang vorhergehenden Aktionen (Verfolgen, Angriff usw.) — die Beute wegzuschleppen oder sofort zu verzehren (je nach Bedingungen IV, a, b).

5. Treffen hungrige Larven auf eine Larve, die ihre Beute wegschleppt, so packen sie sofort zu, um ihrerseits ebenfalls die Beute wegzuziehen. Sie zerrn nach

allen Richtungen oder die Mehrzahl oder die stärkere Larve „übernimmt“ die Führung, alle übrigen, festgebissen, gegen ihren Willen hinter sich herschleppend.

6. Künstlich an der Beute hervorgerufene Bewegungen erregen sofort die Aufmerksamkeit der sonst vorsichtig abwartenden („lauernden“) Larven; sie beginnen anzugreifen.

Die Ergebnisse der Beobachtungen und Experimente zeigen, daß das Beutefangverhalten aus einer Reihe von aufeinanderfolgenden typischen Aktionen besteht, die immer auf einen bestimmten Schlüsselreiz hin erfolgen:

1. Auftreffen auf die Schneckenschleimspur → Verfolgung.
2. Auffinden der Schnecke → Überholen bis zum Vorderende (markiert durch verschiedenartigen Schleim).
3. Betastern des Vorderendes der Schnecke → Angriff (erster Biß).
4. Abwehrmaßnahmen der Schnecke (bzw. Zurückziehen in das Gehäuse) → Schutz- und Lauerstellung der Larve.
5. Nach unbestimmter Zeit (Reizursache?) → Tasterkontrolle am Beutetier (und anschließendes Besteigen des Hauses bei Gehäuseschnecken).
6. Flucht (Fortbewegung) der Schnecke → Wiederholung von 2. bzw. 3. bis 5. bis zur Bewegungslosigkeit der Schnecke.
7. Bewegungslosigkeit (Lähmung, Tötung) der Schnecke → Wegschleppen der Beute.
8. Auffinden eines Unterschlupfes (Befriedigung der positiven Thigmotaxis) → Transportstopp und Nahrungsaufnahme.

Diese Reiz-Reaktionskette des Beutefanges ist nicht starr, sondern verschiedene Zwischenhandlungen können ohne weiteres wiederholt (V 2) oder übersprungen werden (V 4, 5). Die gerade zu wählende Handlungsweise richtet sich plastisch nach der gegebenen Reiz-Reaktion-Situation zwischen Beute und Larve.

Die chemischen Sinne (Geruchs- und Geschmackssinn) und der Tastsinn dürften im Beutefangverhalten die ausschlaggebende Rolle spielen. Der Geruchssinn wirkt jedoch nicht als Fernsinn. Gesichts- oder Formensinn kommt nicht in Betracht.

Das Beutefangverhalten unterscheidet sich grundsätzlich von den Praktiken anderer bekannter Schneckenspezialisten unter den Käfern oder Käferlarven. Bei ihnen wird das Gehäuse entweder aufgebrochen und die Schnecke durch rein mechanische Gewalt überwältigt (manche Carabiden), oder die Angreifer dringen ungeachtet der Schleimmassen, die die sich in das Gehäuse zurückziehende Schnecke nach dem ersten Biß ausstößt, durch die Gehäuseöffnung zum Weichkörper der Schnecke vor, die sie bei lebendigem Leibe auffressen (*Drilus*¹⁾ und *Silphiden*-Larven).

1) Nach eigenen Beobachtungen.

c) Nahrungsaufnahme

Um die Vorgänge während der Nahrungsaufnahme verstehen zu können, ist es notwendig, zuvor einige Bemerkungen über allgemeine und besondere morphologische und physiologische Verhältnisse bei den Larven vorzuschicken (α und β).

α) Morphologische Anpassungen an den Nahrungserwerb (insbesondere der Mundwerkzeuge und des Darmtraktes).

Die bei Schneckenfeinden unter den Insekten häufig auftretende Cychrisation (Zuspitzung und Verlängerung des Vorderkörpers und des Kopfes, Verlängerung der Mandibel) ist bei *Phausis* und *Lampyris* nicht stark ausgeprägt. Sie beschränkt sich lediglich auf die Ausbildung eines kleinen, schmalen Kopfes (bei 2,5 cm großen *Lampyris* 1,35 × 1,1 mm, bei 0,85 cm großen *Phausis* 0,9 × 0,55 mm); im übrigen ist der gesamte Körper abgeflacht und schlank (*Lampyris* bei obengenannter Größe bis etwa 6 mm, *Phausis* bis 4 mm breit). Die *Lampyris*- und *Phausis*-Larven weisen andere Anpassungen an ihre Schneckennahrung auf. So gestattet ihnen die Verbindungshaut zwischen Prothorax und Kopf ein weites Vorstrecken, aber auch völliges Zurückziehen des Kopfes in den Prothorax, die langen, die Einzelglieder verbindenden Häute ermöglichen das teleskopartige Ein- und Ausstülpen der Antennen und Taster. Prognathe Stellung der Mundwerkzeuge, starke Behaarung und Behorftung des ganzen Tieres, besondere Haaranordnungen an den Stigmen, die Anwendung des Pygopodiums als Reinigungsapparat sind weitere solche Anpassungs-



Abb. 54. Kopf und Mundwerkzeuge einer *Lampyris*-Larve. Kopfanhänge von außen nach innen: Antennen, Mandibeln (und Kanäle), Maxillartaster + Lobus externus der 1. Maxille, Labialtaster.

 β) Extraintestinale Verdauung, Allgemeines.

Unter den Coleopteren werden als Vertreter mit extraintestinaler Verdauung vor allem die Larven und Imagines der Dytisciden und vieler Carabiden und die Larven von *Hydrous* und *Hydrophilus* und die Lampyridenlarven genannt.

erscheinungen. Im Vergleich zu den nahen Verwandten (Canthariden) sind insbesondere die Mundwerkzeuge stark spezialisiert (Abb. 54). Sie zeigen Konvergenzerscheinungen zu denen der Dytisciden, wie aus den Darstellungen HADDONS und VOGELS für *Lampyris* und denen von HÖLLRIGL für *Phausis* hervorgeht.

Der Darmtrakt (VOGEL [129]) ist außer dem Pharynx und dem muskulösen Proventikel, nicht besonders umgestaltet. Nur die beiden genannten Abschnitte sind als Druck- oder Saugpumpe geeignet.

Nach FABRE [40] und VOGEL [127, 129, 131] findet bei *Lampyris noctiluca* extraintestinale Verdauung statt. Nach FABRE wird die ganze Schnecke nach 1- bis 2-tägiger Einwirkung von Mitteldarmsekret in einen bräunlichen „Bouillon“ verwandelt, der beim Umkehren des Gehäuses ausläuft. Nach VOGEL löst ein bräunlicher Darmsaft das Schneckengewebe vollständig in einen dicken Nahrungsbrei auf, in dem er (nach Eosinfärbung) selbst schon im Vorderdarm nie Zellkerne oder Gewebefragmente fand ([127] S. 519, [128] S. 422). Die Aufnahme des verflüssigten Nahrungsbreies soll teils durch die Mandibelkanäle, teils durch die Mundöffnung erfolgen. Die schräg nach median vorne gerichtete Haaranordnung der Lacinien und Mandibelbasen wird als Seihapparat aufgefaßt, der feste Nahrungsteile zurückhalten soll. In Anlehnung an die morphologischen Ergebnisse von VOGEL gibt HESS [58] für die amerikanische Lampyride *Pyropyga fenestralis* ebenfalls größtenteils extraintestinale Verdauung an, er beobachtete jedoch, daß Nahrungsportionen direkt in den Mund aufgenommen wurden. HADDON [51] und NEWPORT [95], die sich ebenfalls mit der Nahrungsaufnahme bei *Lampyris* befaßt haben, geben nichts über die eigentliche Aufnahme der Nahrung an; HADDON postuliert allerdings wegen der Härchenanordnung eine Seihwirkung während der Nahrungsaufnahme, die es gestatte, nur flüssige Nahrung aufzunehmen.

FABRE, HESS, NEWPORT und VOGEL geben an, daß die Angriffsbisse Giftwirkung haben. Aber erst VOGEL weist an Hand seiner morphologischen Untersuchungen (Fehlen von Gift- oder Speicheldrüsen) auf Zusammenhänge mit der extraintestinalen Verdauung hin, indem das ausgeschiedene Mitteldarmsekret gleichzeitig toxisch über die Ganglien besonders auf den Bewegungsapparat der Schnecke wirken solle. Über die Wirkung des Giftes auf die Schnecken gibt es aber keine genaueren Angaben. Die Schnecke soll zunächst gelähmt werden und daraufhin eingehen (NEWPORT, VOGEL) oder sich nach der Lähmung wieder erholen (FABRE). HADDON bestreitet jede lähmende Wirkung auf die Schnecke beim Biß der Larve.

 γ) Vorgang der Nahrungsaufnahme bei *Lampyris* und *Phausis*.

Angaben über die Nahrungsaufnahme bei *Phausis* fehlen; für *Lampyris* sind sie recht spärlich und unvollständig (VOGEL [129]), weil die Larven bei Störungen den Kopf mit den in das Beutefleisch eingeschlagenen Mandibeln in den Prothorax zurückziehen können und so weiterzufressen scheinen. Bei den von den genannten Autoren meist verfütterten Gehäuseschnecken ist der Freißvorgang sowieso nicht zu beobachten. Ich beobachtete die Nahrungsaufnahme vor allem an Nacktschnecken oder Schneckenstückchen. Um aber auch den Freißvorgang in Gehäuseschnecken sehen zu können, wurden zartschalige Schnecken (*Succinea*, *Lymnaea*, junge *Cepaea hortensis*) verwendet, deren Schalen leicht angebrochen wurden, und zwar so, daß die Bruchstücke an Ort und Stelle blieben und erst zur Beobachtung (bei 15- bis 20facher Binokularvergrößerung) weggenommen werden konnten.

Der Vorgang der Nahrungsaufnahme ist bei beiden Larvenarten und für Gehäuse- und Nacktschnecken gleich. Der während des Angriffs ausgeschiedene Schleim der Schnecke wird nicht gemieden (NEWPORT), sondern zuerst aufgenommen, bevor die Larve an das Schneckenfleisch gelangt. Am Kauakt beteiligen sich die Mandibeln und die büstenförmig beborsteten Lacinien. Die mechanische Zerkleinerung der Beute erfolgt (deutlich sichtbar) durch die viele Stunden, ja tagelang taktmäßig einschlagenden Mandibeln (etwa 60—100mal pro min, bei 15—20° C). Die Mandibeln überscheren sich bei dieser Tätigkeit derart, daß die eine die andere alternierend unten respektive oben überkreuzt. Durch diese Tätigkeit wird das Fleisch deutlich sichtbar zerschnitten und, mehr oder weniger gut zerkaut und zerkleinert, sofort in den Mundraum geschoben. Den Transport übernehmen vor allem die Lacinien, deren Borsten in Nahrungsaufnahmestellung schräg nach median vorne, in Ruhestellung nach median gerichtet sind. Die Lacinien bewegen sich laterad, ihre laterale Seite hebt sich dann nach oben, und so schieben sie wie Schaufeln von rechts und links gleichzeitig die zerkaute Nahrung gegen den Mundraum, indem sie sich in der beschriebenen Schaufelstellung mediad bewegen. Dieses Einschieben der Nahrung wird zweifellos durch die Borstenanordnung an den Lacinien (s. oben) wirkungsvoll unterstützt; denn die Beborstung eignet sich durch ihre Widerstand bietende Oberfläche besser zum Transport schleimiger Nahrungsportionen als glatte Chitinoberflächen. Neben den Lacinien helfen auch die inneren Mandibelzähne (die nur bei *Lampyrus* vorkommen) nicht nur bei der Zerkleinerung, sondern auch beim Einschieben der Nahrungspartikel mit. Sie vervollständigen die Schaufelwirkung der Lacinien. Die Stellung der Mandibelbasen während der Kaubewegung und deren Behaarung, die Behaarung der unteren Mandibellinnenkante, sowie der Saugmechanismus des Pharynx dürften den Nahrungstransport in den Darmtrakt unterstützen.

Gegen eine Nahrungsaufnahme durch die Mandibelkanäle, wie sie nach FABRE und NEWPORT ausschließlich und nach HADDON, HESS und VOGEL neben der normalen Nahrungsaufnahme durch den Mund erfolgen soll, spricht die bloße Beobachtung, daß bis larvenkopfgroße Schneckenteile in den Mundraum gestopft werden, und daß sich ganze Schneckenradulae im Mitteldarm befinden, die 3mal breiter und vielfach größer sind als der Durchmesser der Mandibelkanäle, und daß sich deren feine Öffnungen an einer für eine Nahrungsaufnahme ungünstigen Stelle auf der Außenseite der Mandibel befinden (die Innenseite wäre unter Berücksichtigung der Mandibelbewegung besser geeignet).

Während der Mandibeltätigkeit gibt die Larve bei geöffneten (!) Mandibeln nach je einigen Sekunden ein wäßrig hyalines Sekret ab, das nicht aus den Mandibelkanälen, sondern aus dem Mundraum zu kommen scheint.

Während der 1- bis mehrtägigen Nahrungsaufnahme wird die Schnecke völlig auf- bzw. ausgefressen, so daß nur noch die Schalen (bei Gehäuseschnecken und *Limax*-Arten) übrigbleiben. Gelegentlich bleiben auch Teile des Darmtraktes zu-

rück, die durch ihren grünlichen Inhalt auf gerade aufgenommene Vegetabilien schließen lassen (Indiz gegen Herbivorie). Nach dem säuberlichen Putzen im Anschluß an die Schneckenmahlzeit verbringt die manchmal bis zur Bewegungslosigkeit vollgefressene Larve mehrere Tage in völliger Inaktivität (vgl. Aktogramm, Abb. 36a (I), c—d).

δ) Experimente zur Frage der extraintestinalen Verdauung und zur Giftwirkung auf Beutetiere.

I. Zur Frage der extraintestinalen Verdauung.

Die sofortige Aufnahme der zerkleinerten Nahrung ermöglichte folgende Kontrollen bei beiden Larvenarten:

1. Gerade fressenden Larven wurde der Kopf abgeschnitten und die im Mundraum befindlichen Nahrungsteile histologisch untersucht. Ergebnis: Die Zellen des Schneckenfleisches zeigten keine Anzeichen von Verdauung und befanden sich fast noch alle im Gewebeverband.

2. Nach 50stündiger ununterbrochener Nahrungsaufnahme hungriger Larven (so daß der ganze Darmtrakt gefüllt war) wurde der Inhalt verschiedener Darmabschnitte histologisch untersucht. Ich schnürte verschiedene Teile des Mittel- und Hinterdarmes ab und konnte so deren Inhalt getrennt untersuchen. Es ergab sich folgendes:

a) Pharynx, Ösophag und Proventrikel sind meist frei von Nahrungsteilen. Die Nahrung wird vermutlich schnellstens durch die zu beobachtenden peristaltischen Bewegungen des Ösophag und durch die Saugbewegungen von Pharynx und Proventrikel in den stark dehnungsfähigen Mitteldarm befördert.

b) Vorderer und mittlerer Mitteldarm (Abb. 55a, b): Gewebefetzen und isolierte Zellen.

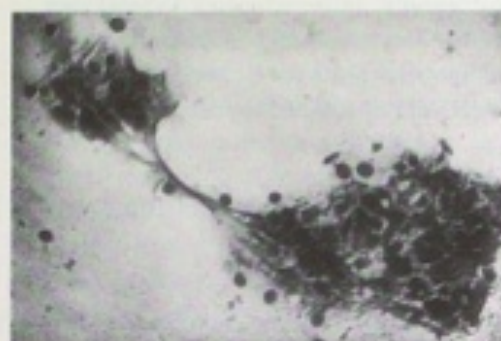
c) Hinterer Mitteldarm und vorderer Hinterdarm (Abb. 56): Isolierte Zellen und vom Cytoplasma völlig befreite Zellkerne, Zunahme feingranulierten, völlig verdauten Inhalts.

d) Mittlerer und hinterer Hinterdarm (Abb. 57): Homogen feingranulierter, völlig verdauter Inhalt.

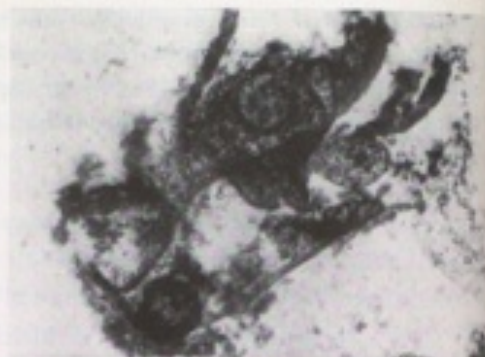
3. Der Mitteldarm besitzt eine peritrophische Membran, die bei extraintestinal verdauenden Insekten fehlen soll (WENIG [134]).

II. Zur Frage der Giftwirkung auf Beutetiere.

Beim Angriff der Larven auf Gehäuseschnecken zieht sich die Schnecke bei jedem Biß ins Gehäuse zurück, und die weiteren Vorgänge bleiben verborgen. Daß der Fuß der Schnecke nach einem oder mehreren Bissen und nach starken mechanischen Reizen nicht mehr ganz in das Gehäuse eingezogen wird, und daß die Larve

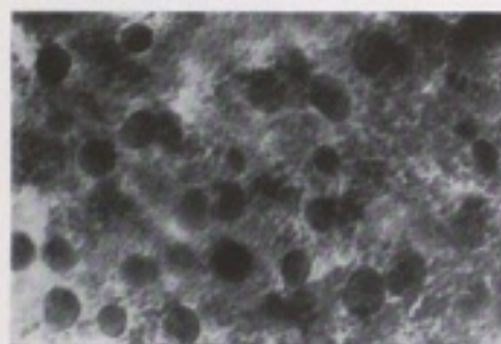


55a



55b

Abb. 55. Gewebefetzen einer *Cepaea* im vorderen und mittleren Mitteldarm einer *Lampyris* (a) und *Phausis*-Larve (b).



56



57

Abb. 56. Zellkerne im hinteren Mittel- und vorderen Hinterdarm, deren Cytoplasma bereits verdaut ist. Zunahme feingranulierten, völlig verdauten Nahrungsbreies.

Abb. 57. Homogen feingranulierter, völlig verdauter Inhalt des mittleren bis hinteren Hinterdarmes.

etwa zu dieser Zeit den Angriff beendet, läßt vermuten, daß die Schnecke lebensgefährlich geschädigt ist.

Bei Nacktschnecken nimmt man äußerlich lediglich eine progressiv abnehmende Bewegungsfähigkeit der zuvor sich heftig wehrenden Tiere bis zur völligen Bewegungslosigkeit wahr. Während des Angriffes lassen sich neben den Körperbewegungen nur noch die Herzbewegungen gut beobachten. Sie sind an durchsichtigen Gehäusen ohne weiteres zu sehen, gelegentliche vorsichtige Fensterung des Gehäuses über dem Herzen stört die Herztätigkeit nicht.

1. Herzbewegungen der Schnecke während des Angriffes. Die anfangs leicht erhöhte Herzfrequenz einer gefensternten *Cepaea hortensis* bleibt nach wenigen

Minuten konstant. Erst danach beginnen die Versuche. Die normale Herzfrequenz der kriechenden *Cepaea* schwankt zwischen 60—75 Schlägen pro Minute, die einer mit Schleimhäutchen verschlossenen ruhenden Schnecke zwischen 30—60/min bei Zimmertemperatur.

Ein Beispiel für den Verlauf der Herzfrequenz während der Angriffe zeigt Abb. 58. Der zeitliche Ablauf (Abszisse) kann natürlich nicht in Einheiten festgelegt werden, da die Folge der Bisse zeitlich und quantitativ inkonstant ist. Da die physiologischen Voraussetzungen (Giftvorrat), sowie das Größenverhältnis Larve : Schnecke variieren, können Einzelergebnisse kein allgemeines Bild geben. Ich beschränke mich auf eine zusammenfassende Besprechung allgemeiner charakteristischer Erscheinungen.

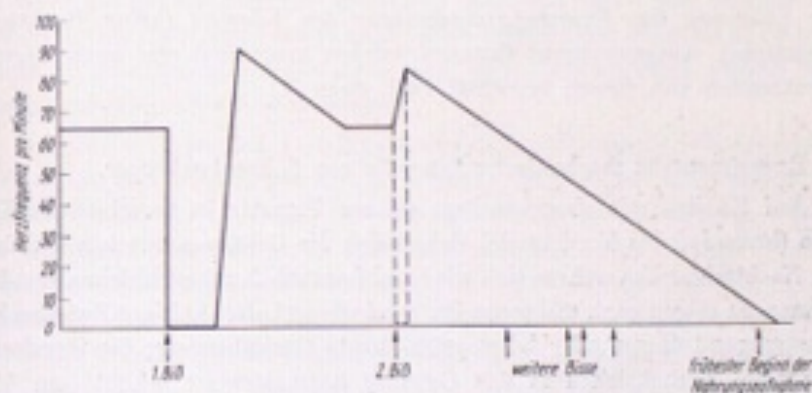


Abb. 58. Beispiel für den Verlauf der Herzfrequenz einer Schnecke (*Cepaea hortensis*) während des Angriffes einer Larve. Erläuterung im Text.

Die Herzfrequenzkurve verläuft bei allen Versuchen gleich: Ausfall des Herzschlages nach dem ersten (und gelegentlich nach dem zweiten) Biß, darauf folgender schneller Anstieg und während weiterer Bisse, nach denen der Herzschlag nicht mehr stockt, allmähliches Abfallen bis zum endgültigen Stillstand. Im einzelnen ereignen sich allerdings weitere in der Abbildung nicht dargestellte Veränderungen der Herzbewegungen. Bei einer etwa um $\frac{1}{2}$ des normalen Pulses herabgesetzten Herzfrequenz setzen die ersten Störungen ein. Die Amplitude ist verringert, der Herzschlag wird immer unregelmäßiger, gelegentlich krampfartig, das Atrium stellt seine Tätigkeit ein und wird passiv durch die peristaltisch pendelnden Herzkammerbewegungen mitbewegt. Manchmal tritt in der Folge die umgekehrte Erscheinung ein, die Herzkammer steht still und der Vorhof bewegt sich. Die peristaltischen Kontraktions- und Dilatationsphasen laufen innerhalb des Pericards in stetem Wechsel von hinten nach vorn und zurück. Bei niederen Frequenzen etwa unter 20/min folgt einer Dilatation eine krampfartige heftige Kontraktion, danach Herzstillstand, der eine variable

Zeit anhalten kann. Hört schließlich die Bewegung beider Herzteile ganz auf, so bleibt für eine gewisse Zeit noch eine Pendelbewegung innerhalb des Pericards, ohne Amplitude.

Zur Diagnose und Kontrolle eventuelle Schädigungen wurden bei den folgenden Versuchsserien stets die Symptome der Herzbewegungen mit herangezogen.

Die beschriebenen Erscheinungen treten z. B. bei *Cepaea hortensis* mit 6 mm Gehäusedurchmesser nach dem 1. Biß einer hungrigen erwachsenen Larve ein. Die sofort isolierte Schnecke stirbt innerhalb eines Tages (kein Herzschlag mehr, sie läßt sich ohne Widerstand leicht aus dem Gehäuse ziehen). Schnecken mit 15—20 mm Gehäusedurchmesser sind meist nach 4—6 Bissen einer hungrigen, erwachsenen Larve nicht mehr lebensfähig. In diesen Fällen persistiert der Herzschlag noch nach völliger Lähmung der Bewegungsmuskulatur des Körpers (keine Reaktion auf Nadeleinstiche). Ausgewachsene *Cepaeen* werden manchmal erst nach Tagen und nach Dutzenden von Bissen bewältigt (vgl. dazu 3.).

2. Experimentelle mechanische Eingriffe am Schneckenkörper.

a) Auf Kneifen mit einer starken, spitzen Pinzette in verschiedene Körperregionen (besonders ins Vorderende) ziehen sich die Gehäuseschnecken ins Gehäuse zurück, Nacktschnecken wehren sich wie beim Larvenbiß unter Schleimabsonderung. Die Schnecken zeigen nach mehreren Dutzend wiederholter heftiger Zwicken keinerlei Bewegungsstörungen oder lebensgefährdende Beeinflussung; die Herzfrequenz, die sich beim Zurückziehen in das Gehäuse normalerweise erhöht (um $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$) normalisiert sich nach einigen Sekunden, höchstens Minuten.

b) Schnecken (*Cepaea*) wurden in dorsoventraler Richtung mit einer 1 mm starken Nadel völlig durchstoßen. Die Stiche wurden an einer Schnecke nacheinander in folgende Körperregionen ausgeführt (ein typisches Beispiel):

Normale Herzfrequenz bei sich bewegendem Tier: 70—76/min, 18° C.

1. Stich durch das Fußende: 79/min, zieht sich nicht völlig ins Gehäuse zurück, geht normal weiter.

2. Stich durch die Fußmitte, zum Teil durch die Eingeweide: 68/min, völliges Zurückziehen ins Gehäuse, verschließt es mit Schleimhäutchen.

3. Stich durch die Augententakelbasis (horizontal): 85/min, sofortiges Zurückziehen ins Gehäuse, kommt nach wenigen Minuten wieder hervor.

4. Stich hinter den Fühlern (Nähe Cerebralganglion): 72/min, sofortiges Zurückziehen ins Gehäuse.

Derartig mißhandelte Schnecken leben wochenlang weiter mit normaler Herzfrequenz, normaler Bewegungsfähigkeit und bilden ein Schleimhäutchen am Schneckeneingang (was eine durch den Larvenangriff geschädigte Schnecke nie tut).

c) Dicht hinter dem Schild abgeschnittene Vorderenden (von *Limax agrestis*) bewegen sich oft ohne Anzeichen einer Störung mit guter Koordination noch viele Stunden lang fort. Das ganglienlose Hinterende ist zu keiner Fortbewegung fähig.

Andere schwere Verletzungen (s. unten) werden ohne Schädigung des Bewegungsmechanismus stunden- bis tagelang überstanden.

Mechanische Reize und massive Verletzungen, die ungleich stärker als die mechanische Wirkung der Mandibelbisse sind, sind für die Schnecken ohne Einfluß auf die Fortbewegung und Herztätigkeit, ja sie stören meist ihre Lebenserscheinungen (außer bei 2c) überhaupt nicht.

3. Giftvorrat

a) Wird die gerade gelähmte (getötete) Schnecke durch eine lebende ersetzt, so ist es der Larve (*Lampyris*) selbst nach vielen Bissen (über 30) nicht mehr möglich, die Beute zu bewältigen. Herzfrequenz und Bewegungsfähigkeit bleiben normal; Störungen nur wie unter 2. beschrieben.

b) Der Giftvorrat ist nach 4—5 Bissen erschöpft. Selbst kleine Gehäuseschnecken, die mit einem Biß tödlich geschädigt werden, oder die auf Larvenbisse äußerst empfindlich reagierenden Nacktschnecken überstehen einen Stunden währenden Angriff ohne jede Schädigung: sie leben noch nach Wochen. — Daß erwachsene *Cepaeen* oft nicht lebensgefährlich geschädigt und überwältigt werden können, beruht vermutlich auf dem geringen Giftvorrat, vielleicht auch darauf, daß das Gift nicht bei jedem Biß tief genug in die dicke Haut alter Schnecken eingebracht werden kann.

c) Nach etwa 12—30 Stunden hat der Larvenbiß wieder Wirkung; der Giftvorrat scheint regeneriert (Test mit Larven von b).

4. Ort der Gifterzeugung.

Den Schnecken (für jeden Einzelversuch je 10 Nackt- und 10 Gehäuseschnecken verschiedener Arten und Größen) wurden Quetschmaterial und Extrakte aus verschiedenen Teilen hungriger *Lampyris*-Larven in das Vorderende injiziert. Extrakte wurden durch Zermörserung der entsprechenden Larventeile mit Aqua bidest. gewonnen. Kontrollinjektionen mit purem Aqua bidest. in das Schnecken Vorderende waren ohne Wirkung auf die Lebenserscheinungen der Schnecken; sie verhielten sich wie die nicht injizierten Kontrollschnecken. Die Versuche a—d wurden 3mal wiederholt.

a) Extrahiertes Quetschmaterial ganzer Larven: Nacktschnecken nach 2—6 Tagen tot, Gehäuseschnecken nach 9—17 Tagen (die erste Zahl der Zeitangabe gibt auch in den folgenden Angaben den Todeseintritt der 1. Schnecke an, die zweite Zahl den aller beim Versuch verwendeten Schnecken).

b) Mitteldarminhalt und Quetschmaterialauszug von Mitteldärmen: Nacktschnecken nach 2—6 Tagen tot, Gehäuseschnecken nach 6—12 Tagen.

c) Kopfextrakt: Nacktschnecken nach 2—7 Tagen tot, Gehäuseschnecken nach 4—10 Tagen.

d) Hämolymphe: Nacktschnecken nach 1—3 Tagen tot, Gehäuseschnecken nach 4—9 Tagen.

e) Mitteldarmsekret in andere Körperteile, z. B. Eingeweidesack, Fuß und in das Pericard injiziert, hatte keine Todesfolgen. Diese Versuche konnten wegen Larvenmangels nur ein Mal an einer *Cepaea hortensis* durchgeführt werden.

f) Bei Versuch b) und c) verwendete ich einen Regenwurm. Dieser war bei Anwendung von Mitteldarmsekret nach 2 Tagen tot, bei Kopfextrakt sofort!

Diese Versuche zeigen 1., daß alle aus den Larven gewonnenen Extrakte auf Schnecken giftig und letzten Endes tödlich wirken, 2. daß die Gifte aus den verschiedenen Körperteilen etwa gleich gut wirken, 3. daß die Nacktschnecken, wie auch beim natürlichen Beutefang, gegen Larvengift viel anfälliger sind als Gehäuseschnecken. — Etwaige Unterschiede der Giftwirkung der verschiedenen Extrakte kann man feststellen, wenn man die Symptome der Schnecken im einzelnen betrachtet. So wirkten die Extrakte vom Mitteldarm, Kopf, der Larve total und die Hämolymphe in dieser Reihenfolge zunehmend stark und schnell auf den Lokomotionsmechanismus der Nacktschnecken; bei Gehäuseschnecken wirkte nur Hämolymphe schon früh schädigend auf die Lokomotion, während die anderen Gifte in den ersten Tagen überhaupt keine äußerlich sichtbaren Schädigungen zu hinterlassen schienen. Bei diesen Versuchen muß berücksichtigt werden, daß die Konzentrationen der Extrakte herkunftsmäßig sehr uneinheitlich sein mußten; am wenigsten Substanz lieferte natürlich der winzige Kopf.

Das Vorkommen für die Schnecken giftiger Substanzen in so verschiedenen Teilen der Larve war nicht zu erwarten. Die Frage ist nun, welches Gift durch die Mandibelkanäle der Larve in die Schnecke injiziert wird, wie es mit den Mandibelkanälen in Verbindung steht und wo es gespeichert wird. Nach wie vor muß eine Speicherung eines kleinen Giftvorrates angenommen werden, da ja dieser Vorrat nachweislich schon nach wenigen Bissen mit nicht sichtbarer Flüssigkeitsausschüttung erschöpft ist. Das Mitteldarmsekret ist dafür am wenigsten verantwortlich zu machen, da es viele Stunden lang während der Nahrungsaufnahme ausgeschieden wird (s. dort) und weil es am wenigsten auf die Schnecken wirksam ist.

3. Diskussion

Über die biologische Bedeutung der Rhythmen und des Zeitsinnes im Leben der Tiere ist wenig bekannt; gelegentlich bringt man sie in Verbindung mit dem Nahrungserwerb (v. BUDDENBROCK [24], WELSH [139]). Die Aktivitätsverhältnisse der Lampyriden-Larven lassen eine derartige Deutung zu; denn sowohl der jährliche und tägliche

Aktivitätsrhythmus (FRÖMMING [42], JAECKEL [66], SZYMANSKI [124]) als auch der bevorzugte Lebensraum der meisten Schnecken fallen mit den entsprechenden Milieuanprüchen und Lebensgewohnheiten der Larven zusammen. Die Larven können nämlich keine während der Ruhephase mit einem zarten Schleimhäutchen verschlossene Gehäuseschnecke überwältigen. Ein bestimmter Freßrhythmus scheidet jedoch aus, da die Tiere monatelang hungern können. Daß optisch sich orientierende Tiere einen monophasischen und taktile, osmotische Tiere einen polyphasischen Tages-Aktivitätswechsel haben (SZYMANSKI), trifft bei meinen taktilen, osmotischen Larven nicht zu; denn sie haben einen eindeutig monophasischen Aktivitätszyklus. Das läßt sich dadurch erklären, daß nicht die täglichen mikroklimatischen Veränderungen der bodennahen Luftschicht, sondern neben endogenen Faktoren ausschließlich die täglich wechselnden Lichtverhältnisse den Aktivitätswechsel determinieren.

Der endonome Leuchtrhythmus der Larven ist nicht erklärbar. Sie leuchten weder zur Abwehr von Feinden, noch um Beute anzulocken.

Die ganze Art und Weise des Beutefangverhaltens, die morphologischen Anpassungen an die Schneckennahrung und die Tatsache, daß die Schnecken viel größere Verletzungen überleben können, sprechen dafür, daß die Larven beider Arten ihre Beute nicht rein mechanisch überwältigen, sondern sie vergiften. Das Gift muß schnell wirken; denn flüchtende Schnecken (besonders *Limax*-Arten) können den Larven, die nur langsam tastend die Schleimspur verfolgen, einfach davonlaufen. Daß die Larve ihren Angriff gerade auf das Vorderende der Schnecke konzentriert und nicht auf das beim Verfolgen der Schnecke zuerst erreichte Hinterende, ist wohl ein Hinweis darauf, daß das Gift auf das vorn zentralisierte Nervensystem der Schnecken wirken dürfte. Für eine Giftwirkung über das Zentralnervensystem spricht auch die lange nach der Lähmung der gesamten Körpermuskulatur fortdauernde Tätigkeit des Schneckenherzens, dessen relative Unabhängigkeit von den nervösen Zentralorganen bekannt ist (SKRAMLIK [118, 119], WILLEMS [141]). Die durch die Bisse hervorgerufene heftige Schleimabsonderung mag dazu beitragen, die Lokomotion zu unterbinden (BRONX [12]), da die Schnecke danach nicht mehr in der Lage ist, das Schleimband, auf dem sie kriechen muß, zu bilden. Die lokomotorischen Wellenbewegungen können nämlich noch fortgesetzt werden, ohne daß die Schnecke imstande ist, sich fortzubewegen (bei Nacktschnecken gut zu beobachten). Das könnte allerdings auch durch Koordinationsstörungen bedingt sein. Die Larvenbisse wirken nicht als „desensibilisierendes Anaesthetikum“, von dessen Wirkung sich die Schnecke wieder erholt (FABRE [40]), sondern sie sind tödlich. Die Annahme VOGELS [127, 129, 131], die toxische Wirkung ginge wie bei den extraintestinal verdauenden Käfern von ausgewürgtem Mitteldarmsekret aus, kann nicht zutreffen, denn der Giftvorrat ist nach ein paar Bissen mit kaum sichtbarer Flüssigkeitsausschüttung erschöpft, obwohl die Larven doch dann noch über 2 Tage lang

Mitteldarmsekret zur „extraintestinalen Verdauung“ zur Verfügung haben sollen! Nach VOGEL und auch nach eigenen Untersuchungen scheinen jedoch die Mandibelkanäle nur mit dem Mundraum (und damit natürlich auch mit dem Darmtrakt) in Verbindung zu stehen. Bei meinen Injektionsversuchen ist auffällig, daß der Extrakt des winzigen Kopfes tödliche Wirkungen hat, die im Vergleich zu den höheren Konzentrationen des reichlichen Mitteldarmextraktes ungleich stärker sind. Das läßt vermuten, daß im Kopf der Larven ein kleines, schnell erschöpftes, giftproduzierendes oder -konzentrierendes Gebilde liegt, das VOGEL selbst im vorderen Pharynxboden der Larve in Vierzahl gefunden haben dürfte. Er deutet es allerdings als Geschmacksorgan. Die von ihm als beutelförmige Zellkomplexe mit stark vakuolisiertem (!) Inhalt dargestellten Gebilde erinnern jedoch wegen ihrer Drüsennatur wenig an Sinneszellen (VOGEL [129], S. 395, Abb. 59).

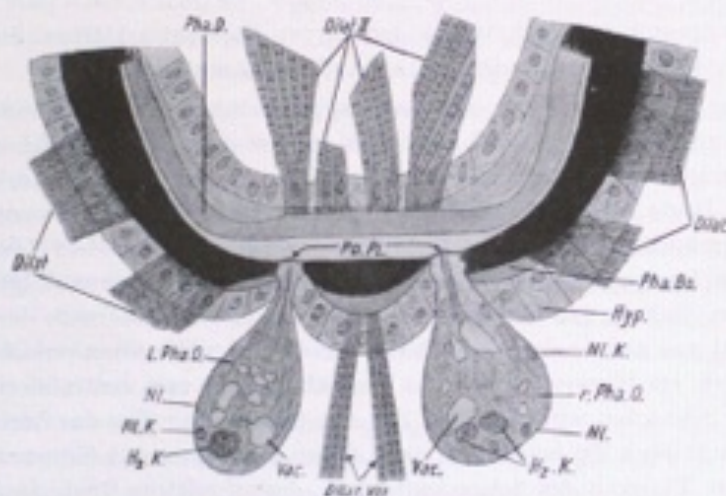


Abb. 59. VOGELSCHE PHARYNXGESCHMACKSORGANE (NACH VOGEL [128], S. 395). Querschnitt durch den Vorderpharynx und ein Paar der Pharynxgeschmacksorgane. Fix.: Abs. Alk. Färb.: Eos-Häm. Dilat., Dilatator des Pharynx; Hl.K., Hüllzellkern; Hyp., Hypodermis; r.Ph.O., linkes Pharynxorgan; Nl., Neurilemma; Nl.K., Neurilemmkern; Ph.Bo., Pharynxboden; Ph.D., Pharynxdecke; Ps.Pl., Porenplatten der Pharynxorgane; r.Ph.O., rechtes Pharynxorgan; Vac., Vacuolen. ZEISS Oc. 2. H-Imm. 1/12. Z-App.

Durch die in den Mundraum gegen den Pharynxeingang vorgelagerten Mandibelbasen wird eine leichtere Kommunikation der Mandibelkanäle mit dem Pharynx erreicht. Wegen dieser wichtigen Spezialisierung ist die Mundöffnung der Lampyridenlarven relativ sehr klein. Das bedingt eine gute Zerkleinerung der Nahrung, die (auch nach VOGEL) vorzüglich durch die Mandibeln (also mechanisch) erfolgen kann. Unterstützt durch die besondere Stellung der behaarten Teile der Mundwerkzeuge

und durch die Saugfunktion des Pharynx und eventuell des Proventrikels steht auch dem normalen Transport unverdaulicher Nahrung nichts im Wege. Nach HADDONS [51] und VOGEL'S Darstellungen sollen die Borstenanordnungen an den Mundwerkzeugen als Seihapparat dienen, der das Eindringen fester Nahrungspartikel in den Mundraum verhindert. Gegen die Filterwirkung spricht, daß Nahrungsportionen aufgenommen werden, und daß sich ganze Schneckenradulae, die größer als die ungedehnte Mundöffnung sind, im Mitteldarm befinden. Der Seihapparatmechanismus wäre nur dann erklärbar, wenn man die gesamte Mundarmatur als stationär saugenden Apparat auffaßt und dessen typische am lebenden Objekt bisher wenig beachtete Bewegungstätigkeit außer acht läßt.

HADDON macht keine Aussagen über eine eventuelle extraintestinale Verdauung. VOGEL deutet jedoch seine ausgezeichneten morphologischen Befunde ausschließlich unter diesem Aspekt. Dabei zieht er seine Schlüsse als Morphologe, ohne die schwierige direkte Beobachtung zu versuchen. Es ist bezeichnend, daß FABRE und VOGEL nur bei Gehäuse Schneckenahrung von extraintestinaler Verdauung sprechen. Diese sind natürlich dank ihrer Schale, in der gleichzeitig die ganze Schnecke zu einem „Bouillon“ (FABRE) oder zu einem „zähflüssigen Brei“ (VOGEL) „verflüssigt“ werden soll, denkbar gut geeignet. Aber die Lampyridenlarven fressen ja auch Nacktschnecken oder andere (unbeschaltete) Beutetiere ebensogern! Die direkte Beobachtung zeigt, daß die gerade zerkleinerte Nahrung sofort und relativ schnell im Mundraum verschwindet, also viel zu kurze Zeit außerhalb dem Verdauungssaft ausgesetzt ist, um vor der Aufnahme in den Darmtrakt schon „verdaut“ werden zu können. Die histologischen Untersuchungen des Nahrungsbreies aus dem Mundraum und dem Darmtrakt bestätigen es und widerlegen die histologischen Befunde VOGEL'S. Die Funktionsweise der Mundwerkzeuge und des Pharynx sowie die Beschaffenheit der Nahrung bieten keine notwendige Voraussetzung, wie sie für extraintestinale Verdauung allgemein (JORDAN [67], v. LEMBERGEN [72]) angenommen werden. Außerdem fehlen bei den Lampyridenlarven verschiedene für extraintestinal verdauende Insekten typische Anpassungen oder Kennzeichen wie Divertikel besonders des hinteren Mitteldarmes zur Aufnahme des verflüssigten Nahrungsbreies und Isolierung vom Darmalumen und damit vom Verdauungssaft und eine minimale Defäkation infolge der fast vollständigen Resorption des präoral verflüssigten Nahrungsbreies (BLUNCK [7]). Eine in solchen Fällen fehlende peritrophische Membran (WEBER [134]) ist bei den Lampyridenlarven vorhanden. Die Larven scheiden aber in unbestimmten Intervallen während der Nahrungsaufnahme Sekret aus. Es wird nicht wie während des Angriffs bei geschlossenen Mandibeln durch die Mandibularkanäle entleert (gut sichtbar beim Biß in die Hollundermarkatruppen, gelegentlich auch bei mechanischen und chemischen Reizen), sondern bei geöffneten Mandibeln aus der Mundraumspalte. Nach dem Obengesagten ist dies aber keine extraintestinale Verdauung in den von FABRE und VOGEL beschriebenen Ausmaßen;

vielmehr sehe ich in dieser Sekretausschüttung (vermutlich Mitteldarmsekret) eine „Einspeichelung“ der Nahrung, die deren Transport und Einsaugen durch den Pharynx erleichtert.

Zur endgültigen Lösung der Frage nach dem Ort der Giftproduktion und der Giftspeicherung wären aber weitere genaue histologische Untersuchungen nötig.

D. Sexualbiologie (Sinnesphysiologie, Sexualverhalten)

I. Allgemeines

über das Leuchten und das Sexualverhalten der Lampyriden

Leuchtorgane mit intrazellulärer Lumineszenz treten in allen Entwicklungsstadien der bisher untersuchten einheimischen und ausländischen Lampyriden auf (bei ♂♂ gelegentlich durch Pigment verdeckt). BUCK [23] unterscheidet 4 Typen der Lichtemission bei Leuchtkäfern: 1. kontinuierliches Glücken, 2. intermittierendes Leuchten, 3. Pulsation, 4. Blitzen. Das Leuchten der Eier unserer Lampyriden entspricht dem Typ 1, Larven und ♀♀ beider Arten rechne ich dem 2. Typ zu, während das leuchtende *Phausis*-♂ wohl dem 3. Typ zugehört. Die amerikanischen Lampyriden und die südeuropäischen *Luciola*-Arten¹⁾ gehören dem 4. Typ an.

Die Meinungen über die biologische Bedeutung des Leuchtvermögens der Imagines gehen auseinander. Folgende Angaben liegen vor: 1. Leuchten und Sexualdimorphismus (der Leuchtorgane, Augen, Flügel, Antennen) sind aufeinander abgestimmt und dienen dem Zueinanderfinden der Geschlechter (BONGARDT [10], EXNER [39], KNAUER [68], MORLEY [94]), 2. Leuchten und Sexualdimorphismus widersprechen sich (ANON [4], GORHAM [49], OLIVIER [96, 97]), gehören deshalb nicht zum Sexualverhalten, 3. Das Leuchten dient nur oder auch anderen Zwecken (ANON [4], BLAIR²⁾, v. BRONNART [13], CZEPA [31, 32], DIECKHOFF [34], GORHAM [49], HAUPT [57], HESS [58], HÖLLHIGL [62], DE KERVILLE²⁾, MACAIRE [76], OLIVIER [96, 97], PERKINS [101], WEITLANER [137, 138], WIELOWIEJSKI [140]).

Trotz der ungeheuren Literatur und der mannigfaltigen Meinungen gibt es bei unseren einheimischen Lampyriden keine Experimente zur Sexualbiologie oder eingehende vergleichende Untersuchungen über den Sexualdimorphismus. Ergebnisse von Experimenten an ausländischen Lampyriden von EMERY [37, 38], MAST [82], McDERMOTT [83—88] und BUCK [19—21] sprechen eindeutig für einen Zusammenhang zwischen Leuchtvermögen und Sexualverhalten und wurden seither in der in- und ausländischen Literatur für alle Lampyriden akzeptiert und verallgemeinert, ungeachtet der völlig andersartigen Organisation und des verschiedenen Verhaltens dieser Arten im Vergleich zu den einheimischen (vgl. Kap. D III).

Folgende Fragen waren also zu klären: 1. Das normale Sexualverhalten der beiden Arten, 2. das Verhalten gegenüber Licht, 3. Bau und biologische Funktion der Augen im Vergleich der ♂♂ und ♀♀ beider Arten, 4. Analyse des „♀-Schemas“ der beiden gleichzeitig im selben Biotop auftretenden Arten.

1) Eigene Beobachtungen an *Luciola lusitanica* und *Luciola italica*.

2) Genaues Zitat in HARVEY [55].

1. Normales Sexualverhalten

bei *Lampyris noctiluca* und *Phausis splendidula* im Freiland

Die Beobachtung des normalen Verhaltens beider Arten im Freiland war Ausgangspunkt für den experimentellen Teil der Untersuchungen über das Sexualverhalten.

a) Tag-Nacht-Rhythmus der Aktivität und des Leuchtens

♂♂ und ♀♀ beider Arten erscheinen während ihrer ganzen Lebenszeit (die ♀♀ in der Regel nur bis zur Befruchtung) allabendlich mit Einbruch der Dunkelheit, d. h. zwischen 20.00 und 21.30 Uhr. Die ♂♂ (nur bei den leuchtenden *Phausis*-♂♂ eindeutig kontrollierbar) fliegen etwa 30—60 min nach dem Leuchtbeginn der ♀♀, sie sind aber schon zuvor mit den ♀♀ zugleich aktiv. Die ♀♀ leuchten jeden Abend im Freiland am gleichen Ort und sind deshalb sehr gut zu kontrollieren. Jedes weibliche Individuum verläßt zu einem festen Zeitpunkt — innerhalb eines Spielraumes von 5, in Ausnahmen 10—15 min, das Versteck. Ebenso konstante Erscheinungszeiten geben MAST [82] und BUCK [20] für *Photinus pyralis* an. Das ♀ nimmt eine bestimmte Leuchtstellung ein (vgl. Appetenzverhalten) und verharrt in ihr bis gegen Mitternacht, in seltenen Fällen 1—2 Stunden länger. In den letzten Tagen vor dem Tod läuft das ♀, nachdem es die Leuchtstellung schon eingenommen hat, in einem Umkreis von etwa 50 cm Radius umher, um dann wieder in der typischen Haltung zu leuchten. Dieser Vorgang kann sich in Abständen von 10—20 min im Verlaufe des Abends ständig wiederholen. Das Leuchten nach Mitternacht hängt wahrscheinlich auch mit dem maximal gestauten Sexualtrieb gegen Ende der Lebenszeit zusammen; ich habe es aber nur selten beobachtet. Die Zeit des Verschwindens der ♀♀ ist individuell nicht so stark festgelegt wie ihr Erscheinen. ♂♂ konnte ich nach Mitternacht keine mehr finden. Auch meine Attrappenversuche (s. dort) bestätigen die Beschränkung der absoluten Aktivitätsphase (nicht nur des „Schwärmens“) auf 23.00 bis höchstens 24.00 Uhr. Bei *Phausis*-♂♂ beobachtete ich am Ende der Aktivitätsperiode mehr oder weniger heftige Scharr- bzw. Grabbewegungen, die mit den Beinen und dem gesenkten Prothorax ausgeführt wurden. In der Regel hören die ♂♂ 30—60 min früher zu fliegen auf als die ♀♀ zu leuchten. Mit Beginn der Aktivität fangen beide Geschlechter von *Phausis* und das *Lampyris*-♀ zu leuchten an. In der übrigen Zeit — nach Mitternacht und während des Tages — sind die Imagines in Verstecken, im Fallaub, Graswurzelgeflecht, unter Steinen und dergleichen völlig inaktiv und leuchten nicht, sofern sie nicht gestört werden oder sich im prä-mortalen Zustand befinden. Wenn einige Forscher tagsüber ein mehr oder weniger starkes Glimmen festgestellt haben, so mag es sich um jene letztgenannten Fälle gehandelt haben.

Der natürliche Rhythmus der Aktivität und des Leuchtens ist weitgehend unabhängig von Witterungseinflüssen wie Temperatur, Luftfeuchtigkeit, Wind, Regen

(vgl. dagegen NEWPORTS, MASTS und BUCKS Beobachtungen an amerikanischen Lampyriden). Eine Abhängigkeit von der Witterung konnte ich nur in der Intensität der Aktivität, nicht aber im Rhythmus selbst, erkennen, und zwar so, daß besonders die ♂♂ bei kaltem, nassem Regenwetter sehr träge sind und wenig oder nicht fliegen. Nicht davon betroffen wird das Erscheinen überhaupt und das Leuchten (Tabelle 14). Den Einfluß der Bewölkungsverhältnisse bzw. der Lichtintensität (!) zeigt Tabelle 14 und vor allem Kap. D I 2c. Abweichende Beobachtungen über den angegebenen normalen Verlauf des Aktivitäts- und Leuchtrhythmus machten MACAIRE [76] und BONGARDT [10], die *Lampyrus*-♀♀ bis zum Tagesanbruch leuchtend gesehen haben. Man könnte annehmen, daß es sich bei dieser Beobachtung um Larven gehandelt hat, die bis zum Morgengrauen leuchten; denn im übrigen stimmen die Beobachtungen in diesem Punkt — auch bei ausländischen Lampyriden — mit den meinen überein (ALLARD¹⁾, BUCK [20], HESS [58], MAST [82], NEWPORT [95], VERHOEFF [126], WEBER [136] u. a.). Eine interessante Ausnahme machen die von HESS beobachteten Imagines von *Pyropyga fenestralis* MELS., die im Gegensatz zu ihren Larven weder Leuchtorgane, noch eine Nachtaktivität haben, sondern ausgesprochene Tagtiere sind.

Ta

In dieser Tabelle werden die Anfangs- und Endzeiten des Leuchtens und die klimatischen Verhältnisse, die ich während seiner ganzen Lebensperiode im natürlichen Biotop kontrollieren konnte, angegeben.

Datum	Leuchtbeginn	Leuchtende	Witterung	Kontrolle (Uhrzeit) Temp. °C %
2. 8. 1958	21 ⁰⁰	22 ⁰⁰	N = 2; W = 4/W	Kontrolle (Uhrzeit) Temp. °C %
3. 8. 1958	21 ⁰⁰	22 ⁰⁰	N = 0; W = 4/W	Kontrolle Temp. °C %
4. 8. 1958	20 ⁰⁰	23 ⁰⁰	N = 0; W = 4/WSW	Kontrolle Temp. °C %
7. 8. 1958	21 ⁰⁰	23 ⁰⁰	N = 1 → 4 (um 22 ⁰⁰) S; um 22 ⁰⁰ = 2, um 23 ⁰⁰ = 4, R; W = 4–5/W	Kontrolle Temp. °C %
8. 8. 1958	21 ⁰⁰	22 ⁰⁰	N = 4; W = 4–5/W	Kontrolle Temp. °C %
9. 8. 1958	20 ⁰⁰	23 ⁰⁰	N = 4; W = 3–4/W	Kontrolle Temp. °C %
10. 8. 1958	21 ⁰⁰	24 ⁰⁰	N = 1, bis 23 ⁰⁰ = 4, S; W = 0	Kontrolle Temp. °C %

1) Zitate in HARVEY [55].

b) Sexuelles Appetenzverhalten

Im folgenden sind vor allem die Verhaltensweisen während der oben besprochenen Aktivitäts- und Leuchtperiode zusammengestellt, die letztlich zur Kopulation führen bzw. diese auslösen. Das sexuelle Appetenzverhalten ist bei beiden Arten weitgehend gleich.

Das sexuelle Appetenzverhalten des ♂ während seiner Aktivitätsphase besteht im wesentlichen aus einem Schwärmflug und den damit zusammenhängenden Vorkehrungen. Nach dem Verlassen des Verstecks ist das ♂ bestrebt an allen über der Unterlage vorstehenden Gegenständen hochzuklettern. Dabei läßt es die Elytren leicht nach außen gespreizt, etwas nach unten hängen. Hat es das Ende des Gegenstandes erreicht, so setzt die eigentliche Vorbereitung zum Flug ein: weitwinkliges Abspreizen der Elytren nach oben, Entfalten der Alae unter Mithilfe der hochgekrümmten unter die Flügel greifenden Abdomenspitze, Start. Die Horizontalgeschwindigkeit des Fluges (Beobachtungen im wesentlichen an Hand der leuchtenden, deshalb leichter kontrollierbaren *Phausis*-♂♂) ist kaum schneller als 1 m/sec, im Mittel aber nur 30–50 cm/sec oder langsamer. Der Flug wird in einer geringen Höhe von 0,50–2 m über dem Untergrund ausgeführt und ist weitgehend von der Be-

belle 14.hältnisse, sowie die Temperatur und relative Luftfeuchte in ¼stündlicher Kontrolle angegeben, das ich während seiner ganzen Lebensperiode im natürlichen Biotop kontrollieren konnte.

21 ⁰⁰ 21 ¹⁵ 21 ³⁰ 21 ⁴⁵ 22 ⁰⁰ 22 ¹⁵ 22 ³⁰ 22 ⁴⁵ 23 ⁰⁰ 23 ¹⁵ 23 ³⁰	11,3 11,5 11,9 12,6 13,4 13,4 13,5 13,4 13,5 13,5 13,5	const. 100%
20 ⁴⁵ 21 ⁰⁰ 21 ¹⁵ 21 ³⁰ 21 ⁴⁵ 22 ⁰⁰ 22 ¹⁵ 22 ³⁰ 22 ⁴⁵ 23 ⁰⁰	13,2 13,2 13,2 13,4 14,0 14,0 14,4 14,7 14,7 14,8	const. 100%
20 ⁰⁰ 21 ⁰⁰ 21 ¹⁵ 21 ³⁰ 21 ⁴⁵ 22 ⁰⁰ 22 ¹⁵ 22 ³⁰ 22 ⁴⁵ 23 ⁰⁰ 23 ¹⁵ 23 ³⁰ 23 ⁴⁵ 24 ⁰⁰	14,1 14,0 14,0 14,0 13,6 13,4 13,0 13,0 13,0 12,7 12,5 11,8 11,8 11,8	const. 100%
21 ⁰⁰ 21 ¹⁵ 21 ³⁰ 21 ⁴⁵ 22 ⁰⁰ 22 ¹⁵ 22 ³⁰ 22 ⁴⁵ 23 ⁰⁰ 23 ¹⁵ 23 ³⁰	14,1 13,0 13,0 13,3 13,5 13,5 14,0 13,8 12,7 13,5 14,2	const. 100%
20 ⁰⁰ 20 ⁴⁵ 21 ⁰⁰ 21 ¹⁵ 21 ³⁰ 21 ⁴⁵ 22 ⁰⁰ 22 ¹⁵ 22 ³⁰ 22 ⁴⁵ 23 ⁰⁰ 23 ¹⁵ 23 ³⁰ 23 ⁴⁵ 24 ⁰⁰ 24 ¹⁵	17,2 17,2 17,3 16,9 17,3 17,5 17,7 17,3 17,3 17,4 17,3 17,3 17,3 17,3 17,3	92%
20 ⁰⁰ 20 ⁴⁵ 21 ⁰⁰ 21 ¹⁵ 21 ³⁰ 21 ⁴⁵ 22 ⁰⁰ 22 ¹⁵ 22 ³⁰ 22 ⁴⁵ 23 ⁰⁰ 23 ¹⁵ 23 ³⁰ 23 ⁴⁵ 24 ⁰⁰ 24 ¹⁵	20,5 20,5 20,0 19,5 19,6 20,2 20,2 19,7 19,8 19,3 19,5 19,2 18,9 19,1 19,1 19,0	98–100%
20 ⁰⁰ 20 ⁴⁵ 21 ⁰⁰ 21 ¹⁵ 21 ³⁰ 21 ⁴⁵ 22 ⁰⁰ 22 ¹⁵ 22 ³⁰ 22 ⁴⁵ 23 ⁰⁰ 23 ¹⁵ 23 ³⁰ 23 ⁴⁵ 24 ⁰⁰ 24 ¹⁵ 24 ³⁰ 24 ⁴⁵ 1 ⁰⁰ 1 ¹⁵	21,2 21,0 20,5 20,3 19,8 19,5 19,2 19,2 18,9 19,0 19,0 19,1 19,3 19,4 19,2 19,3 19,2 19,3 19,2 19,2	const. 100%

Fortsetzung der Tabelle 14 siehe Seite 486/487.

Fortsetzung der

Datum	Leuchtbeginn	Leuchtende	Witterung	Kontrolle Temp. °C %
11. 8. 1958 ¹⁾	20 ⁰¹	21 ⁰¹	N = 4, ↓ ab 17 ⁰⁰ , R, W = 7-8	Kontrolle Temp. °C %
12. 8. 1958	21 ⁰⁰	23 ⁰⁰	N = 4, R (bis 22 ⁰⁰), bis 23 ⁰⁰ = 3, dann 4, R; W = 3-4/W	Kontrolle Temp. °C %
13. 8. 1958	20 ⁰²	22 ⁰⁰	N = 3 (bis 21 ⁰⁰), ab 21 ⁰⁰ 3 ← 0; W = 1/W;	Kontrolle Temp. °C %
14. 8. 1958 ²⁾	20 ⁰⁰	22 ⁰⁰	N = 4, S → R; W = 3-5;	Kontrolle Temp. °C %
15. 8. 1958	20 ⁰²	23 ⁰⁰	N = 0; ab 22 ⁰⁰ → 1; W = 0;	Kontrolle Temp. °C %
16. 8. 1958	20 ⁰⁷	22 ⁰⁰	N = 1; W = 3-4/W	Kontrolle Temp. °C %
17. 8. 1958	20 ⁰¹	22 ⁰⁰	N = 2; W = 0;	Kontrolle Temp. °C %
18. 8. 1958 ³⁾	20 ⁰⁴	22 ⁰⁰	N = 3 → 4 (gegen 21 ⁰⁰) ↑, S, ab 23 ⁰⁰ R; W = 0 → 3	Kontrolle Temp. °C %

Temperatursprünge sind auf plötzlich sich verändernde Witterungsverhältnisse zurückzuführen.

Zeichen und Abkürzungen:

R = Regen, S = Schauer, ↑ = Wetterleuchten, F = Ferngewitter (weiter als 3 km), ↓ = Nahgewitter, % relative Luftfeuchte, Temp. = Temperatur, → zunehmend bis, ← abnehmend bis, N = Bewölkung, 0 = wolkenlos, 1 = 1/4 bedeckt = heiter, 2 = 1/2 bedeckt = wolkig, 3 = 3/4 bedeckt = bewölkt, 4 = 4/4 bedeckt = bedeckt, W = Wind (Zahl hinter W = Windstärke nach der 12teiligen Beaufortskala, dahinter Angabe der Windrichtung).

1) Um 17.00 Uhr beginnt ein starkes Unwetter mit strömendem Regen, um 20.00 wird es wieder heller, so wie um 21.00 an den Vortagen. — Das frühe Verschwinden ist auf die fast tagelange Beleuchtung durch Blitze zwischen 21.00-22.00 zurückzuführen (1000 Blitze innerhalb 50 min gezählt; beim Photographieren mit Blitzlicht geben die ♀♀ auch die Leuchtstellung auf!).

2) Vom 14. 8. 1958 bis zum Lebensende (18. 8. 1958) allabendlich in der Leuchtstellung winkend (vgl. Kap. D 1 1).

3) Um 20.15 war ♀ aus dem Versteck, die 1. normale Leuchtstellung nahm es leuchtend um 20.26 an, verließ im Verlaufe des Abends etwa 8mal den exponierten Leuchtplatz, wo es für einige Minuten in normaler Stellung leuchtete, verließ mit abnehmender Leuchtintensität um 22.58 die Leuchtstelle, an der es seit 22.45 verharrte und wurde einige Minuten später — infolge starken Gewitterregens im Wasser schwimmend — geborgen. Das ♀ wurde in ein Zuchtgefäß gebracht, legte dort 27 unbefruchtete Eier ab und starb gegen Morgen des 19. 8. 1958.

Tabelle 14.

20 ⁰⁰	20 ⁰¹	20 ⁰²	20 ⁰³	21 ⁰⁰	21 ⁰¹	21 ⁰²	21 ⁰³	22 ⁰⁰	19,5	19,4	19,3	19,2	18,8	18,5	18,2	17,5	17,3										
const. 100 %																											
20 ⁰⁴	20 ⁰⁵	21 ⁰⁰	21 ⁰¹	21 ⁰²	21 ⁰³	22 ⁰⁰	22 ⁰¹	22 ⁰²	22 ⁰³	23 ⁰⁰	23 ⁰¹	23 ⁰²	23 ⁰³	14,3	14,3	14,3	14,8	14,5	14,2	13,5	13,5	13,0	13,3	13,5	13,7	14,0	14,0
const. 100 %																											
20 ⁰⁰	20 ⁰¹	21 ⁰⁰	21 ⁰¹	21 ⁰²	21 ⁰³	22 ⁰⁰	22 ⁰¹	22 ⁰²	22 ⁰³	23 ⁰⁰	23 ⁰¹	23 ⁰²	15,7	13,8	13,6	13,5	12,5	11,7	11,5	11,6	11,2	11,0	11,0	11,2	11,2	11,2	11,2
const. 100 %																											
20 ⁰⁰ -23 ⁰⁰ const. 18,0 const. 100 %																											
20 ⁰¹	20 ⁰²	20 ⁰³	21 ⁰⁰	21 ⁰¹	21 ⁰²	21 ⁰³	22 ⁰⁰	22 ⁰¹	22 ⁰²	22 ⁰³	23 ⁰⁰	23 ⁰¹	17,6	17,6	17,5	17,5	17,3	17,2	17,0	17,5	17,6	17,8	17,8	17,7	17,7	18,0	18,0
const. 100 %																											
20 ⁰¹	20 ⁰²	20 ⁰³	21 ⁰⁰	21 ⁰¹	21 ⁰²	21 ⁰³	22 ⁰⁰	22 ⁰¹	22 ⁰²	22 ⁰³	23 ⁰⁰	23 ⁰¹	16,9	16,7	16,3	16,3	16,0	15,5	15,5	15,3	15,1	14,8	14,6	14,5	14,3	14,3	14,3
const. 100 %																											
20 ⁰⁰	20 ⁰¹	20 ⁰²	20 ⁰³	21 ⁰⁰	21 ⁰¹	21 ⁰²	21 ⁰³	22 ⁰⁰	22 ⁰¹	22 ⁰²	22 ⁰³	23 ⁰⁰	23 ⁰¹	15,6	15,5	15,4	15,6	15,5	15,5	15,5	16,4	16,5	16,5	16,0	15,7	15,3	15,3
const. 100 %																											
20 ⁰⁰	20 ⁰¹	20 ⁰²	20 ⁰³	21 ⁰⁰	21 ⁰¹	21 ⁰²	21 ⁰³	22 ⁰⁰	22 ⁰¹	22 ⁰²	22 ⁰³	23 ⁰⁰	23 ⁰¹	20,5	20,5	20,4	20,0	19,8	19,7	19,5	19,5	19,5	18,1	18,3	18,7	18,9	18,9
const. 100 %																											

schaffenheit bzw. vom Bewuchs desselben abhängig. Im Allgemeinen wird bei gleichmäßig hohem Bewuchs (z. B. Rasenfläche) eine mittlere Höhe von 1 m eingehalten. Beim leichten Anstoßen an einen Gegenstand wird ein Klammerreflex der Tarsen ausgelöst und der Flug endet (Methode, die ♂♂ ohne Geräte leicht zu fangen!).

Ist das ♂ bei einem ♀ im Freiland oder im Flugkäfig bei den Attrappen angekommen, so läßt es sich plötzlich aus einer Höhe von wenigstens 1 m fast senkrecht fallen und trifft mit großer Zielsicherheit mit dem ♀ zusammen. Zur experimentellen Untersuchung der Sturzlandung wurden leuchtende ♀♀ in 3 cm weite, 15 cm hohe Glaszylinder untergebracht. Über 65 % der Anflüge endeten innerhalb der Zylinder, die übrigen in einem Umkreis von maximal 20 cm außerhalb der Gefäße (vgl. Augenuntersuchungen Kap. D 1, 3). Nach einem ungenauen Anflug läuft das ♂ in sehr hastigen (sonst nicht üblichen) Bewegungen auf das ♀ zu; ist die Sicht durch den Bodenbewuchs gehindert, so besteigt es sofort wieder eine exponierte Stelle und fliegt von hier aus dem ♀ entgegen. Der letzte Fall kann wiederholt oder je nach Umständen mit dem ersten gekoppelt werden oder aber er führt vermutlich wegen Sichtschwierigkeiten nach einem unterschiedlich langen mit hastigen Bewegungen verbundenen Umhergehen doch nicht zur Vereinigung mit dem angeflogenen ♀, dann

fliegt das ♂ plötzlich weg. — Beim Sturzflug müssen die Elytren und Flügel blitzschnell in Ruhelage gebracht werden; denn schon bei Anflügen aus geringer Höhe (etwa 20–30 cm) liegen sie beim Auftreffen auf den Untergrund in Normallage über dem Rücken. Seltener sieht man auch eine spiralförmige Landungsflugbahn, die auf ein unvollkommenes Einfalten der Flügel zurückzuführen sein wird.

Während des Suchfluges leuchtet das *Phausis*-♂ stark und kontinuierlich, aber mit etwas schwankender Intensität (*Lampyris*-♂♂ leuchten kaum sichtbar, vgl. S. 444). Die überall in der Literatur auftretenden Bemerkungen über ein unregelmäßiges Blitzen der ♂♂ müssen wohl auf unexakten Beobachtungen beruhen; denn verfolgt man den Flug aus normaler Beobachterperspektive (stehend), so werden die ventralen Leuchtorgane der meist tiefer fliegenden ♂♂ immer wieder durch das Abdomen verdeckt. Außerdem verhindert auch der unruhige Auf-Ab-Flug eine kontinuierliche Sicht zu den Leuchtplatten. In Rückenlage (des Beobachters) ist bei ruhigem Wetter die Kontinuität des Leuchtens während des Fluges einfach nachzuweisen. — Nur beim Verlassen des Versteckes und beim Hochklettern, sowie nach einer Landung, zeigen die ♂♂ ein unregelmäßig fluktuierendes Glimmen, das meist die Intensität während des Fliegens nicht erreicht.

Der Flug ist ein ganz typischer und ausgeprägter Hubflug. Das für Käfer relativ gut bewegbare Abdomen (bei *Lampyris*-♂♂ länger als Elytren!) hängt während des Fluges fast senkrecht nach unten, die Abdomenspitze ist meist etwas nach ventral vorne eingebogen. Die durch diese Haltung bedingte Schwerpunktlage (Schwerpunkt hinter und unter dem Flügelansatz) hemmt die Progressivbewegung, fördert aber den auch bei amerikanischen Leuchtkäfern beobachteten (McDERMOTT [83]) „dipping“-flight, einen in der Vertikalen sehr beweglichen Flug, der anscheinend durch Abdomenbewegungen noch reguliert werden kann. Mit dem Bewegen des Abdomens in die Senkrechte wird der Flug insgesamt für Horizontalbewegung ungeeigneter und für Vertikalmanövrieren begünstigt.

Beim ♀ spielt sich folgendes während der „Aktivitäts-“ und Leuchtperiode ab: Nichtleuchtend oder nur leicht glimmend (besonders mit den Larvalorganen) verläßt das ♀ das Tagesversteck, um eine exponierte, erhöhte Stelle aufzusuchen (Stein, Grashalm und dergleichen). Gibt man dem ♀ eine plane Unterlage, so sucht es so lange, bis es eine derartig geeignete Stelle findet, versucht oft über eine Stunde an einer Glaswand hochzuklettern und nimmt einen eingebrachten Gegenstand sofort als Leuchtplatz an. Die Leuchtstellung ist sehr typisch, und wenn auch bei beiden Arten auf verschiedene Weise ausgeführt, doch derart, daß die ventralen Leuchtorgane nach oben gerichtet werden. Die gebräuchlichste Leuchtstellung der *Lampyris*-♀♀ entspricht der normalen Schreithaltung mit dem Unterschied, daß das Abdomen um 90–180° in der Längsachse schraubig verdreht wird, so daß die unter den Sterniten der hinteren Abdominalsegmente befindlichen Leuchtorgane nach oben, die entsprechenden Tergite nach unten gekehrt werden. Dabei wird die

Abdomenspitze leicht nach seitlich oben angehoben (Abb. 60a). An dünnen vertikalen Gegenständen unterbleibt gelegentlich die spiralförmige Verdrehung des Abdomens oder wird nur unvollkommen ausgeführt; das ♀ knickt das Abdomen — mit dem Kopf nach oben am Gegenstand hängend — mehr oder weniger rechtwinklig nach ventral ab, so daß in diesem Fall die Leuchtorgane ebenfalls nach oben exponiert werden (Abb. 60b). — Die *Phausis*-♀♀ biegen in allen Fällen nur die Abdomenspitze aus der normalen Schreithaltung nach oben ab, gelegentlich wird der gesamte Körper schräg nach hinten oben von der Unterlage abgestemmt (Abb. 61). Dadurch kommen sowohl die ventralen imaginalen Leuchtplatten am Abdomenende als auch die dorsal durchschimmernden larvalen Leuchtknollen zur Geltung. Die ♀♀ beider Arten verharren in den betreffenden Leuchtstellungen, wenn ungestört, unbeweglich mit

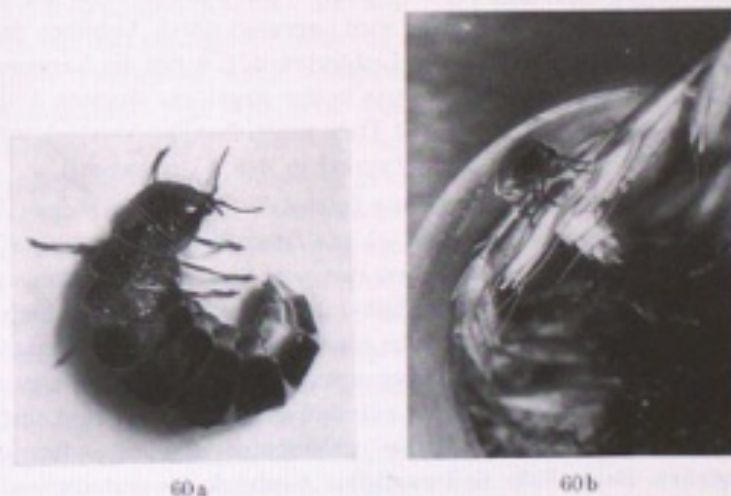


Abb. 60. Leuchtstellungen der *Lampyris*-♀♀, auf ± planen, erhöhten Stellen (a), an ± vertikalen Gegenständen (b).



Abb. 61. Leuchtstellung des *Phausis*-♀.

maximaler Intensität kontinuierlich leuchtend bis zum Ende der täglichen Aktivitätsperiode. Gerade die Kontinuität des Leuchtens ist auch bei den ♀♀ beider Arten ein ganz wesentlicher Unterschied zum Sexualverhalten der amerikanischen und südeuropäischen (*Luciola*-)Arten. Stört man die *Lampyris*-♀♀ durch leichte mechanische oder Lichtreize, so wird die Leuchtstellung aufgegeben, je nach Stärke des Reizes sinkt die Leuchtintensität allmählich bis zu einem schwachen Glimmen ab, aber nach kurzer Zeit wird — auch nach wiederholten Störungen — die vollständige Leuchtstellung wieder eingenommen. Nach starken Reizen oder bei Störungen am Ende der Aktivitäts- und Leuchtperiode verkriecht sich das ♀ und kommt für diese Nacht nicht wieder. Das *Phausis*-♀ ist ungleich empfindlicher. Schon leichter Atemhauch oder eine Erschütterung kann es so verstimmen, daß es sich verkriecht und für die gleiche Nacht nicht mehr erscheint. — Das normale Ende der Aktivitäts- und Leuchtperiode der ♀♀ beider Arten wird angezeigt durch Aufgeben der Leuchtstellung, allmähliche Verminderung der Lichtintensität, wobei die Larvenorgane bei *Lampyris*, die Imaginalorgane bei *Phausis* in der Regel am längsten hell leuchten und Aufsuchen des Verstecks (wobei die Tiere meist dasselbe Versteck wählen, obwohl sie eine Unzahl ähnlicher Schlupfwinkel in der Nähe haben!).

Zum Schluß sei noch eine interessante Intensivierung des weiblichen Appetenzverhaltens erwähnt. Die unbefruchteten ♀♀ von *Lampyris* machen gegen Ende ihres Lebens unter weitgehendem Beibehalten der normalen Leuchtstellung winkende oder rotierende Bewegungen des Hinterleibs; dabei werden in unrythmischen Abständen die äußeren Genitalanhänge, die sonst von den letzten Segmenten eingeschlossen sind, unter kreisenden Bewegungen ausgestülpt und eingezogen. Bei „alten“ ♀♀ beider Arten fällt weiterhin auf, daß sie gelegentlich die Leuchtstellung mehrmals am Abend aufgeben, unruhig umherlaufen und an anderer Stelle zu leuchten beginnen. Beide Fälle sind zweifellos Ausdruck des gesteigerten sexuellen Appetenzverhaltens.

Berichte BONGARDTS [9, 10], v. BRONSARTS [13], HÖLLRIGLS [62] und KNAUERS [68], daß sie ♀♀ (zumindest von *Lampyris*) auf dem Rücken liegend gefunden hätten, was sie als besonderen Beweis für den Sexualcharakter des Leuchtens werteten, kann ich nicht bestätigen. Ich habe keines der weit über 200 ♀♀ beider Arten, die ich im Freiland und im Labor beobachtete, auf dem Rücken liegend gesehen. Dagegen spricht auch, daß die ♀♀ nie freiwillig den Kontakt der Tarsen mit der Unterlage aufgeben, daß sie — in Rückenlage gebracht — stets Umkehrbewegungen ausführen (Kap. E 11 5) und daß eine Kopulation bei in Rückenlage fixiertem ♀ auch nach über eine Stunde andauerndem Kopulationsversuch des ♂ erfolglos bleibt. In Normallage der ♀♀ erfolgt die Kopulation innerhalb sehr kurzer Zeit, ja sogar an toten ♀♀ (vgl. dazu folgende Kapitel).

c) Kopulation

Das folgende gilt, wenn nicht eigens vermerkt, für beide Arten.

In unmittelbarer Nähe des ♀ ändert sich das Verhalten des ♂. Die Bewegungen werden hastiger, fast fahrig, die Antennen werden heftig und schnell bewegt. Sobald das ♂ das ♀ berührt, gibt das ♀ die Leuchtstellung auf. Das ♂ besteigt unter schnellem Betrißern sofort das ♀, gleich von welcher Seite es ankommt und stülpt dabei die Kopulationsorgane aus. Die richtige Orientierung zur Längsachse des ♀ erfolgt sofort dadurch, daß das ♂ sich beidseitig an den scharfen Tergiträndern festhält. Die Stellung Hinterende zu Hinterende wird nach mehr oder weniger hastigem, sich gelegentlich (besonders bei *Phausis*) wiederholendem Umhergehen auf dem ♀ mit blitzschnellen Kehren erreicht, indem das ♂ unter heftigen Antennenbewegungen anscheinend in längerem Kontakt mit dem Kopf bzw. der Abdomenspitze des ♀ bleibt (Abb. 62). Bei richtiger Orientierung auf dem ♀ öffnen und schließen sich die zangenartigen Parameren unter gleichzeitigen Suchbewegungen des gesamten Kopulationsapparates (vgl. Abb. 100). Das ♀ hebt auf diesen Berührungszreiz hin die Abdomenspitze leicht an (auch experimentell mit weichem Pinsel auszulösen). Beim 1—1,5mal größeren *Lampyris*-♀ geht das ♂, nachdem es Kontakt mit dem Vorderende des ♀ hatte, relativ langsam auf dem Rücken des ♀ nach hinten, wobei es fortwährend mit den Kopulationsorganen in den Intersegmentalhäuten der Tergite, Pleurite und Sternite „sucht“ (Abb. 63). Diese Versuche dauern bei *Phausis* meist so lange wie die Kopulation selbst, während *Lampyris* die Kopula in der Regel innerhalb einiger Sekunden erreicht. Während des Begattungsaktes (Abb. 64a, b) — bei *Phausis* etwa 15, bei *Lampyris* 20—90 Minuten — nimmt die Intensität des ♀-Lichtes in der Regel schnell bis zu einem Glimmen ab oder das Leuchten verschwindet ganz. In den Fällen, in denen das Leuchten nach erreichter Kopula mit



62



63

Abb. 62. Bei Berührung des ♂ nach dem Anflug gibt das ♀ die Leuchtstellung auf. Orientierung des ♂ auf dem ♀ (*Lampyris*-Pärchen).

Abb. 63. Nach richtiger Orientierung „sucht“ das ♂ mit ausgestülpten Kopulationsorganen und rückwärtsgehend die weibliche Genitalöffnung.



64a



64b

Abb. 64. Kopulationsstellung bei *Lampyrus* (a), bei *Phausis* (b).

ungeminderter Intensität eine Zeitlang fort dauert, sammeln sich (nach Freilandbeobachtungen!) je nach den Populationsverhältnissen weitere ♂♂ an, die in wilderem sich drängendem Knäuel um das ♀ herum, mit gesenktem Prothorax das gerade kopulierende ♂ wegzuschieben versuchen. In diesem Gedränge kommt das Paar in alle möglichen Lagen. Während des Begattungsaktes verharrt das ♀ gewöhnlich von geringen Abdomenbewegungen abgesehen, in völliger Ruhe, das ♂ bewegt die Antennen mit geringerer Frequenz als während der Orientierungs- und Kopulationsversuche. Das *Lampyrus*-♂ scheint manchmal in Kopulationsakinese zu verfallen. Durch leichte Licht- und Berührungsreize läßt sich *Lampyrus* beim Kopulationsversuch und während der Kopula kaum stören. *Phausis*-♂♂ trennen sich meist sofort vom ♀, flüchten oder stellen sich tot. Mit der Tatsache, daß Lichtreize (nicht über 200—400 lx) die Kopulation bei *Lampyrus* nicht stören, stimmt auch überein, daß *Lampyrus*, im Gegensatz zu *Phausis*, auch bei diffusem Tageslicht kopuliert. Dabei sind keine Änderungen im Kopulationsverhalten festzustellen. *Phausis*-♂♂ sind allerdings noch 1—2 Stunden vor und nach der gewöhnlichen Aktivitätsperiode kopulationsbereit. Nach der Kopulation verkriecht sich das ♀, nicht immer aber das ♂, denn zumindest im Laborversuch kann die Kopulation bei beiden Arten während der etwa 3stündigen Aktivitätszeit mehrmals wiederholt werden (mit dem gleichen oder einem anderen ♀). So beobachtete ich z. B. 2 *Lampyrus*-♂♂, die nach je 10—15 minutenlanger Pause 4 bzw. 3 Kopulationen mit normaler Dauer (20, 25, 36, 60 bzw. 48, 40, 50 Minuten) ausführten. Diese (im Labor) oft beobachtete Wiederholung der Kopulation innerhalb einer Aktivitätsphase oder innerhalb der kurzen Imaginalperiode ist für kurzlebige Insekten nicht charakteristisch. Gelegentlich bleibt das *Lampyrus*-♂ nach der Trennung ohne weitere Kopulationsversuche in der Kopulationsstellung auf dem Rücken des ♀ und wird von diesem umhergetragen. Ein solches Verhalten konnte ich nicht bei *Phausis* beobachten.

d) Persionen

Unter ♂♂ beider Arten kommen nicht selten Kopulationsversuche vor (im Freiland! und Labor beobachtet) (Abb. 65). Dabei zeigen die ♂♂ das gleiche Verhalten wie gegenüber ♀♀: Besteigen des Rückens eines ♂, fahrige, hastige Bewegungen, Betrillern, Suchen der Genitalöffnung mit ausgestülpten Kopulationsorganen, Orientierung auf dem ♂. Es wurden Kopulationsversuche zwischen ♂♂ mit über einstündiger Dauer beobachtet. Während die meisten Kopulationsversuche nicht zur Vereinigung führen, beobachtete ich doch in einem Falle eine richtige Kopulation zweier *Lampyrus*-♂♂, wobei der Penis mit den Parameren zwischen die Geschlechtsanhänge des anderen ♂ eingedrungen und dort fest verankert war. Die Intensität der sexuellen Erregung scheint bei gleichgeschlechtlichem Kopulationsversuch keineswegs verringert zu sein. Das „befallene“ ♂ läuft meist ständig umher, ohne das perverse abschütteln zu können. — Daß diese Persion wenig Zusammenhang hat mit dem Leuchten, zeigt sich deutlich bei *Lampyrus*-♂♂, die ja nicht leuchten und bei denen jedoch die homosexuellen Beziehungen öfter (bei Attrappenversuchen oft hindernd) auftreten als bei den leuchtenden *Phausis*-♂♂. Kopulationsversuche unter amerikanischen Lampyriden-♂♂ hat McDERMOTT [86] bei *Photinus marginellus* und *Pyraclomena borealis*, BUCK [21] bei *Photinus pyralis* festgestellt, also bei Formen mit wenig ausgeprägtem Sexualdimorphismus (Flügel und funktionierende Leuchtorgane in beiden Geschlechtern), für die homosexuelle Betätigung erklärlicher ist als bei unseren einheimischen sexuell stark dimorphen Arten.

Abb. 65. Kopulationsversuch zweier *Lampyrus*-♂♂.

Eine unverständliche Eigentümlichkeit fand ich bei *Phausis*-♀♀. Ich fand in einer Nacht 17 ♀♀ dieser Art in einer für *Phausis*-♀♀ ungewöhnlichen Höhe von 30—50 cm über dem Boden an Grashalmen und dergleichen hell in vollkommener Leuchtstellung leuchten. Über Nacht starben 12 von diesen ♀♀ bei üblichen Zuchtbedingungen, die übrigen im Laufe des Tages. Eine Nachuntersuchung zeigte, daß die auffällig abgeflachten ♀♀ kein einziges Ei mehr in den Ovarien hatten. Vollständiges sexuelles Appetenzverhalten der ♀♀ nach der Eiablage fand ich nur in diesem einen Fall.

2. Verhalten gegenüber gewöhnlichem künstlichem Licht

Ältere Angaben (AVESBURY¹), BUGNION [26], MORLEY [94], NEWPORT [95], OLIVIER [96], VOGEL [131]) berichten über positive Phototaxis von *Lampyris*-♂♂ auf Lampenlicht. Da keine Angaben über die Intensität der Lampen vorliegen und es mir nie gelungen ist, mit hellen Scheinwerfern die begehrten, nicht leuchtenden *Lampyris*-♂♂ zu fangen (ursprünglich versuchte Fangmethode auf *Lampyris*-♂♂), ist anzunehmen, daß es sich um sehr schwache z. Z. nicht mehr gebräuchliche Lichtquellen handelte. Beim Hantieren im Gelände mit einer fast leergebrannten Taschenlampe flogen mir gelegentlich auch *Lampyris*-♂♂ zu, aber so selten, daß ♀-Leuchtattrappen auf jeden Fall wirksamer waren. Über positive Phototaxis bei *Phausis*-♂♂ war bisher nichts bekannt, ich konnte sie auch im Freiland bei Anwendung verschieden starken Taschenlampenlichtes nicht anlocken. BUGNION wird am besten beobachtet haben, wenn er schreibt, daß die *Lampyris*-♂♂ in die Nähe (1) von Lampen kommen; vermutlich nämlich nur so nahe, daß sie nicht in das für sie zu starke Licht der Lampe gerieten²). Die Versuche von McDERMOTT [84, 87], MAST [82] und BUCK [19, 21] über das Signalsystem bei amerikanischen Lampyriden wurden mit Zündholz, Kerzen, Taschenlampen und dergleichen ohne Imitation des ♀-Leuchtfeldes durchgeführt. Dabei zeigten natürlich die ♂♂ fast in allen Fällen eindeutig positiv phototaktische Reaktionen, wenn nach bestimmtem Funkmuster geblitzt wurde.

Meine Beobachtungen bei den Imagines (♂♂ und ♀♀) unserer beiden einheimischen Lampyriden ergaben immer wieder, daß sie sich gegenüber künstlichem Licht sowohl positiv als auch negativ phototaktisch zeigten.

a) Phototaxis

Durch die Möglichkeit, ♂♂ beider Arten durch das ♀-Licht oder durch künstliches Licht anzulocken (vgl. Kap. D II 1), ist die positive Phototaxis für ♂♂-Imagines bei einer bestimmten Intensität eindeutig nachgewiesen. Auch *Lampyris*-♀♀, die sich bei verschiedenen Attrappenversuchen mit in den Petrischalen befanden, liefen die Leuchtattrappen an, wenn sie zufällig in deren Nähe kamen. Bei *Phausis*-♀♀ war ein ähnliches Verhalten nicht zu beobachten.

Bei zu starker Intensität der Attrappen (im Vergleich zum ♀-Licht) nahm die Aktivität der ♂♂ ab oder hörte ganz auf. In den Versuchen über die auslösende Wirkung verschieden heller Attrappen wurde ebenfalls ein intensitätsabhängiges Verhalten konstatiert. Wurde die Deckenbeleuchtung des Zimmers (etwa 500 lx) während der Aktivperiode eingeschaltet, so verkrochen sich die Imagines (♂♂ und ♀♀ beider Arten). Die ♂♂ hörten sofort zu leuchten auf, ließen sich auf den Boden

1) Zitiert nach McDERMOTT [84].

2) Herr cand. rer. nat. W. HÜTNER teilt mir mit, daß er beim nächtlichen Insektenfangen mit einer Carbidlampe *Lampyris*-♂♂ fing, die allerdings nicht direkt auf die Lichtquelle zugeflogen waren, sondern in einem bestimmten Umkreis um die Lampe flogen.

fallen und suchten mit den vom Prothorax verdeckten Augen ein Versteck, die ♀♀ reagierten etwas langsamer (besonders die *Phausis*-♀♀), hörten aber ebenfalls zu leuchten auf, gaben ihre Leuchtstellung auf und verkrochen sich. Nach einigen Minuten Dunkelheit war ihr volles sexuelles Appetenzverhalten wiederhergestellt. Schwaches Licht störte die Tiere nicht in ihrer Aktivität. Je nach Lichtintensität schienen sie also negativ oder positiv phototaktisch zu reagieren. Im folgenden sollte diese Frage bei den ♂♂ beider Arten untersucht werden. Es wurden graduell zu- und abnehmende (meßbare) Intensitätsänderungen der Beleuchtung während der Aktivitätszeit der Tiere vorgenommen. Da die für diese Versuche notwendige Bewegungsphase der ♀♀ beider Arten nur vom Verlassen der Verstecke bis zum Einnehmen der Leuchtstellung dauert, also sehr kurz ist, wurde die Umkehr von negativer zu positiver Phototaxis nur bei *Lampyris*-♀♀ auf gröbere Weise untersucht. Sie fand zwischen 200—500 lx statt. Daß sich leuchtende ♀♀ gegenseitig anlocken, war nie zu beobachten (siehe Tabelle 15).

Ergebnis (Tabelle 15): Bei stufenweise abnehmender Intensität trat das Verhalten in umgekehrter Reihenfolge auf. Der Übergang von positiver zu negativer Phototaxis ist nicht scharf (am schärfsten bei *Phausis*-♂♂), da nicht alle Tiere gleich lichtempfindlich reagieren. Auf beliebig gewählte Intensitäten reagierten die Tiere nach den Tabellenangaben, selbst beim Wechsel von 2000 auf 20 lx: die ♂♂ waren innerhalb 5—7 min aktiv und positiv phototaktisch, die ♀♀ (sowieso träger als die ♂♂) nach etwa 15—20 min.

Negative Phototaxis zeigten ♂♂- und ♀♀-Imagines bei Bestrahlung (500 lx) mit Grün-, Gelb-, Rot- und Blaulicht, wobei Rotlicht besonders bei *Phausis*-♂♂ weniger stark wirkte. Sie nahmen zwar die charakteristische Stellung wie bei starker Intensität ein, verkrochen sich aber erst in ihre Verstecke nach folgender Beleuchtung mit Normallicht (500 lx).

b) Skototaxis

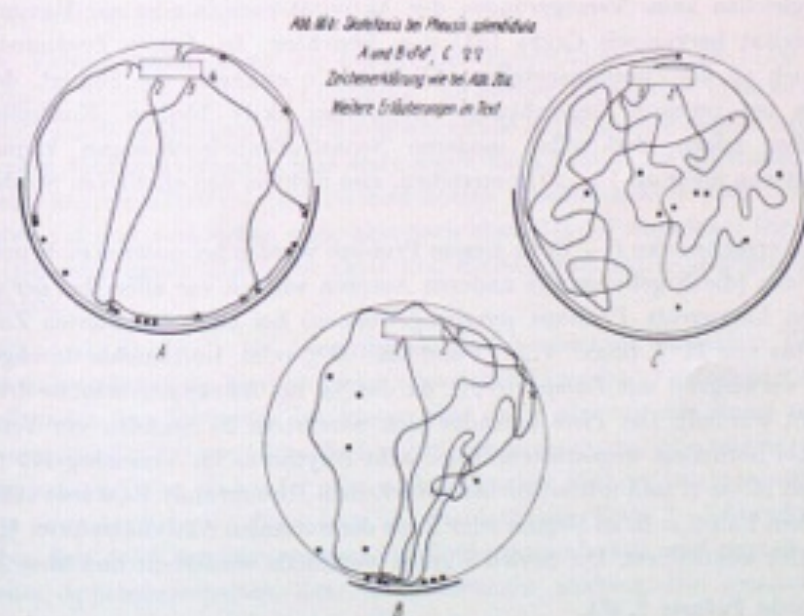
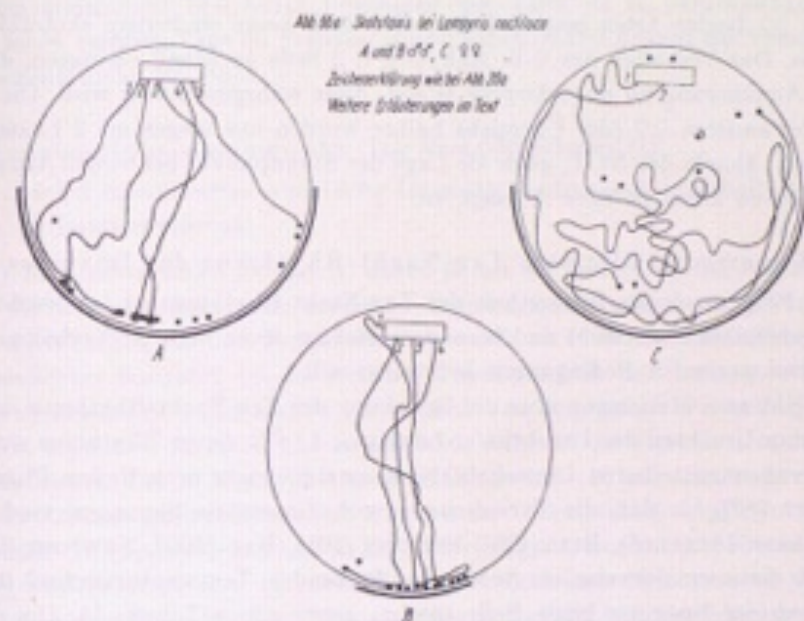
Die gleiche wie bei den Larven beschriebene Versuchsanordnung wurde auch für die Imagines verwendet und ebenso dargestellt (Abb. 66a, b). Die Petrischale wurde jedoch hier mit 1000 lx beleuchtet. Die Versuche wurden mit je 10 Tieren während der nächtlichen Aktivitätsphase durchgeführt.

Die ♂♂ beider Arten zeigten eindeutige Skototaxis. Bei den Abb. 66a, b A waren die ♂♂ beider Arten nach 10 min alle an der Dunkelwand (●). Die Standpunkte (●) in Abb. 66a B bei *Lampyris* wurden nach 10 min, bei *Phausis* (Abb. 66b B) nach 15 min festgehalten. Beim Vergleich der Laufskizzen der Abb. 66a B und 66b B sieht man, daß die *Lampyris*-♂♂ schneller und exakter reagieren als die von *Phausis*. Die ♂♂ nahmen an der schwarzen Wand die bekannte Stellung ein wie bei zu starkem Licht (Prothorax als Lichtschutz, Kopf eingezogen). Sie verließen selten die dunkle Wand (besonders *Lampyris* nicht) und wenn doch, so kamen sie immer wieder zu ihr zurück (z. B. Abb. 66b B 3).

Tabelle 15.

Intensität eines gerichteten Lichtstrahls ¹⁾	Reaktion (+ positiv, — negativ phototaktisch)			
	<i>Lampyris</i> -♂♂	<i>Phausia</i> -♂♂	<i>Lampyris</i> -♀♀	<i>Phausia</i> -♀♀
10 Lux	alle +, bleiben an der Lichtquelle inaktiv	+	leuchtend in normaler Leuchtstellung	leuchtend in normaler Leuchtstellung
20 Lux	wie oben	+	wie oben	wie oben
40 Lux	wie oben	+	wie oben, jedoch zum Teil nicht leuchtend	wie oben
60 Lux	wie oben	+, aber Aktivitätsabnahme, keine Flugversuche mehr	wie oben	wie oben
80 Lux	wie oben	indifferent, völlig bewegungslos: Kopf eingezogen, Prothorax herabgeneigt	geben Leuchtstellung auf, noch nicht im Versteck	wie oben
100 Lux	wie oben	25% eindeutig: Grabbewegungen auf der Stelle mit Beinen und Prothorax	wie oben	Abdomen in Normallage gebracht, bleibt auf der Stelle, leuchtend
150 Lux	wie oben, Reaktion langsamer	wie oben	wie oben	wie oben
200 Lux	etwa 50% +, die übrigen — oder indifferent. Reaktion sehr träge	wie oben	zum Teil im Versteck	wie oben, zum Teil umherlaufend
300 Lux	wie oben	wie oben	wie oben	wie oben, Emissionslicht wird schwächer
500 Lux	weniger als 50% +, manche gehen in einiger Entfernung vor der Lichtquelle aus dem Strahl	wie oben	alle im Versteck	wie oben, suchen aber Versteck auf
700 Lux	weniger als 15% +, die übrigen —	50% wie oben	keine Veränderung	alle im Versteck
1000 Lux	alle —	70% wie oben, schnellere Bewegungen	keine Veränderung	wie oben
1500 Lux	wie oben	alle wie oben, jedoch heftigere Bewegung	keine Veränderung	wie oben
2000 Lux	wie oben	wie oben	keine Veränderung	wie oben

1) Die in Leuchtstellung befindlichen ♀♀ wurden mit diffusem Oberlicht in den angegebenen Intensitäten beleuchtet.



Die ♀♀ beider Arten zeigten keine oder doch keine eindeutige skototaktische Reaktion. Das Verhalten des ♀ in Abb. 66a C 2 ließe eventuell vermuten, daß bei starker Annäherung an die schwarze Wand, diese wahrgenommen wird. Die Laufskizze der anderen ♀♀ (der Übersicht halber wurden nur insgesamt 2 Laufskizzen dargestellt) ähneln der Nr. 1; auch die Lage der Standpunkte bei beiden Arten nach 30 min lassen keine positive Aussage zu.

c) Experimentelles zum Tag-Nacht-Rhythmus der Imagines

Die Frage nach der Bedingtheit des Tag-Nacht-Rhythmus ist bei leuchtenden Tieren gemeinhin interessant und besonders wichtig, wenn man ihr Verhalten unter weitgehend normalen Bedingungen beurteilen will.

Es gibt zwei Meinungen über die Beziehung des Tag-Nacht-Rhythmus der Aktivität zum Leuchten der Leuchtkäfer-Imagines: 1. daß dieser Rhythmus ein weitgehend von unmittelbaren Umweltfaktoren unabhängiges periodisches Phänomen sei (MAST [82]), 2. daß die Periodizität durch Umweltsbedingungen modifiziert werden kann (ALLARD¹), BUCK [20], PERKINS [101], RAU [109], NEWPORT [95]).

Daß die normalerweise im Sommer auftretenden Temperaturwechsel für das Erscheinen der Imagines keine Rolle spielen, zeigte schon Tabelle 14. Die gleiche Tabelle zeigt auch, daß bei natürlichen Tageslichtintensitätsschwankungen (bei Bewölkung, bei Unwetter, verfrühtem Einbruch der Dunkelheit mit fortschreitender Jahreszeit usw.) die Aktivität früher einsetzt (bei vielen Gelegenheiten und bei ♂♂ und ♀♀ wiederholt registriert!). Umgekehrt rufen Vollmond, Straßenbeleuchtung und dergleichen keine Verzögerungen der Aktivitätsperiode oder gar Hemmungen der Aktivität hervor wie CZEPA [31] u. a. berichten. In diesem Zusammenhang möchte ich an die Zusammenstellung (Tabelle 15) erinnern, die anzeigt, daß die Imagines bei geringen Beleuchtungs-Intensitäten aktiv bleiben. Kontrollen an Fundstellen zeigen, daß selbst moderne Neonstraßenbeleuchtungen kaum eine Intensität von mehr als 15–20 lx erreichen, also nicht in den effektiven Störbereich fallen.

Die Versuchsserien (I–V) zu diesem Problem wurden bei unseren einheimischen Lampyriden (die Ergebnisse der anderen Autoren wurden vor allem bei der amerikanischen Lampyride *Photinus pyralis* gewonnen) bei einer konstanten Zimmertemperatur von 21° C (max. ± 2° C) und bei 100 % relat. Luftfeuchte durchgeführt (III–V vorwiegend mit *Lampyris*-♀♀, da die ♂♂ für Attrappenversuche dringend gebraucht wurden). Die Tiere befanden sich wenigstens 24 Stunden vor Versuchsbeginn bei normalem ungestörtem Tag-Nacht-Rhythmus im Versuchsgefäß (Petrischale mit 30 cm Ø und mit möglichst natürlichem Untergrund). Es wurde stündlich in manchen Fällen z. B. zu Beginn oder Ende der normalen Aktivitätsphase, ¼- oder ½stündlich kontrolliert. Die Serien wurden mehrmals wiederholt und über 24–72

1) Siehe Fußnote S. 484.

Stunden kontrolliert (die kurze Lebenszeit der Tiere ist zu berücksichtigen, die meist schon mehrere Tage im Freiland gelebt haben!). Die Anzahl der Versuchstiere unterschritt nicht 10 Stück.

Experimentelles zum normalen Tag-Nacht-Rhythmus (I)

Zunächst interessierten künstliche Intensitätsänderungen innerhalb des natürlichen Aktivitätsrhythmus.

a) Zwei Petrischalen (A und B) waren je mit ♂♂ und ♀♀ beider Arten besetzt. In B waren Kontrolltiere dem normalen Tagesrhythmus ausgesetzt (allerdings bei const. Luftfeuchtigkeit und Temperatur). A wurde ab 17.00 Uhr mit 500 lx diffusen Lampenlichtes bestrahlt (= die mittlere Tageshelligkeit des Labors). Alle Tiere waren zu dieser Zeit völlig inaktiv unter Laub und dergleichen versteckt. Die Kontrolltiere begannen um 20.50 Uhr zu leuchten, während die Tiere in A in ihren Verstecken blieben. Um 20.30 wurde A verdunkelt: nach 5–10 min waren alle ♂♂ aktiv, nach 15–20 min zeigten die sowieso trägeren ♀♀ volles sexuelles Appetenzverhalten (Leuchten auf exponiertem Platz in Leuchtstellung). A wurde nach 30 min Verdunkelung wieder mit gleicher Intensität bestrahlt: innerhalb 10 min waren alle ♂♂ in Verstecken verschwunden, die ♀♀ verharrten mit allmählich abnehmender Leuchtintensität eine kleine Weile in Leuchtstellung, waren aber nach 20 min in den Verstecken. Dieser Wechsel wurde bis gegen Mitternacht mit gleichem Erfolg wiederholt, als die Tiere nach Verdunkelung merklich langsamer wieder aktiv wurden (um 23.45 Uhr). Etwa zur gleichen Zeit stellten auch die Kontrolltiere ihre Aktivität ein (die ♂♂ früher als die ♀♀).

b) Versuchsbedingungen wie bei a). Die Tiere (A) wurden ab 17.00 ununterbrochen bis 24.00 Uhr mit 500 lx bestrahlt: sie blieben alle inaktiv, ohne zu leuchten. Ab 24.00 wurde verdunkelt: nach 3 min waren alle aktiv, die ♀♀ zeigten nach 15 min alle volles Appetenzverhalten (das erste schon nach 6 min). Sie leuchteten bis etwa 2.30 mit unverminderter Intensität und hörten allmählich kurz nach 3.00 Uhr zu leuchten auf und verkrochen sich, also nach etwa 2½–3 Stunden!! Die Kontrolltiere (B) waren gegen 21.00 Uhr aktiv und stellten ihre Aktivität gegen 23.30 Uhr allmählich ein.

Dauerdunkel (II). Bei Dauerdunkel nach vorherigem normalem Tag-Nacht-Rhythmus verließen die Tiere — gleich zu welcher Tageszeit — sofort oder innerhalb 1–2 Stunden ihre Verstecke, leuchteten aber nicht oder nur mit einem schwachen Glimmen (bei den ♀♀ vor allem die Larvenleuchtorgane), die ♀♀ suchten exponierte Stellen auf, verließen sie wieder oder verharrten dort ohne zu leuchten oft stundenlang in normaler Schreitstellung oder in Leuchtstellung. Etwa 2–3 Stunden vor der üblichen Zeit der Kontrollen wurden die Tiere maximal aktiv und zeigten normales sexuelles Appetenzverhalten, das vor Mitternacht abklang. Die weiteren Nacht-

stunden verhielten sie sich wie vorher beschrieben, meist keine Verstecke aufsuchend, wenig oder nicht aktiv.

Wenn auch der normale strenge Aktivitäts- und Leuchtrhythmus bei Dauerdunkel etwas gestört scheint, so bleibt doch im wesentlichen der 24stündig wiederkehrende Rhythmus erhalten, der aber in seiner Aktivphase durch Vorverlegen des Beginns etwas verlängert erscheint.

Dauerhell (500 lx) (III). Selbst bei mehrtägiger Dauerbeleuchtung blieben die Tiere (hier nur *Lampyrus*- und *Phausis*-♀♀) bewegungslos, nicht leuchtend, mehrere Stunden in gleicher Körperhaltung (in einem Fall 28 Stunden lang.)

Tag-Nacht-Umkehr (IV). Verdunkelte man die Gefäße nach mehrtägiger Dauerbeleuchtung zu irgend einer normalen Tageszeit (z. B. 8.00 morgens), so zeigten die Tiere (*Lampyrus*- und *Phausis*-♀♀) innerhalb 10—15 min vollständiges sexuelles Appetenzverhalten für etwa 3 Stunden. Diese Beobachtung veranlaßte mich, periodische, umgekehrte Tag-Nacht-Verhältnisse durch Beleuchtung bei Nacht (von 18.00 bis 8.00 Uhr mit 500 lx) bzw. Verdunkelung bei Tage (von 8.00 bis 18.00 Uhr) zu schaffen. Schon beim ersten Versuch, der der Dauerbeleuchtung (III) folgte, verhielten sie sich wie bei normalem Tag-Nacht-Rhythmus (d. h. aktiv bei Dunkelheit, inaktiv bei Beleuchtung), unter Beibehaltung der 2—3stündigen Aktiv- bzw. Leuchtphase.

Folgt dieser Versuch auf normalen Tag-Nacht-Rhythmus, so brauchen die Tiere 12 bzw. 24 Stunden zur Umstellung, da ja auf Tag wieder „Tag“ bzw. auf Nacht wieder „Nacht + Tag“ folgt.

Sechs-Stunden-Zyklus (V). Dieser verkürzte Zyklus wurde in den Beleuchtungsverhältnissen wie bei der Tag-Nacht-Umkehr durchgeführt (nur mit *Lampyrus*-♀♀). Auf eine nächtliche Dauerbeleuchtung (von 18.00—10.00 Uhr) folgte die erste 6stündige Dunkelphase, danach die gleichlange Beleuchtungsphase und so fort. Ergebnis: völlig normales Appetenzverhalten, gleich, ob die Dunkelperiode in die Tages- oder Nachtzeit fiel; die 2—3stündige Aktiv- bzw. Leuchtphase wurde eingehalten. Nach dieser Phase waren die ♀♀ nicht leuchtend, wenige anfangs ohne zu leuchten in Leuchtstellung, andere im Versteck und inaktiv. Während der Beleuchtungsperiode waren sie fast alle in den Verstecken und inaktiv, auch dann, wenn die unter normalen Bedingungen eintretende Aktivitätsphase mit der Beleuchtungsperiode zusammenfiel (also z. B. während der Beleuchtungsperiode von 16.00—22.00 Uhr).

Zum Schluß habe ich noch eine Versuchsserie mitzuteilen, die ich mit blinden *Lampyrus*-♀♀ durchführte. Die Augen der ♀♀ wurden in Narkose mit einem mit Ruß vermengten Shell-Lack überzogen, der unter dem Mikroskop auf seine Undurchlässigkeit für Licht geprüft worden war. Die Versuche wurden 36 Stunden nach der Behandlung begonnen.

a) Normaler Tag-Nacht-Rhythmus: Die ♀♀ begannen mit normalem Appetenzverhalten etwa 1—2 Stunden vor den Kontrolltieren, leuchteten bis gegen Mitternacht, suchten danach und bei Tage meist keine besonders lichtgeschützten Verstecke auf. Vergleiche dazu Verhalten der Tiere bei Dauerdunkel (II).

b) Dauerdunkel: kein Einfluß auf die ♀♀, Verhalten wie bei a).

c) Dauerhell: Verhalten wie bei a).

d) Tag-Nacht-Umkehr: Verhalten wie bei a).

3. Sexualdimorphismus

(morphologischer Vergleich der Augen bei ♂♂ und ♀♀) beider Arten

Trotz des in der Literatur immer wieder hervorgehobenen Dimorphismus in der Augenbildung der Lampyriden-♂♂ und -♀♀ (Abb. 67) gibt es noch keine morphologischen oder andere vergleichende Untersuchungen darüber (auch nicht bei den amerikanischen Lampyriden). Nur LEINEMANN [71] gibt die Facettenzahl vergleichend für die Geschlechter beider Arten an (*Lampyrus*: ♂ 2600, ♀ 700; *Phausis*: ♂ 2500, ♀ 300). EXNER [39] hat nur das *Phausis*-♂-Auge untersucht, und zwar die Morphologie und die physikalischen Eigenschaften des dioptrischen Apparates.

Im folgenden sollen vor allem die Augen beider Arten und der Geschlechter untereinander verglichen werden, um Beziehungen zur biologischen Funktionsweise festzustellen.

a) Morphologischer Bau, Schnittpunkt der optischen Achsen, Facettenzahl, Sehraum

Morphologischer Bau

Die Schnitte (Abb. 68 und 69)¹⁾ wurden im wesentlichen nach den bei DEL PORTILLO [103] ausführlich beschriebenen Praktiken angefertigt.

Die Abbildungen zeigen die grundsätzliche Gleichheit des morphologischen Baues der ♂♂-Augen bzw. der ♀♀-Augen beider Arten. Die Augen sind in ihrer Funktion typische Superpositionsaugen, in ihrem äußeren und inneren morphologischen Bau haben sie jedoch charakteristische Eigentümlichkeiten!

♂♂-Augen:

Dorsoventralschnitt (in der Ebene der größten ventralen Augenausdehnung; in Abb. 67a—b durch x x markiert):

Äußerer und innerer asymmetrischer Bau, stärkere Ausdehnung nach der ventralen Mediane, Orientierung der Facetten nach unten (etwa zu $\frac{2}{3}$), ungleichmäßige Krümmung der Augenoberfläche (dorsales Drittel stärker gekrümmt)

1) Nach der Auswertung der Schnitte fiel leider der Präparatenkasten einmal zu Boden, wodurch viele Schnitte unbrauchbar wurden, so vor allem die Längsschnitte der ♂♂-Augen. Deshalb fehlen hiervon die später vorgenommenen Mikroaufnahmen.

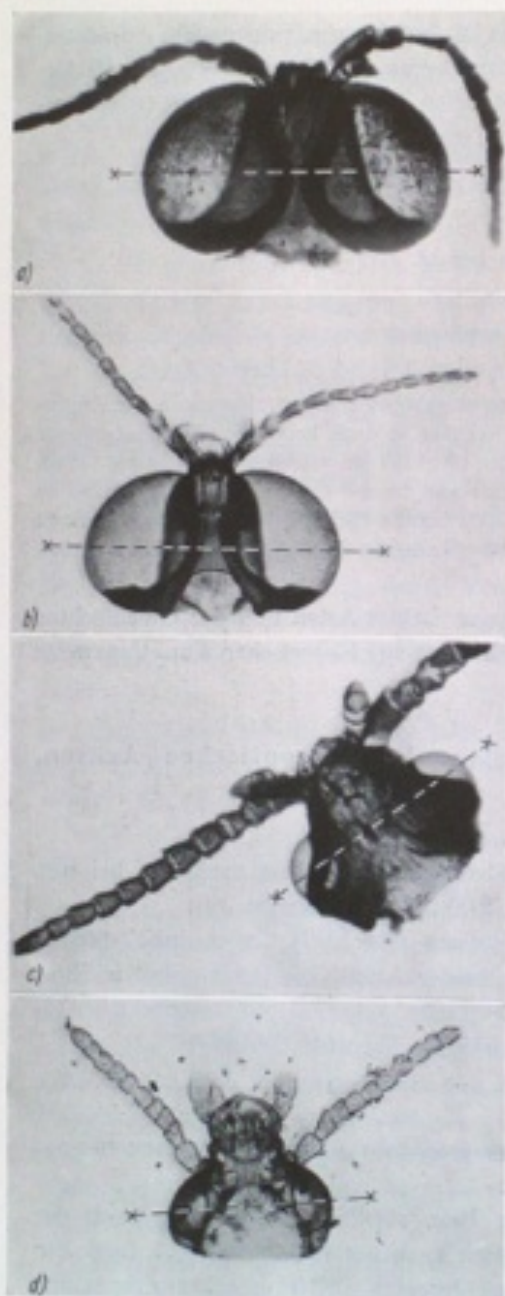


Abb. 67a—d. Augen beider Geschlechter und beider Arten total von ventral. a) *Lampyrus*-♂; b) *Phausis*-♂; c) *Lampyrus*-♀; d) *Phausis*-♀. × — — × Schnittebene der Abb. 68 und 69.

(Abb. 68a—b) zunehmende Längenentwicklung der Sehelemente nach ventral (z. B. Cornea und Kristallkegel ventral bei *Lampyrus* 110—115 μ , bei *Phausis* 95—100 μ , dorsal bei *Lampyrus* 55, bei *Phausis* 45—50 μ) (Abb. 70), zunehmende Ommatidienöffnungswinkel von ventral nach dorsal (Abb. 71).

Horizontalschnitt (in der Ebene der größten rostral-caudalen Augenausdehnung; etwa dem optischen Schnitt in Abb. 67a—b entsprechend).

Augen nach vorne gerichtet, fast radiärer, halbkreisförmiger äußerer Bau,

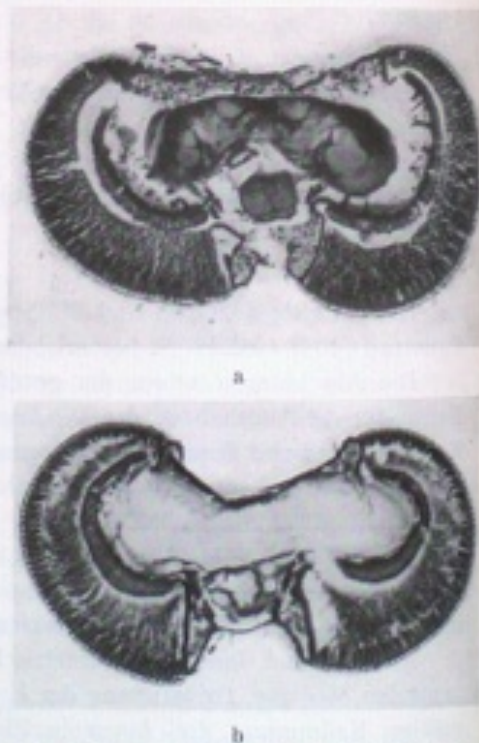


Abb. 68. Dorsoventralschnitte durch ♂♂-Augen: in der Ebene der größten ventralen Augenausdehnung (in Abb. 67a—b durch × — — × markiert). a) *Lampyrus*-♂; b) *Phausis*-♂.

der innere Bau entspricht jedoch nicht vollständig dem äußeren: Bei *Lampyrus* sind die Augen nach vorne orientiert (kleinere Winkel der optischen Achsen, größere Radien = relativ geringere Krümmung), während die Augen der *Phausis*-♂♂ seitlich am besten entwickelt sind (Abb. 70).

♀♀-Augen:

Augen beider Arten etwas nach ventral vorne orientiert und äußerlich in Horizontal- und Dorsoventralrichtung radiär symmetrisch gebaut (Abb. 69a—d); bei *Phausis* entspricht im Horizontalschnitt der innere Bau dem äußeren radiär symmetrischen (Abb. 69d und 73b), nicht aber in dorsoventraler Richtung (Abb. 69c und 73b). Die Augen von *Lampyrus* sind in beiden Schnittrichtungen innerlich asymmetrisch zur äußeren Radiärsymmetrie entwickelt (Abb. 69a—b, 73a).



Abb. 69a—d. Schnitte durch die ♀♀-Augen beider Arten.

- a) *Lampyrus*-♀: Dorsoventralschnitt.
- b) *Lampyrus*-♀: Horizontalschnitt.
- c) *Phausis*-♀: Dorsoventralschnitt.
- d) *Phausis*-♀: Horizontalschnitt.

Schnittebene der Dorsoventralschnitte in der größten ventral-dorsalen Augenausdehnung (in Abb. 67c—d durch × — — × markiert). Schnittebene der Horizontalschnitte in der größten rostral-caudalen Augenausdehnung (etwa dem optischen Schnitt in Abb. 67e—d entsprechend).



Schnittpunkt der optischen Achsen

Die Ergebnisse der Abb. 72 und 73 wurden mittels Mikroprojektion der Schnittpräparate bei etwa 1000facher Vergrößerung erhalten. Von jedem 4. Ommatidium wurde ein Brennsstrahl eingezeichnet.

Die Brennsstrahlen konvergieren — ungeachtet der asymmetrischen Bauweise — in Längs- und Querrichtung bei ♂♂ und ♀♀ beider Arten in einem Punkt, bilden also nirgends Brennflecken. Der Brennpunkt aller optischen Achsen ist nach oben, außer

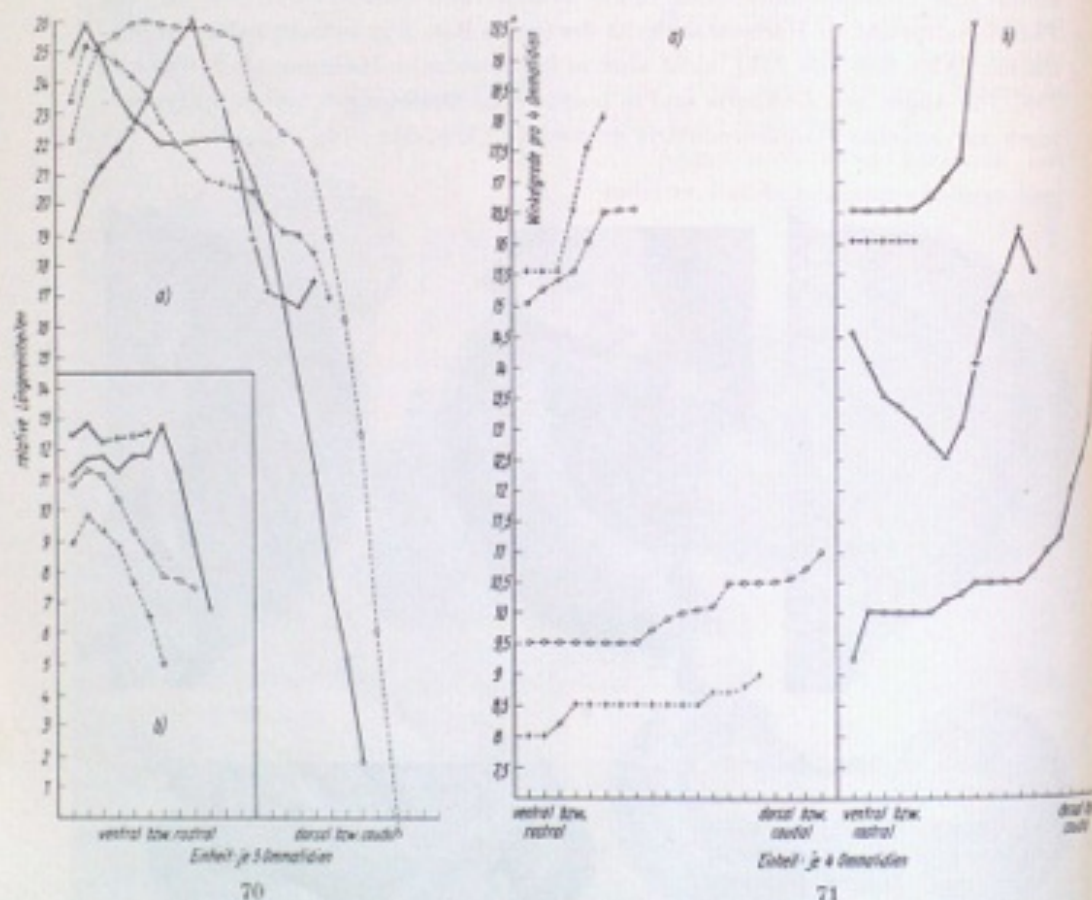


Abb. 70. Längen der optischen Achsen. a) *Lampyris*- und *Phausis*-♂♂; b) *Lampyris*- und *Phausis*-♀♀. ······ *Lampyris* vom ventralen zum dorsalen Augenrand; + ··· + ··· + *Lampyris* vom rostralen zum caudalen Augenrand; ·—·—· *Phausis* vom ventralen zum dorsalen Augenrand; + — + — + *Phausis* vom rostralen zum caudalen Augenrand.

Abb. 71. Ommatidienwinkel von ventral nach dorsal bzw. von rostral nach caudal in den auf S. 502 angegebenen Schnittebenen. a) von *Lampyris*-♂♂ (unten) und -♀♀ (oben); b) *Phausis*-♂♂ (unten) und -♀♀ (oben). Zeichen wie Abb. 70.

beim *Phausis*-♀ auch etwas nach hinten verschoben und fällt somit nicht mit dem Krümmungsmittelpunkt zusammen. Da die Corneae der Facetten gleich groß sind, müssen die Winkelwerte nach oben resp. nach hinten zu größer (Abb. 71), die Radien aber kleiner werden (Abb. 70). Das führt außerdem dazu, daß die Brennsstrahlen nicht überall lotrecht zur Augenoberfläche stehen können. Auffallenderweise stehen sie nur nach ventral und vorne senkrecht zur Oberfläche.

Facettenzahl

Da Corneae und Kristallkegel fest verwachsen sind (pseudocoene Augen), so kann man bei frischen, sorgfältig bis zu den Augenrändern gekappten Augen den dioptrischen Apparat des ganzen Auges von den Sinneszellen durch Auspinseln völlig isolieren. So vorbereitete Augen wurden peripher eingeschlitzt, auf übliche Weise eingebettet und zwischen Objektträger und Deckglasplan gedrückt. Solche Präparate wurden mikroprojiziert und die Facetten von je 10 Augen ausgezählt.

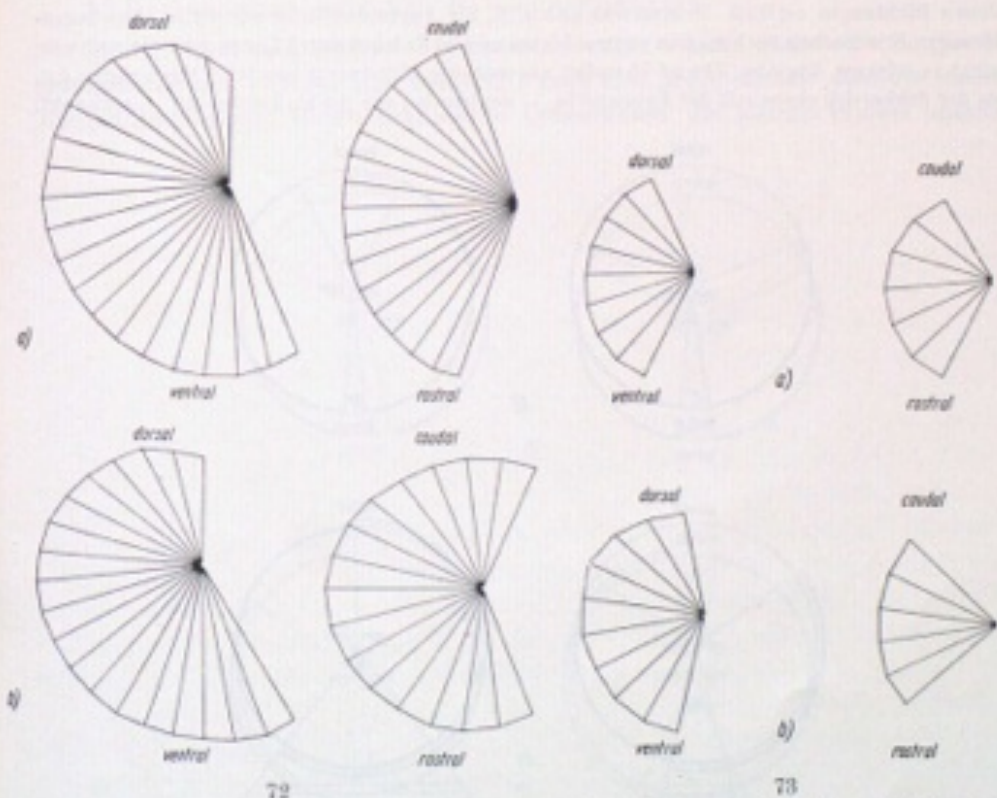


Abb. 72. Schnittpunkt der optischen Achsen an Hand von Dorsoventral- (links) und Horizontalschnitten (rechts): *Lampyris*-♂♂ (a), *Phausis*-♂♂ (b). Jeder 5. Brennsstrahl ist eingezeichnet.

Abb. 73. Schnittpunkt der optischen Achsen an Hand von Dorsoventral- und Horizontalschnitten: *Lampyris*-♀♀ (a), *Phausis*-♀♀ (b). Jeder 5. Brennsstrahl ist eingezeichnet.

Das Mittel betrug bei *Lampyris*-♂♂ 3412, bei *Phausis*-♂♂ 2750 Facetten, bei *Lampyris*-♀♀ 605, bei *Phausis*-♀♀ 375 Facetten. Die Augen sind unterschiedlich groß (besonders große Unterschiede bei *Phausis*-♀♀), so daß bei den ♂♂ beider Arten Abweichungen vom Mittel bis zu 10% vorkommen, bei *Lampyris*-♀♀ bis zu 15%, bei *Phausis*-♀♀ bis zu 30%. Das Verhältnis der Facettenanzahl von *Lampyris*-♂ zu *Phausis*-♂ ist wie 1,24:1, zwischen *Lampyris*-♀ und *Phausis*-♀ wie 1,61:1. Die Augenoberfläche des *Lampyris*-♂ ist im Mittel um 5,64mal größer als die seines ♀, beim *Phausis*-♂ um 7,34mal größer (die Facettengröße ist in beiden Geschlechtern gleich: etwa $25 \mu \varnothing$).

Sehraum

Der Sehraum wurde an Hand der Pseudopapillen bestimmt (vgl. v. BUDENBROCK [25]). Die mikroskopischen Schnitte waren für diese Bestimmung unbrauchbar, weil sie vertikal bzw. horizontal geführt waren, während die Maximalausdehnung der Facetten nicht immer genau in diesen Richtungen verläuft. So erstreckt sich z. B. die Augenoberfläche der ♂♂ in einer bogenförmigen Erweiterung nach median ventral hinten und ist dadurch durch Längs- oder Querschnitte nicht zu erfassen. Die Abb. 74 und 75 stellen angenäherte Mittelwerte von je 10 Exemplaren dar, da der Sehbereich etwas mit der Augengröße — weniger bei den ♂♂ als bei den ♀♀ — schwankt.

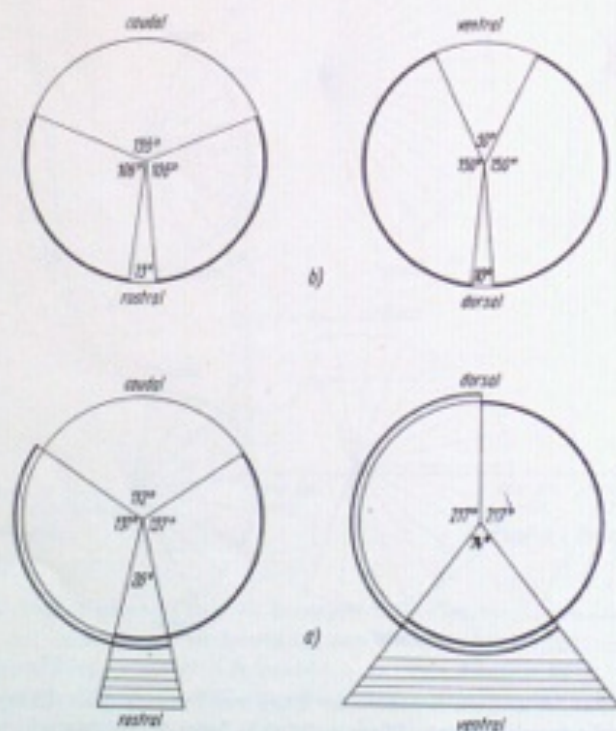


Abb. 74. Sehraum von *Lampyris*-♂♂ (a) und -♀♀ (b): rechts: von dorsal nach ventral, links: von rostral nach caudal. Binokularer Sehraum schraffiert.

Der Sehraum der Augen der ♂♂ beträgt in vertikaler (dorsoventraler) Richtung meist 360° , in horizontaler Richtung (von vorne nach hinten) bis 250° , mit einer Sehraumlücke am Hinterkopf (Verwachsungsstelle mit dem Thorax). Der Sehraum beider Augen überschneidet sich ventral und vorne. Der binokulare Sehraum beträgt bei *Phausis* bis 60° ventral, bis 20° vorne; bei *Lampyris* $70-75^\circ$ ventral, bis 30° vorne.

Der Sehraum der *Phausis*-♀♀ ist in horizontaler und vertikaler Richtung dank des gleichmäßigen Baues etwa gleich ($200-250^\circ$), der der *Lampyris*-♀♀ ist in vertikaler Richtung meist größer als in horizontaler (bis $\frac{1}{2}$ mal). Der Sehraum der ♀♀ beider Arten hat oben und unten bzw. vorne und hinten Lücken, von denen jeweils die hinteren und ventralen größer sind. Einen binokularen Sehraum gibt es bei den ♀♀ nicht.

b) Beziehungen zwischen Bau und Funktion

In der Regel sind typische Superpositionsaugen kugelig gestaltet, dem gleichmäßigen radialen äußeren Bau entspricht auch eine große bis fast absolute innere Baugleichmäßigkeit: Gleich entwickelte Ommatidien, die gleiche Winkel mitein-

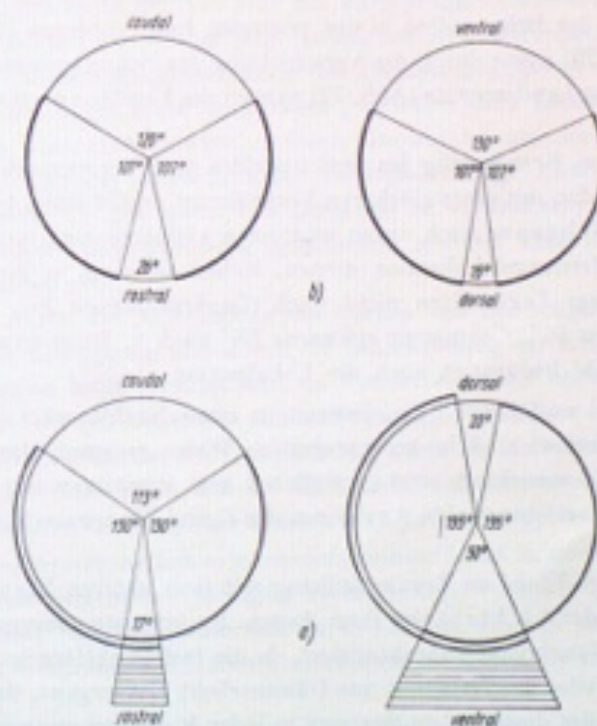


Abb. 75. Sehraum von *Phausis*-♂♂ (a) und -♀♀ (b). Bemerkungen wie bei Abb. 74.

ander bilden und keine gegenseitigen Verschiebungen erfahren, sie stehen infolgedessen radial, senkrecht zur Oberfläche des Auges, ihre optischen Achsen schneiden sich fast in demselben Punkt — jede Spezialisierung verschwindet fast vollständig.

Einem solchen Bautyp kommen die Augen der ♀♀ beider Arten nahe; die der ♂♂ haben gegenüber dem normalen morphologischen Bautyp der Superpositionsaugen enorme Umwandlungen erfahren und sind zu hoch spezialisierten Organen geworden, die fast die ganze Kopfoberfläche einnehmen.

Die auffälligste Veränderung ist die Ausdehnung der ♂♂-Augen nach der ventralen und frontalen Mediane, mit der eine erhebliche allseitige Erweiterung des Gesichtsfeldes, aber besonders nach unten und vorne erreicht wird. Neben der Vergrößerung der Augenfläche ergeben noch 2 weitere Fakten eine Gesichtsfelderweiterung: Zunehmende Verlängerung der Brennradialen von dorsal resp. hinten nach ventral resp. vorne (Abb. 70), Verschiebung der Ommatidien aus der Senkrechten zur Augenoberfläche (vgl. Schnittpunkt der optischen Achsen mit der Augenoberfläche, Abb. 72). Durch diese beiden Methoden wird eine verschiedenartige Krümmung der Augenoberfläche und damit indirekt eine Gesichtsfelderweiterung erzielt. Daneben gelingt es gleichzeitig mit beiden Methoden das Auge ganz besonders nach ventral, aber auch nach vorne zu orientieren; denn durch das Vergrößern bzw. Konstanthalten der Brennradialen in der ventralen bzw. vorderen Hälfte des Auges einerseits (Abb. 70) sowie durch die Verschiebung des Schnittpunktes der optischen Achsen nach dorsal andererseits (Abb. 72) werden die Facetten nach unten und vorne ausgerichtet.

Die besondere Erweiterung des Gesichtsfeldes nach der ventralen und frontalen Mediane, verbunden mit einer stärkeren Vorwölbung, ergibt einen besonders großen binokularen Sehraum nach unten und einen kleineren nach vorne, die hervorragend der Entfernungslokalisation dienen, stehen sie doch in ihrer Entwicklung denen räuberischer Taginsekten nicht nach (*Laphria gibbosa* 25°, *Bembix rostrata* 35°, *Nepa cinerea* 54°, *Calopteryx splendens* 88° nach v. BUDDENBROCK [24]). Die hohe Facettenzahl begünstigt noch die Lokalisation.

Diese beiden auffälligen Spezialisierungen eines Nachtinsekts (Rundsichtauge, binokularer Sehraum) sind in hervorragender Weise geeignet, das Erkennen des leuchtenden ♀ zu erleichtern und ermöglichen erst zusammen mit dem typischen Flug der ♂♂ (s. dort) das exakte Anvisieren des ♀ und die genaue Landung bei demselben.

Eine wichtige Frage im Zusammenhang mit dem aktiven Sexualverhalten der ♂♂ ist die nach der Lichtstärke ihrer Augen. Superpositionsaugen werden ja allgemein als Lichtfangorgane charakterisiert, da die fast punktförmige Oberfläche des perzipierenden Teiles der Netzhaut das Dämmerlicht konvergiert, das auf einer viel größeren Fläche des dioptrischen Systems in jeder Richtung gesammelt wird. Trotz der enormen Abweichung der ♂♂-Augen vom typischen radiären Bauplan sammelt

die vergrößerte Augenoberfläche alles Licht in einem Punkt. Eine besonders reiche Tracheenverzweigung zwischen der Basalmembran und der Lamina ganglionaris (besonders in den nach ventral gerichteten $\frac{2}{3}$ des Auges) können als Tracheentapetum gedeutet werden (leider nicht in den Mikrophotos sichtbar). Diese Ausbildung der Tracheen fehlt bei den ♀♀ beider Arten. Die Lichtstärke dürfte durch diese beiden morphologischen Besonderheiten ganz beträchtlich erhöht werden.

Das Auflösungsvermögen bzw. die Sehschärfe ist von der Zahl der Facetten in einem bestimmten Winkelraum abhängig, ist also um so größer, je kleiner der Winkel ist, den das Einzelommatidium einschließt. Bei gleicher Augengröße ist also das Engwinkelauge dem Weitwinkelauge überlegen; letzteres ist aber lichtstärker. Auflösungsvermögen resp. Sehschärfe und Lichtstärke sind demnach an zwei sich widersprechende Bedingungen geknüpft, für die es einen Ausweg zu finden gilt, wenn beides hoch entwickelt sein soll. Die Lösung des Problems geschieht im Lampyriden-♂-Auge in einer ausgezeichneten Weise: 1. Die Winkel werden nach ventral und vorne verkleinert (Erhöhung der Sehschärfe), 2. durch Vergrößerung der engwinkligen Facetten in der Längsachse bleibt die Facettenoberfläche gleich breit (keine Minderung der Lichtstärke). Die Sehschärfe bzw. das Auflösungsvermögen des ♂-Auges ist in der Tat sehr gut ausgeprägt, unterscheidet es doch verschieden ausgebildete Leuchtfelder beim Anflug des ♀ (s. Attrappenversuche). Dabei ist interessant, daß sich die Winkelwerte des *Phausis*-♂-Auges in der hinteren und oberen Hälfte des Auges stark vergrößern gegenüber dem *Lampyris*-♂-Auge, die Sehschärfe also wesentlich mindern müssen. Darauf könnte die Unfähigkeit des *Phausis*-♂ zurückgeführt werden, keine verschiedenartige Leuchtfelder wahrzunehmen, d. h. seine ♀♀ mit denen von *Lampyris* zu verwechseln, wenn man nicht grundlegend andere (phylogenetisch primitivere) nervöse Verhältnisse dafür verantwortlich machen will.

Durch die durch die Abwandlung der Cornea von der Kugelgestalt hervorge-rufene ungleiche Krümmung und durch die Schiefstellung der Kristallkegel könnte das Formensehen beeinträchtigt sein, da Verzerrungen der abgebildeten Formen zu erwarten sind. Die (im Gegensatz zu den *Phausis*-♂♂) exaktere Orientierung nach Dunkelflächen (s. Skototaxis) bei *Lampyris*-♂♂ werde ich als besseres Formensehen der *Lampyris*-♂♂. Dazu paßt, daß sie die Leuchtflächenanordnung der ♀-Leuchtorgane als artisolierenden Auslöser erkennen (s. Lichtattrappenversuche).

Die Attrappenversuche mit monochromatischem Licht (s. dort) bzw. die Phototaxisversuche mit verschieden farbigem Licht (s. dort) sprechen nicht nur für die Rezeption dieser Wellenlängen des sichtbaren Lichtes, sondern im Falle der selektiven Auswahl bestimmter Farbleuchtattrappen auch für Farbentüchtigkeit der ♂♂-Augen.

Die morphologisch feine Differenzierung der ♂♂-Augen (gegenüber den fast ursprünglich gebauten ♀♀-Augen) muß als eine Adaptation an das Sexualverhalten

aufgefaßt werden, sind doch durch Gesichtsfelderweiterung, binokularen Sehraum, Lichtstärke und Sehschärfe der Augen alle gestellten Aufgaben in hervorragender Weise gleichzeitig gelöst.

II. Analyse des „♀-Schemas“

Unter dem sogenannten „♀-Schema“ soll der angeborene auslösende Mechanismus (AAM) des ♂ verstanden werden, der bestimmte Schlüsselreize des ♀ als eine einfache Reizkombination auswählt und zusammenfaßt. Als Grundlage für die Analyse dieses Schemas dienten die Beobachtungen über das normale Sexualverhalten beider Arten im Freiland und im Labor (Kap. D I). Neben den optischen wurden auch die olfaktorischen und taktilen Reizkomponenten geprüft. Um aber Aussagen über die Wirksamkeit der einzelnen Reize machen zu können, mußte versucht werden, die fraglichen Reizkomponenten möglichst isoliert den ♂♂ anzubieten. Die folgenden Untersuchungen und Experimente wurden entweder im natürlichen Biotop oder, wenn eigens erwähnt, im Labor unter möglichst natürlichen Bedingungen und während der nächtlichen Aktivphase durchgeführt. Die Ergebnisse der Experimente mit frei fliegenden ♂♂ können natürlich nur qualitativer Art sein, waren jedoch wichtig als Ausgangspunkte für die Versuchsserien im Labor.

1. Auslösende Wirkung des ♀-Lichtes

a) Versuche mit natürlichem ♀-Licht

Um die Frage nach der viel diskutierten Funktion des ♀-Lichtes befriedigend beantworten zu können, mußte der Anflug der ♂♂ unter Ausschaltung aller nicht-optischen (vor allem olfaktorischen) Reize studiert werden. Das versuchte ich auf folgenden Wegen im Freiland und Labor bei beiden Arten:

1. Isolierung der ♀♀ in luft- und duftdicht schließenden Wägegläsern mit eingeschlifftenem Deckel.

2. Indirekte Darbietung des ♀-Lichtes, indem dieses, durch Spiegelkombinationen etwa 20 cm vom verdeckten ♀ entfernt, senkrecht nach oben reflektiert wurde. Diese Methode wurde auch mit der 1. kombiniert.

3. Anbieten künstlicher Lichtquellen von etwa der gleichen Intensität wie die des ♀-Lichtes. Ich verwendete Taschenlampenbirnen, deren Spektrum sich über das ganze sichtbare Licht erstreckte. Die von Batterien gespeiste Birnenserie strahlte das Licht ohne irgendeine Maske aus und ohne das für die Leuchtorgane der jeweiligen ♀♀ artspezifische Leuchtflächenmuster, wie ich es dann später bei den Lichtattrappen verwendete (s. dort).

In allen 3 Fällen flogen die ♂♂ die isolierten ♀♀, das „isolierte“ ♀-Licht, auch das künstliche Licht direkt und exakt an. Das künstliche Licht der Birnen aber war bei weitem nicht so wirksam wie das Licht der anderen Versuchsanordnungen.

Die 2. Versuchsanordnung, die das Auffinden des ♀ auf olfaktorischem Wege nicht ausschließt, führte trotzdem nicht zum Zusammentreffen der beiden Geschlechter, obwohl sie sich bis auf etwa 20 cm genähert hatten.

Während dieser Versuche fiel mir auf, daß *Phausis*-♂♂ auch *Lampyris*-♀-Licht anfliegen, während die *Lampyris*-♂♂ das *Phausis*-♀-Licht nicht beachtetten. Dies stellte ich auch öfter im Freiland fest, wo ich *Phausis*-♂♂ bei *Lampyris*-♀♀ fand, die längere Zeit (gelegentlich bis über 1 Stunde) mit dem artfremden ♀ ohne Erfolg zu kopulieren versuchten. Spätere quantitative Versuche (Lichtattrappen) sicherten dieses Beobachtungsergebnis. Mehrere *Phausis*-♂♂ sah ich intensive Kopulationsversuche (mit ausgestülpten, suchenden Kopulationsorganen und dem bei der Kopula erwähnten Verhalten des ♂) an einer *Phausis*-♀-Puppe machen.

Zuletzt sei eine Beobachtung erwähnt, die ebenfalls die starke Anziehung durch Licht demonstriert: 10 cm neben ein kopulierendes *Lampyris*-Paar wurde ein *Lampyris*-♀ gebracht, das bald hell leuchtete. Das ♂ gab die Kopulationsstellung auf, blieb aber noch in Kopula mit dem ♀ und zog es mit auf das leuchtende ♀ zu, bestieg nun dieses, immer noch in Kopula mit dem nichtleuchtenden ♀.

Diese Beispiele scheinen auszuschließen, daß bei *Phausis* ein artspezifischer sexuell stimulierender ♀-Geruchsstoff vorkommt. Sie zeigen auch für *Lampyris* einen vom ♀-Geruch unabhängigen sexuellen Effekt des ♀-Lichtes, ja des Lichtes überhaupt. Das Licht ist der alleinige Auslöserreiz für den Anflug der ♂♂.

b) Physikalische Eigenschaften des Lichtes beider Arten

Voraussetzung für Versuche mit Lichtattrappen waren Untersuchungen über die physikalischen Qualitäten des Leuchtkäferlichtes. Da alle Entwicklungsstadien beider Arten leuchten (außer den *Lampyris*-♂♂) und gleichzeitig während der Schwärmzeit der ♂♂ beider Arten im Biotop der Tiere vorkommen, wurden diese Untersuchungen für alle Stadien durchgeführt.

Spektralbereich

Viele Autoren haben Aussagen über Spektrum und Farbe des Leuchtkäferlichtes gemacht. Nach MURRAY¹⁾ ist das Licht von *Lampyris noctiluca* monochromatisch und nicht weiter aufspaltbar. Nach NEWPORT [95] ist das *Lampyris*-Larvenlicht grünlich, nach LEHMANN²⁾ besitzt das *Lampyris*-Licht rote, gelbe und grüne Komponenten; nach DE BELLESME [6] fehlt violett, rot ist reichlich, grün maximal vertreten; CONROY [30] macht die einzigen genauen Angaben bei unseren einheimischen Leuchtkäfern, leider an einem nicht näher bezeichneten englischen „Glow-worm“, nach seinen Beschreibungen zu schließen, bei einer Larve von *Lampyris noctiluca* (vgl. Tabelle 16). Später berichtet DUBOIS³⁾, daß nicht nur die Spektren innerhalb der Arten, sondern

1) MURRAY, J.: Experimental researches on the light and luminous matter of the glow-worm etc., Glasgow 177 pp.

2) LEHMANN: Zur *Lampyris*-Preisfrage, Nova Acta Leop. Carol. 30, 113–114, 1862.

3) Zitat aus HARVEY [55].

bei den verschiedenen Entwicklungsstadien innerhalb des Individuums verschieden seien und führt das auf Unterschiede in der Lichtintensität zurück. Das *Lampyris*-Licht soll blau sein. MEISSNER [91] konstatiert für die Larve von *Lampyris* grünes Licht, während KNAUER [68] für Lampyriden (ohne Namensangabe) bläuliches Licht angibt. Für *Phaenicia* konnte ich in der Literatur nirgends Angaben finden.

Im folgenden gebe ich eine chronologische Zusammenstellung (zum Teil nach BUCK [22]) über den Spektralbereich bisher untersuchter Leuchtkäfer (vorwiegend amerikanischer Arten), über die Autoren und deren Untersuchungsmethode.

Tabelle 16.

Spezies	Wellenlängenbereich in m μ	Methode	Autoren
<i>Photinus spec. (?)</i>	487—656	V	YOUNG 1870
English glow-worm (Larve von <i>Lampyris</i> ?)	518—656	V	CONROY 1882
<i>Pyrophorus noctilucus</i>			
Thorax	468—640	V	LANGLEY und VERT 1890
Abdomen	463—663	V	
<i>Photinus pyralis</i>	525—640	P	IVES u. COBLENTZ 1910
<i>Photinus pyralis</i>	ca. 535—620	V	McDERMOTT 1910
<i>Photinus consanguineus</i>	ca. 550—615	V	McDERMOTT 1910
<i>Photuris pennsylvanica</i>	ca. 540—615	V	McDERMOTT 1910
<i>Phengodes laticollis</i>	511—645	V	McDERMOTT 1912
<i>Photinus consanguineus</i>	525—640	P	COBLENTZ 1911, 1912
<i>Photuris pennsylvanica</i>	510—610	P	COBLENTZ 1911, 1912
Glow-worm (?)	529—586	P	RAMDAS u. VENKATESH- WARAN 1931
Glow-worm (?)	469—588	P	BROOKS 1940
<i>Photinus zanthophotis</i> <i>catherinae</i> ♂	535—640 (P)	520—655 (V)	max 585 BUCK 1941
Dasselbe			max 580 BUCK 1941
<i>Photinus pallens</i> ♂	515—642,5 (P)	515—665 (V)	max 577,5 BUCK 1941
<i>Photinus pallens</i> ♀	520—645 (P)	512,5—655 (V)	max 577,5 BUCK 1941
<i>Photinus synchronus</i> ♂	515—645 (P)	520—655 (V)	max 585 BUCK 1941
<i>Photinus variabilis</i> ♂	520—660 (P)	522,5—665 (V)	max 580 BUCK 1941
<i>Photinus flavilimbatus</i> ♂	—	527,5—620 (V)	— BUCK 1941
<i>Photinus cerasus</i> ♂	—	535—620 (V)	— BUCK 1941
<i>Photinus evanescens</i> ♂	—	535—655 (V)	— BUCK 1941
<i>Photinus gracilobus</i>	—	507,5—655 (V)	— BUCK 1941
<i>Diphotus unicus</i>	—	505—645 (V)	— BUCK 1941
<i>Diphotus montani</i>	—	515—620 (V)	— BUCK 1941
<i>Diphotus semifuscus</i>	—	512,5—655 (V)	— BUCK 1941
<i>Photuris jamaicensis</i> ♂	ca. 127,5 (P)	—	— BUCK 1941
<i>Photuris jamaicensis</i> ♀	—	522,5—655 (V)	— BUCK 1941
<i>Pyrophorus glagioph-</i> <i>thalmus</i>			
Thorax	505—650 (P)	497,5—655 (V)	max 585 BUCK 1941
Abdomen	540—645 (P)	515—655 (V)	max 595 BUCK 1941
<i>Phengodes spec.</i>	—	510—590 (V)	— BUCK 1941

V = visuelle Methode; P = photographische Methode zur Bestimmung des Spektralbereichs; ? = keine Artangabe.

Die ungenauen, subjektiven, sich oft widersprechenden Angaben ausschließlich älterer Autoren über die einheimischen Lampyriden sind für meine Zwecke nicht verwertbar.

Technisches: Das Licht der Tiere wurde durch ein Spektroskop (Zeiss Pupillen-Spektroskop), das mit einem Anschlußstück am Kameraobjektiv (Objektiv: Makro Kilar 1 : 3,5/40 mm; Kamera: Exakta Varex IIa) befestigt war, auf den hochempfindlichen panchromatischen Ilford-Film (HP8 27/10° DIN) aufgenommen. Das Durchleiten des relativ schwachen Tierlichtes durch die vielen optischen Systeme machte Expositionszeiten bis zu 30 min notwendig. — Die lange Belichtungszeit führte zu aufnahmetechnischen Komplikationen, die mit der Eigenart des tierischen Aufnahmeobjektes zusammenhängen. Wie erwähnt, leuchten Larven gewöhnlich zu völlig unberechenbaren, kurzen Zeiten und nur in ungestörtem Zustand. Von ihnen auf photographischem Wege Spektren zu erhalten war nur in den Zeiten unmittelbar vor der Häutung möglich, wenn sie bei dauernder leichter mechanischer Reizung kontinuierlich gleichhell leuchteten. Dieselbe Methode ließ sich bei den Puppen anwenden. Bei den ♀-Imagines waren die Aufnahmen am schwersten zu machen; denn zunächst leuchten sie nur in ihrer Aktivitätsperiode, hörten aber bei jeder Störung (z. B. leichten Erschütterungen; Versuch, sie vor dem Spektroskopspalt zu fixieren) wieder auf. Es blieb nur der eine Weg, sie völlig ungestört während ihrer Leuchtperiode (meist im Freiland) vor den Spektroskopspalt zu bringen. Jede Bewegung des Leuchtorgans aus dem Spaltbereich wurde dabei Fehlaufnahme. Zur Aufnahme des *Phaenicia*-♂-Lichtes wurden die ♂♂ dekapiert oder das isolierte Abdomen mit dem Leuchtorgan leicht gequetscht und so vor dem Spalt fixiert.

Dadurch, daß über das aufgenommene Spektrum eine Wellenlängenskala mit aufphotographiert wurde, war es nicht notwendig zur Bestimmung des Spektralbereiches und zur Identifizierung der Schwärzungen mit den betreffenden Wellenlängen den Spalt möglichst weit zu schließen. Der Spalt blieb bei allen Aufnahmen maximal geöffnet, ebenso die Blende des Kameraobjektives. Im übrigen wurden alle aufnahmetechnischen Vorkehrungen für alle Aufnahmen konstant gehalten, die exponierten Filme wurden alle im gleichen Tank bei gleichen Bedingungen entwickelt (Ilford I D — 11 Fine Grain Developer, 14 min bei 20° C).

Die Spektralanalyse auf dem schwierigen photographischen Wege wurde wegen ihrer Objektivität der subjektiven Beobachtung (Purkinje Effekt u. a.) vorgezogen. Außerdem erlaubte sie gleichzeitig eine vergleichende Bestimmung der Energieverteilung des Spektrallichtes an Hand der Schwärzungen des Filmes.

Ergebnisse: Die Spektren beider Arten und in allen Entwicklungsstadien liegen im gleichen Bereich des sichtbaren Spektrums als ein kontinuierliches Band von etwa 500—660 m μ . Einzelheiten sind in den Schwärzungskurven der Spektren der Abb. 76—78 zu sehen. Die Ergebnisse wurden an Hand von Aufnahmen von jeweils mehreren (wenigstens 5) Exemplaren jeder Entwicklungsstufe gesichert.

Spektrale Energieverteilung des Emissionslichtes

Die Grundlage für die Bestimmung der Energieverteilung im Spektralband der Emissionsspektren der Tiere waren die durch obige Methode erhaltenen Filmschwärzungen. Die Verteilung der Dichte der Schwärzungen im Spektralband entspricht der Lichtenergie der einzelnen Wellenlängen bei der Voraussetzung gleichmäßiger Farbempfindlichkeit des Filmmaterials, die

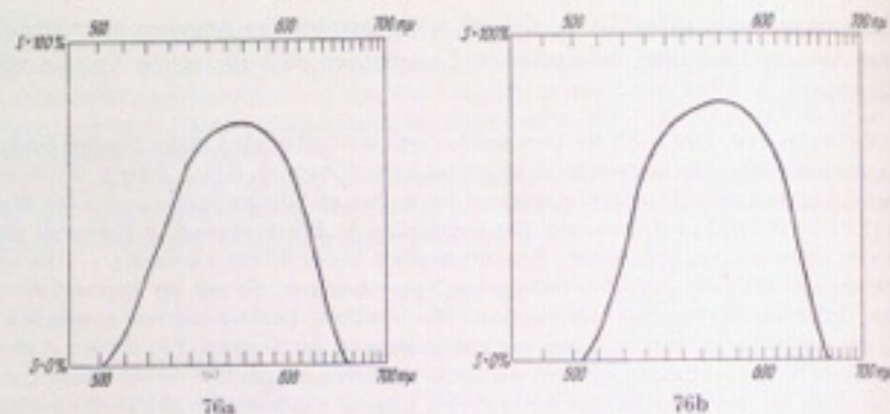


Abb. 76a. Spektralenergiekurve des Emissionslichtes der *Lampyris*-Larve. Exposition: 5 min. Ordinate: Schwärzung der Filmschicht (S); Abszisse: Wellenlängenbereich in μm .

Abb. 76b. Spektralenergiekurve des Emissionslichtes der *Phausis*-Larve. Exposition: 5 min; Zeichen wie Abb. 76a.

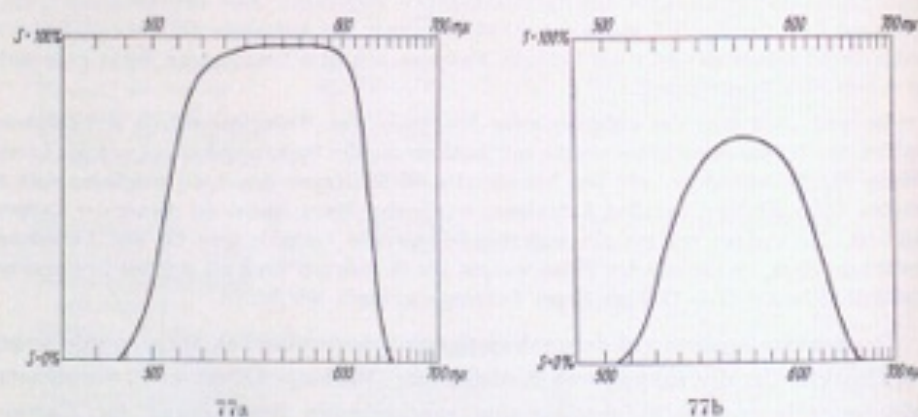


Abb. 77a. Spektralenergiekurve des Emissionslichtes des *Lampyris*-♀. Exposition: 5 min; Zeichen wie Abb. 76a.

Abb. 77b. Spektralenergiekurve des Emissionslichtes des *Phausis*-♀. Exposition: 5 min; Zeichen wie Abb. 76a.

beim panchromatischen Ilford-Film gegeben ist. Die Schwärzungsdichte des Spektrumbandes wurde photoelektrisch gemessen¹⁾.

Die Abb. 76—78 zeigen den direkten Meßwert der Schwärzungen der Filmschicht. Da die Ausdehnung der Spektren in einem Bereich liegt, in dem die Film-

1) Die Messungen der Schwärzungsdichte wurden mit einem Zeiss-Schnellphotometer mit Steinheil Registriergerät und Photomultiplier IP 28 durchgeführt. Herrn Dr. Eichhoff, Anorganisches Institut der Universität Mainz, danke ich herzlich für die Bereitstellung der Apparaturen, für die Einführung in die Meßtechnik und die Hilfsbereitschaft beim Bedienen der Instrumente.

schicht fast gleich stark sensibel ist, so entsprechen die Meßwerte weitgehend den absoluten Gegebenheiten, d. h. dem Maximum an Schwärzungsdichte entspricht ein Energiemaximum des Emissionslichtes der Tiere, dem nahezu symmetrischen Verlauf der Kurve entspricht eine gleichmäßige (starke) Abnahme der kurzwelligen und langwelligen Bestandteile des Spektrums außerhalb dieses Maximumwertes. Die Maxima liegen bei beiden Arten und bei allen Entwicklungsstadien zwischen 550—580 μm , also im gelben Farbenbereich.

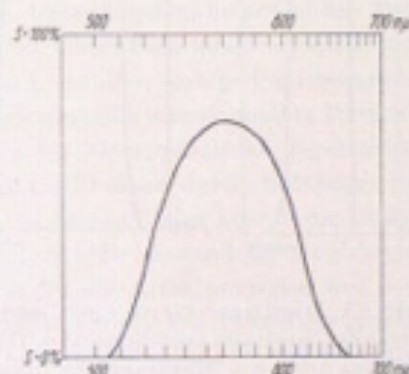


Abb. 78. Spektralenergieverteilung des Emissionslichtes des *Phausis*-♂. Exposition: 5 min; Zeichen wie Abb. 76a.

Intensitätsbestimmung

Um die Lichtintensität der Entwicklungsstadien beider Arten zu vergleichen, wurden die Leuchtorgane im Eigenlicht makrophotographisch aufgenommen. Um kurze Belichtungszeiten zu ermöglichen, wurde ebenfalls der Ilford-Film HPS verwendet. Voraussetzung für vergleichbare Schwärzungen resp. für die spätere photoelektrische Registrierung waren gleicher Abstand vom Objekt, gleiche Apparateinstellungen und gleiche Entwicklungsbedingungen für alle Aufnahmen. Aufnahmegerät war — wie vorher — Exakta mit Makrokular-Objektiv.

Die Abb. 79—81 zeigen, daß das Maximum der Intensität nicht nur sehr gering abweichende Werte bei allen Entwicklungsstadien aufweist, sondern daß die Intensität der einzelnen Leuchtorgane gleich ist. Außerdem können sie die Behauptungen von CZEPA [29], MACAIRE [76], MEISSNER [88], VERHOEFF [126], WEITLANER [129], daß der ganze Körper der Leuchtkäfer leuchte (eine Stütze für die Symbiosevertreter!), nicht bestätigen; denn der Photometer tastete die ganze in Frage kommende Umgebung der Leuchtorgane und des Tierkörpers ab: Ergebnis dort: 0% Schwärzung (vgl. dazu die Abb. 33a—e).

e) Attrappenversuche mit künstlichem Licht

Die Kenntnis der physikalischen Eigenschaften des ♀-Lichtes als Hauptauslöser des Sexualverhaltens der ♂♂ bildete die Grundlage der nun folgenden Attrappenversuche, die das Verhalten der ♂♂ auf Variationen der wichtigsten künstlich gebotenen Auslöserreize analysieren.

Methode: Im Freiland wurden Attrappenversuche nur als Kontrolle zum Laborversuch gemacht, weil sie dort zu lange dauerten, und die Ergebnisse dadurch zu spärlich und quantitativ nicht zu werten waren; zumal die Lebenszeit der Imagines zu kurz, ist und Versuche allnächtlich nur während 2—3 Stunden möglich sind

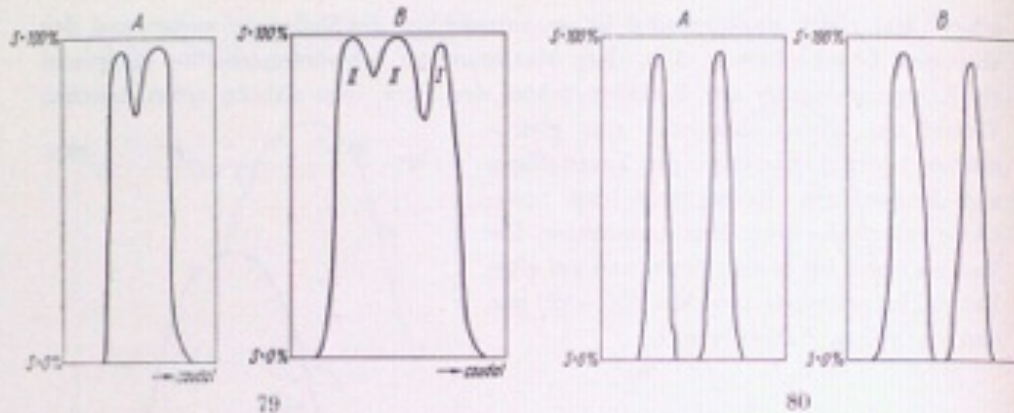


Abb. 79. Schwärzungskurven einer *Lampyris*-Larve (A), eines *Lampyris*-♀ (B). I Larvalleuchtorgan des imaginalen Leuchtapparates, II imaginale Leuchtplatten. Aufnahmeabstand 12 cm, Belichtung 5 sec, S = Schwärzung des Negativs. Abszisse: Region der Leuchtorgane von thorakal nach caudal.

Abb. 80. Schwärzungskurven eines larvalen Leuchtorganes von *Phausis*. A von dorsal, B von ventral; sonstiges wie bei Abb. 79.

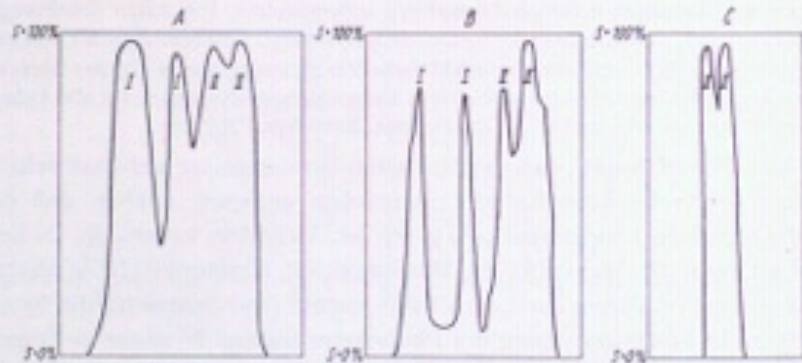


Abb. 81. Schwärzungskurven der Leuchtorgane des *Phausis*-♀ (A von dorsal, B von ventral) und des *Phausis*-♂ (C). I Larvalleuchtorgane des imaginalen Leuchtapparates (bei *Phausis*-♂ nicht äußerlich sichtbar), II imaginale Leuchtplatten; sonstiges wie bei Abb. 79.

(natürliche Aktivitätsperiode!). Die Versuchszeit konnte ich unter Laborbedingungen bei bestimmten Maßnahmen (vgl. Kap. D I 2c) um etwa 1 Stunde ohne Bedenken hinsichtlich abnormer Beeinflussung verlängern. Im Labor wurden die Attrappenversuche bei einer Zimmertemperatur von $20^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}$ durchgeführt, und zwar in einem Flugkäfig ($1 \times 1 \times 1 \text{ m}$), dessen Boden aus einem dem natürlichen Lebensraum der Tiere angeglichenen Untergrund bestand (vgl. C I) oder in einer Petrischale ($\varnothing 30 \text{ cm}$, Höhe 10 cm) mit Sandbodenbelag. Beide Behälter hatten in Bodennähe stets etwa 95–100% relat. Luftfeuchte.

Die Attrappen bestanden aus zylindrischen Manschetten, auf deren einem Ende die zu untersuchende Attrappenmaske befestigt war (die Abszissen der Abb. 82–92 stellen die jeweils verwendeten Masken in der halben Originalgröße dar). Die Höhe und Weite der Manschetten wurden so bemessen, daß sie einem Taschenlampenbirnchen (2,5 V; 0,5 A) eng aufsaß, das auf einen in weichem Untergrund zu befestigenden Fuß montiert war (für Freiland- und Flugkäfigversuche). Dieses Birnchen beleuchtete von unten die Attrappenmaske. Vor die Maske waren Lichtfilter, farbige Papierstreifen, Milchglas und dergleichen zu schieben. Um eine gleichmäßig ausgeleuchtete Maskenfläche zu erzielen, wurde stets ein Milchglas vor der Attrappenmaske angebracht. Die aneinander gekoppelten Lichtquellen wurden im Freiland durch Batterien, im Labor über einen Regeltransformator betrieben. In beiden Fällen konnte die Lichtstärke über einen Widerstand modifiziert werden. Durch die Verwendung des gleichen Birnchenmaterials und der gleichen Energiequelle für alle Attrappenserien war von vornherein für ein einigermaßen energiegleiches Licht gesorgt. Die Anzahl der gleichzeitig während eines Versuches verwendeten Attrappen bestimmte das jeweilige Versuchsziel (Abszissen der Abbildungen). Um den Überblick über den Versuchsablauf stets kontrollieren zu können, wurden jedoch bei allen Versuchsanordnungen nie mehr als 7 Attrappen verwandt. Sie wurden im Flugkäfig willkürlich, etwa mit gleichem Abstand voneinander, aufgestellt. Um die Petrischale wurden sie, mit der Maske direkt der Glaswand anliegend, außerhalb der Schale in 2–3 cm über dem Boden in gleichen Abständen zur Schalenmitte orientiert, angebracht. Die Petrischalenanordnung wurde am erfolgreichsten und zuletzt ausschließlich angewandt. Die Plätze der Attrappen wurden während der Versuche öfter getauscht, um dadurch irgendwelche Gewöhnungserscheinungen auszuschließen. Die ♂♂ waren also grundsätzlich Mehrfach-Wahlversuchen ausgesetzt. Die Rundsichtungen der ♂♂ lassen diese Methode zu. Das jeweils gleichbleibende Verhältnis der Zuwendungen der Einzelserien und das Verhalten zu und an den Attrappen sprechen für eine echte spontane Wahl.

Vergleichskontrollen mit leuchtenden ♀♀ konnten nur in besonders interessierenden Fällen gleichzeitig mit den Attrappenserien verwendet werden, da es wegen Beschaffungsschwierigkeiten, wegen der kurzen Lebenszeit der adulten Tiere und wegen der schon öfter erwähnten Schwierigkeiten sehr mühsam und zeitraubend ist, ♀♀ zum kontinuierlichen Leuchten und gleichzeitig in eine für die ♂♂ gut sichtbare Position zu bringen. Zu diesem Zweck wurden den ♀♀ transportable, erhabene Gegenstände in die Zuchtgefäße gestellt, auf denen sie in Dauerleuchtstellung gingen. Für die Vergleichskontrollen wurde ausschließlich die verschließbare Petrischale benutzt, die eventuell den Duftfaktor bequem ausschloß, da die ♀♀, streng von den ♂♂ getrennt, außerhalb der Petrischale leuchteten. Leuchtende ♀♀ dienten aber stets dazu, die Lichtattrappen zu justieren und ihre Intensität zu vergleichen.

Die Auswertung der Versuche erfolgte folgendermaßen: Im Freiland und im Flugkäfig zählte ich die Zuwendungen durch direkten Anflug. In den Petrischalen kamen Anflüge wegen der kurzen Entfernung zur Glaswand seltener vor: Hier liefen die ♂♂ wie im Freiland, wenn es sich nur um kurze Entfernungen handelt, die Attrappen an. Sie gingen in der Regel geradlinig auf die Attrappen zu mit zunehmender Laufgeschwindigkeit und lebhafteren Antennen- und sonstigen Bewegungen. Um Zufälligkeiten auszuschließen, wurden die Attrappen (und Kontroll-♀♀) in 2–3 cm Höhe über dem Boden angebracht. Das Hochklettern an der Glaswand zur Attrappe hin zeigte die Zuwendungen ganz eindeutig. Außerdem hielten sich die ♂♂ meist längere Zeit bei den Attrappen auf, gingen mit suchenden, schnellen Bewegungen in unmittelbarer Nähe der Attrappe umher, machten stoßende Bewegungen mit Kopf und Prothorax gegen die Glaswand vor der Lichtattrappe: alles Anzeichen, die die eindeutige Diagnose von „Zuwendungen“ der ♂♂ gestattete. Die Versuche konnten meist im Dunkeln stattfinden, weil das Licht der Attrappen hell genug war. Sonst wurde ein schwaches, zum Überblicken der Anordnung gerade ausreichendes Licht von oben verwandt, das durch ein Farbpapier fiel von der Farbe, die von den ♂♂ am wenigsten wahrgenommen wurde (für *Lampyrus* blau, für *Phausis* grün). Solche nur wenige Sekunden dauernden Kontrollen störten die ♂♂ keineswegs, nicht einmal während des Anlaufens einer Attrappe. Die Ergebnisse einer Serie wurden erst dann als gesichert betrachtet, wenn Auszählungen von Anläufen nach bestimmten Zeitintervallen (z. B. nach je 30 min) während der Versuchszeit keine bemerkenswerten relativen Unterschiede bei den einzelnen Attrappenmustern ergaben (Anzahl der Gesamtzuwendungen auf der Ordinate der Abbildungen, sie ist das Gesamtergebnis von 3 Jahre lang oft wiederholten Versuchen).

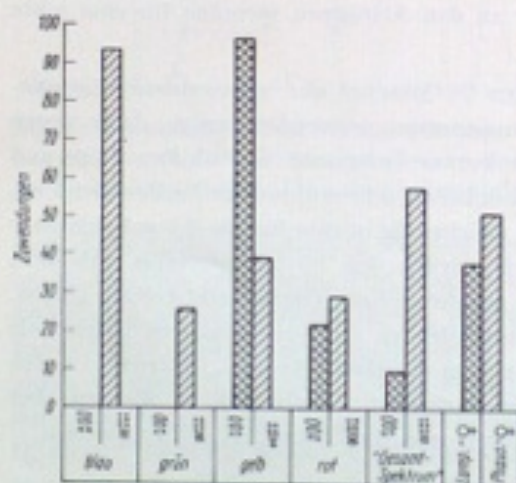


Abb. 82. Reaktionen auf Lichtattrappen. Ordinate: Anzahl der Zuwendungen. Abszisse: Attrappenmasken in halber Originalgröße.

Lampyrus: *Phausis*:

L (*Lampyrus noctiluca*):
n (Anzahl der Versuchstiere) = 15;
N (Anzahl der Reaktionen) = 166;

P (*Phausis splendidula*):
n = 30,
N = 295.

a) Merkmal Farbe:

1. Reaktionen auf die Grundfarben blau, grün, gelb, rot und auf das Gesamtspektrum sichtbaren Lichtes (Birnenlicht). Die Grundfarben wurden durch durchleuchtete transparente Farbpapiere dargestellt¹⁾ (Abb. 82).

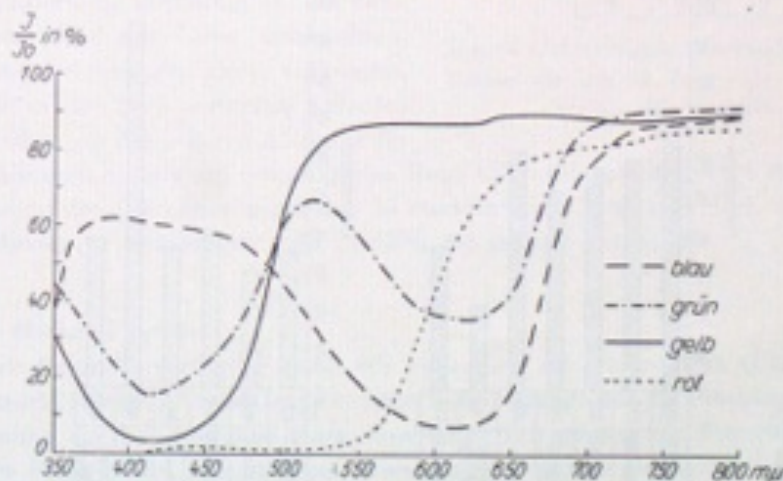
2. Anwendung monochromatischer Filterfarben²⁾, die innerhalb des Emissionsspektrenbereiches des ♀-Lichtes liegen (Abb. 83).

3. Vergleich einer Serie von Farblichtern mit den in Abb. 82 und 83 dargestellten optimal auslösenden Farben (Abb. 84).

Lampyrus-♂♂ beachten die Grundfarben blau, grün, rot wenig oder überhaupt nicht, während sie auf gelb maximal ansprechen. Die exaktere Analyse mit den monochromatischen Farbfiltern ergibt dasselbe, darüber hinaus zeigt sie, daß das Energiemaximum des Emissionsspektrums des ♀-Lichtes (um 570 m μ) mit dem Maximum an Zuwendungen zu künstlichen Attrappen, die Licht der gleichen Wellenlängen ausstrahlen, zusammenfällt.

Für *Phausis*-♂♂ gilt gleiches: Maximum der Zuwendungen bei den energiereichsten Wellenlängen des ♀-Emissionslichtes. Sie unterscheiden sich dagegen in folgenden Punkten sehr auffällig und unerwartet von den *Lampyrus*-♂♂: Sie reagieren

1) Die Messungen der Spektralkurven der Farbpapiere verdanke ich durch Vermittlung von Herrn Prof. Dr. SCHALLER dem physikalischen Institut der Technischen Hochschule Braunschweig. Sie wurden mit einem Spektralphotometer Typ Sb 500, Unicam, Nr. 11768 durchgeführt. Strahlungsquelle war eine Wolframlampe. Spaltbreite: 0,11 mm, I = von der Folie durchgelassene Intensität, I₀ = ursprüngliche Intensität der Strahlung. Streuung der Meßwerte max. 1,5.



2) Der Firma Jenaer Glaswerke Schott u. Gen. Mainz danke ich an dieser Stelle für die leihweise Überlassung der verwendeten Interferenz-Farbfilter (Fabrikationsbezeichnungen: IL Nr. 629416, 617351, 631048, 617876, 135417, 619157, 608806, 624815, 608301, 620472).

Bei *Lampyris* bekommen die Normattrappen die maximale Anzahl von Zuwendungen, bei *Phausis* die Überattrappen. Die durch die beträchtlichen Größenunterschiede bedingte unterschiedliche Größe der Leuchtorgane der *Lampyris*-♀♀ (weniger der *Phausis*-♀♀) hat in den Extremen, die innerhalb dieser hier gewählten Leuchtattrappengrößen liegen, keine Vorteile, aber auch keine zu großen Nachteile.

δ) Merkmal Bewegung

Ausgangspunkt für den Vergleich beweglicher gegenüber stationären Attrappen (Abb. 87) war die Beobachtung, daß unbegattete *Lampyris*-♀♀ (nicht aber *Phausis*-♀♀) gegen Ende ihrer Lebenszeit Winkbewegungen mit dem leuchtorgantragenden Abdomen machen. Mit der beweglichen Attrappe wurden pendelnde Bewegungen von 5 mm/sec ausgeführt, die etwa denen des ♀ entsprechen, wenn diese auch nicht streng rhythmisch verlaufen.

Tatsächlich dürfte das „alte“ winkende *Lampyris*-♀ etwas mehr Erfolg beim Anlocken von ♂♂ haben als das „junge“ nicht winkende. Kontrollversuche mit *Phausis* hingegen ergaben eine Abnahme der Zuwendungen bei bewegten Leuchtattrappen. Wurde die Attrappe etwa 10 cm/sec bewegt, so ging die Zahl der Zuwendungen für diese Attrappe bei beiden Arten sehr stark zurück oder hörte ganz auf, eine Beobachtung, die ich etwa 1 Stunde lang verfolgte, aber nicht statistisch auswertete. — Beleuchtung Normallicht.

ε) Merkmal Leuchtdauer

(Vergleich Dauerlicht zu rhythmisch blitzendem Licht)

Es sollte untersucht werden, wie rhythmisches Leuchten (= Blitzen, ähnlich dem der *Luciola*- und amerikanischen Arten) wirkt. Neben der kontinuierlich leuchtenden Normattrappe wurde eine ♀-Attrappe geboten, die je Sekunde $\frac{1}{2}$ sec leuchtete (Abb. 88). Beleuchtung mit Optimallicht (das ist im folgenden für *Lampyris* stets Gelblicht, für *Phausis* stets Blaulicht). — Wurde die Frequenz bei gleicher Blitzdauer auf 1 Blitz/2 sec erniedrigt, so unterbrachen die ♂♂ das Anlaufen der Attrappe meist nach der Unterbrechung des Lichtes.

Die geringere Zuwendung beider Arten zur Blitzattrappe dürfte auf das Fehlen des konstant einwirkenden Reizes zurückzuführen sein bzw. auf die Unfähigkeit, sich nach den zeitweilig „reizlosen“ Attrappen zu orientieren, wie es jedoch bei blitzenden amerikanischen Arten beobachtet wurde (MAST [82]).

ζ) Merkmal Gliederung (Anordnung und Form der Leuchtattrappen)

1. Umgruppierung und Abwandlung der Leuchtfelder der ♀-Leuchtorgane (Abb. 89a—b) Beleuchtung mit Optimallicht. — Diese wichtigen Serien wurden durchgeführt, um festzustellen, inwieweit die artspezifischen Leuchtmuster der ♀-Leuchtorgane auch artspezifische Auslöser für die ♂♂ darstellen. Diese Frage lag deshalb nahe, weil das Emissionslicht der ♀♀ beider Arten gleich ist, also rein spektral

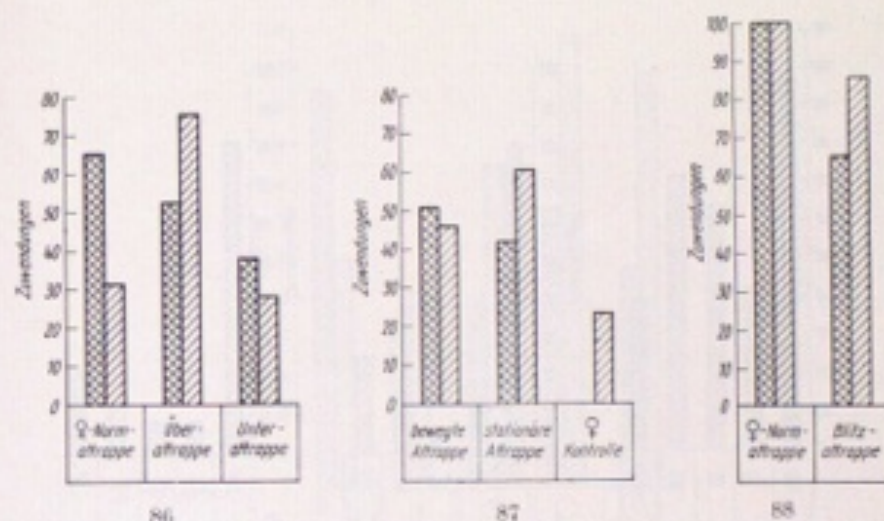


Abb. 86. Lichtattrappen: Merkmal Größe. Zeichen wie Abb. 82. L: n = 22; N = 155; P: n = 30; N = 134.

Abb. 87. Lichtattrappen: Merkmal Bewegung. Zeichen wie Abb. 82. L: n = 13; N = 93; P: n = 30; N = 131.

Abb. 88. Lichtattrappen: Merkmal Leuchtdauer (konstantes gegen intermittierendes Licht). Zeichen wie Abb. 82. L: n = 22; N = 164; P: n = 30; N = 185.

nicht artisierend wirken kann, und weil sowohl Anordnung wie Ausbildung der einzelnen Leuchtfelder bei den ♀♀ beider Arten recht verschieden sind.

2. Verschieden große runde, rechteckige und aufgelöste Flächenattrappen (Abb. 90a—c) wurden mit den entsprechenden ♀-Normattrappen verglichen. — Beleuchtung mit Optimallicht.

Bei *Lampyris* verursacht jede Abwandlung oder Umgruppierung der typischen ♀-Leuchtfeldkombination eine verminderte Anzahl von Zuwendungen, besonders bei den stärker abgewandelten der Abb. 89a II, III, die ja vom Anordnungstyp des *Lampyris*-♀-Leuchtorgans stark abweichen. Umgruppierungen und Vereinfachungen des Leuchtorganmusters der *Phausis*-♀♀ wirken auf deren ♂♂ dann stärker als die Normattrappe, wenn sich dabei die Fläche vergrößert; die ♀♀ mit mehr larvalen Leuchtknollen dürften deshalb erfolgreicher sein.

Die flächenhaften Leuchtmuster werden von beiden Arten den aufgelösten Flächen vorgezogen. Daß gerade bei den auf das typische ♀-Leuchtorganmuster geprägten *Lampyris*-♂♂ die Zahl der Zuwendungen mit der Größe der Fläche steigt, läßt vermuten, daß hier ein Übergang zu allgemeiner (d. h. nicht unbedingt sexuell stimulierter) positiver Phototaxis stattfindet, während die intensiveren Zuwendungen zu größeren beliebigen Flächen bei *Phausis*-♂♂ den bisherigen Beobachtungen eher entsprechen.

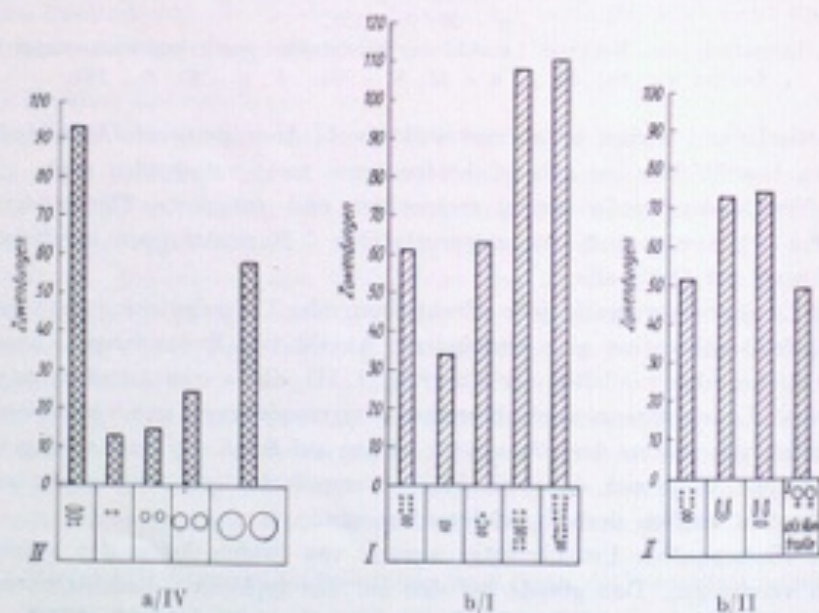
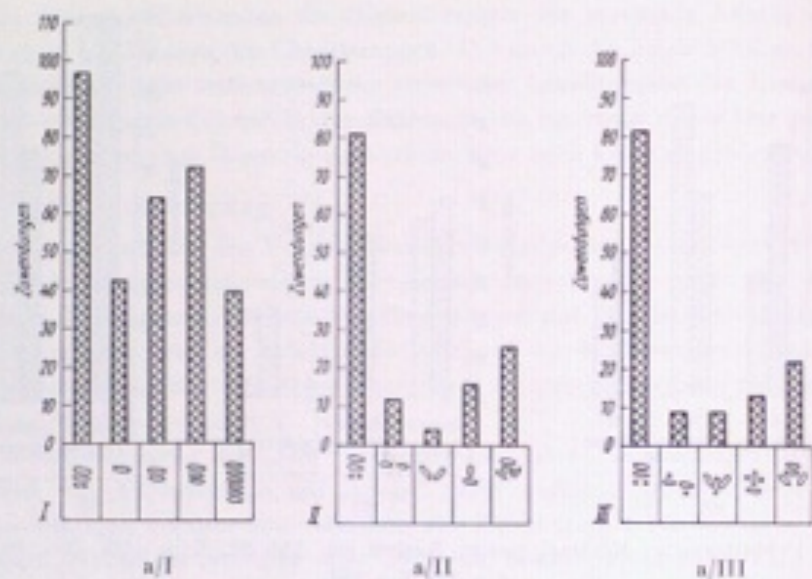


Abb. 89a. Lichtattracten (*Lampyris*): Umgruppierung und Abwandlung der ♀-Leuchtorganfelder (I–IV) I) $n = 33$; $N = 316$; II) $n = 12$; $N = 139$; $n = 10$; $N = 184$; IV) $n = 15$; $N = 202$.

Abb. 89b. Lichtattracten (*Phausis*): Umgruppierung und Abwandlung der ♀-Leuchtorganfelder (I, II). I) $n = 60$; $N = 377$; II) $n = 60$; $N = 247$.

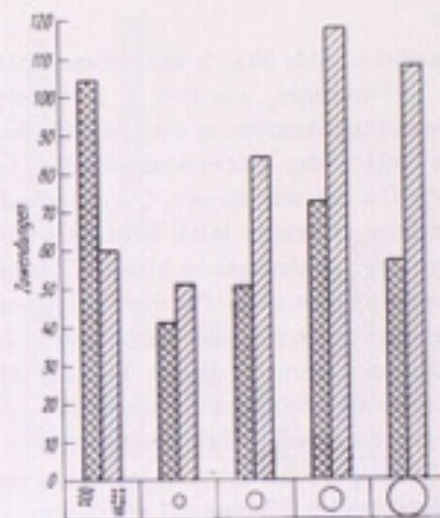


Abb. 90. Lichtattracten: runde (a), rechteckige (b), aufgelöste (c) Flächen. Zeichen wie Abb. 82. L: $n = 25$; $N = 329$; P: $n = 30$; $N = 424$.

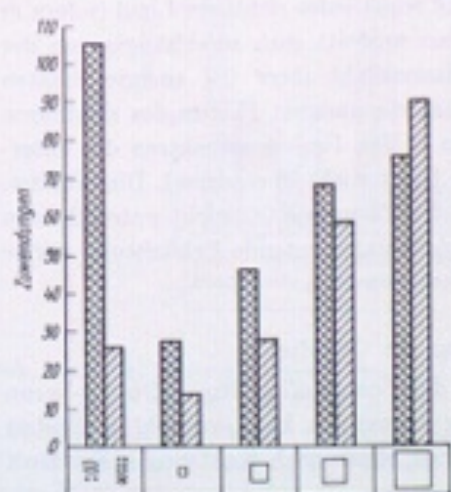


Abb. 90b. Zeichen wie Abb. 82. L: $n = 15$; $N = 322$; P: $n = 30$; $N = 216$.

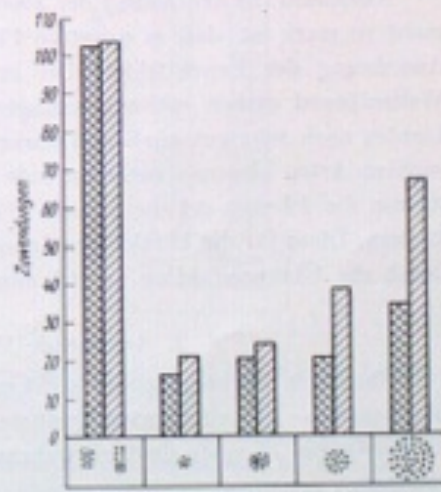


Abb. 90c. Zeichen wie Abb. 82. L: $n = 25$; $N = 192$; P: $n = 35$; $N = 253$.

7) Wahlversuche

Abb. 91 mit Optimallicht, Abb. 92a, b mit Normallicht.

Die Abb. (91, 92a, b) bestätigen, was sich in 1 andeutete: Die *Lampyris*-♂♂ „erkennen“ sehr wohl die richtige Anordnung der Leuchtfelder ihrer ♀♀. Sie dürften auch kaum die übrigen leuchtenden Entwicklungsstadien beider Arten (zu deren Identifizierung vgl. Abb. 33a—e) mit ihren ♀♀ verwechseln (Abb. 91). Daß die *Phausis*-♂♂-Leuchtorganattrappen relativ stark frequentiert werden, kann man dadurch erklären, daß diese den Leuchtorganen kleiner *Lampyris*-♀♀ gleichen (wenn man von dem übernommenen kleinen, punktförmigen Larvalleuchtorganpaar absieht).

Die *Phausis*-♂♂ dagegen können ihre und die *Lampyris*-♀♀ nicht unterscheiden; somit bestätigen die Attrappenversuche die im Freiland öfter gemachten Beobachtungen (s. S. 511). Vor den leuchtenden Larvenstadien beider Arten nimmt die Zahl der Zuwendungen ab; deren willkürlich aufleuchtendes Licht dürfte auch im Freiland nur selten ♂♂ fehlleiten; ich konnte es jedenfalls nie beobachten. Ebenso wenig werden wohl die leuchtenden *Phausis*-♂♂ angefliegen, da sie ja selber fliegen (vgl. dazu 1 c d).

Zu den Lichtattrappenversuchen kann folgendes zusammenfassend gesagt werden: Die erste Reaktion in der Reizreaktionskette des Sexualverhaltens, der Anflug der ♂♂, führt nur beim *Lampyris*-♂ sicher zum Ziel, nämlich zu seinen art-eigenen ♀♀. Dabei sind die Bedingungen des ♀-Lichtes wie maximale Lichtenergie bei Gelb, Intensität, Größe und Anordnung optimal. Abweichungen von dieser Norm ergeben schlechtere Ergebnisse, monochromatisches gelbes Licht in Verbindung mit den übrigen Kennzeichen der Norm übernormale.

Auslösend für den Anflug der *Phausis*-♂♂ wirkt jedes sichtbare Licht (sofern es nicht so stark ist, daß es negative Phototaxis auslöst), ganz unabhängig von der Anordnung der Leuchtfelder. Die im Emissionslicht ihrer ♀♀ energiestärksten Wellenlängen wirken optimal, wenngleich auch die anderen Farben des sichtbaren Lichtes noch sehr gut auslösend wirken. Das in den Emissionsspektren der untersuchten Arten nirgends vorkommende blaue Licht wirkt übernormal. Dies erklärt, warum die *Phausis*-♂♂ die eigenen ♀♀ von den *Lampyris*-♀♀ nicht unterscheiden können. Diese für die kurzlebigen Imagines nicht unbedeutende Fehlleistung dürfte durch die Überproduktion an ♂♂ ausgeglichen werden.

2. Auslösende Wirkung des ♀-Duftes

Nach dem Vorhergehenden steht es fest, daß beim Anflug dem ♀-Duft — wenn überhaupt — nur eine untergeordnete Rolle zukommen kann, obwohl zumindest die *Lampyris*-♀♀ einen deutlich wahrnehmbaren, etwas nach Kohl riechenden Duft abgeben.

Die beschriebenen Kopulationsversuche der ♂♂ untereinander, die zumindest bei *Lampyris* ohne Lichteinwirkung initiiert werden, Kopulationen mit nicht leuch-

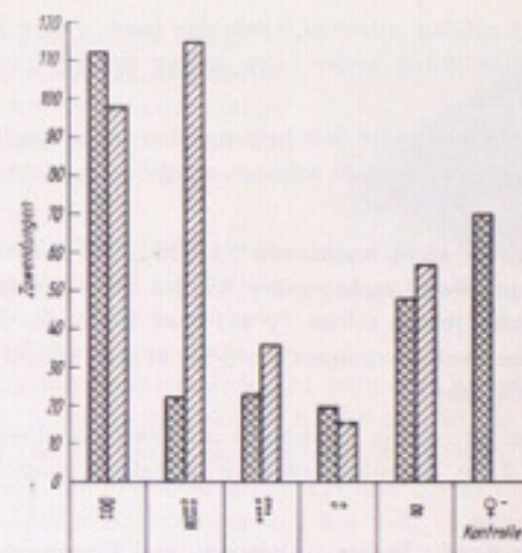


Abb. 91. Lichtattrappen: Wahl zwischen den leuchtenden Entwicklungsstadien beider Arten. Zur Identifizierung der Leuchtorgane (Abszisse) vgl. Abb. 33a—c. Zeichen wie Abb. 82. L: n = 26; N = 295; P: n = 30; N = 322.

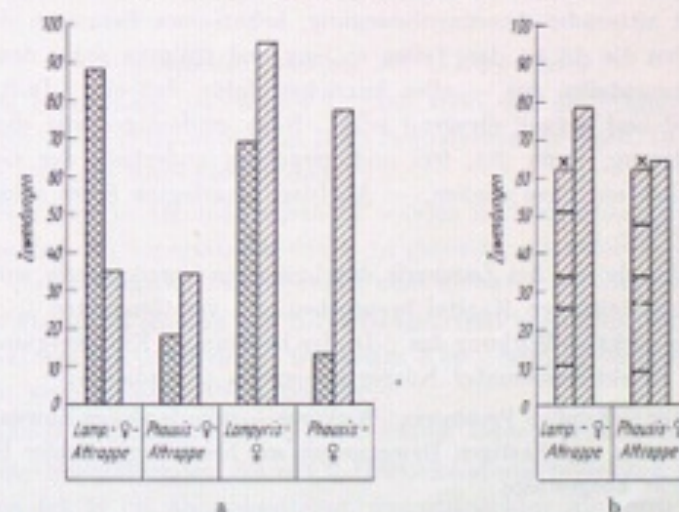


Abb. 92a. Wahl beider ♂-Arten zwischen ♀-Lichtattrappen und echten ♀♀ beider Arten. Zeichen wie bei Abb. 82. L: n = 47; N = 188; P: n = 40; N = 241.

Abb. 92b. Wahl des *Phausis*-♂ zwischen *Lampyris*- und *Phausis*-♀-Leuchtattrappe (n = 35; N = 124). Die mit X bezeichneten Säulen sind eine Addition von Ergebnissen, die zu verschiedenen Zeiten gewonnen wurden. Sie zeigen, daß die Ergebnisse immer fast im gleichen Verhältnis bleiben. Derartige auch sonst durchgeführte Kontrollen wurden in den übrigen Darstellungen nicht wiedergegeben.

tenden ♀♀, die die ♂♂ zufällig antreffen, sowie das ganze vorige Kapitel schließen aber irgendeine Duftwirkung weder beim Anflug der ♂♂ noch beim übrigen Sexualverhalten nicht aus.

Die folgenden Versuche wurden mit beiden Arten unter möglichst natürlichen Bedingungen bei nicht störendem, sehr schwachem, diffusem Licht im Labor durchgeführt.

1. Frei umherlaufende, nicht leuchtende ♀♀ und ♀♀ mit verklebten bzw. mit schwarzem Lack verdunkelten Leuchtorganen wurden nicht angefliegen (auch nicht im Freiland!). — Wurden jedoch solche ♀♀ auf etwa 5—15 mm den ♂♂ genähert, so kam durch plötzliche Suchbewegungen des ♂ meist sehr schnell ein Kontakt zustande, der zur Kopula führte.

2. Vierzig Stunden tote ♀♀, ja sogar leicht in Verwesung übergegangene, lösten Sexualverhalten beim ♂ aus, das meist mit einer normalen Kopulation von normaler Dauer endete.

3. ♀-Teile (jeweils Kopf-, Thorax-, Abdomen- und Eingeweideteile) wurden in Kreisform (5—7 cm \varnothing) angeordnet, und begattungsbereite ♂♂ in das Zentrum dieses Kreises eingesetzt. In jedem Falle zeigten die ♂♂, an den ♀-Teilen angekommen, ein deutlich von der normalen Bewegung abweichendes Verhalten: Verharren auf der Stelle mit zitternder Antennenbewegung, behutsames Betastern der ♀-Teile; schließlich liefen die ♂♂ an den Teilen entlang und stülpten sogar den Penis vor größeren Abdomenteilen aus — alles Anzeichen dafür, daß ein ♀-Duft sehr wohl perzipiert wird und sexuell erregend wirkt. Noch eindeutiger war die plötzliche Verhaltensänderung, wenn ♂♂, frei und geradlinig außerhalb der Geruchsringe laufend, plötzlich auf diese stießen. — An frisch abgelegten Eiern zeigten die ♂♂ gleiches Verhalten.

4. Die folgende nur bei *Lampyris* durchgeführte Versuchsserie wird teilweise erst in dem anschließenden Kapitel besprochen. An verstümmelten ♀♀ wollte ich gleichzeitig die selektive Wirkung des ♀-Duftes bestimmter Körperregionen als auch den sexuellen Effekt bestimmter Körperformen des ♀ studieren:

a) Isolierter ♀-Kopf + Prothorax: Wirkung — minutenlange Zuwendung unter lebhaftem Betasten und hastigen Bewegungen wie beim Beginn einer Kopulation; Penis wird nicht ausgestülpt.

b) Isolierter Meso- und Metathorax: wie bei a), jedoch weniger lang und intensiv.

c) Isoliertes Abdomen: Schnelle und richtige Orientierung, vollständig normale Kopulation wie beim normalen ♀ (Dauer 9—17 min) (Abb. 93).

d) Ein ♀ ohne die letzten 3 Abdominalsegmente: wie bei c), jedoch mit kürzerer Dauer. Der Penis wird mehrmals in schneller Folge in das offene Abdomenende eingeführt und zurückgezogen; das ♀ wird danach bald verlassen.

e) Das ♀-Vorderende (= Kopf + Thorax mit Beinen) wurde mit dem Hinterende (= 3 letzten Abdominalsegmente) getauscht: Ergebnis wie bei c). — Die Beschreibung der Ergebnisse dieser Serie bezieht sich auf *Lampyris*.

Kopulationsbereite *Phausis*-♂♂ reagieren auf Fragmente ihrer ♀♀ viel heftiger und intensiver, selbst ♀-Eingeweide rufen ein Ausstülpen des Penis hervor. Trotz des bei allen obigen Einzelversuchen erreichten normalen Kopulationsverhaltens der ♂♂ wurden jedoch Kopulationen weniger häufig erreicht als bei *Lampyris*.

Der ♀-Duft ist also nicht Fernauslöser für den Anflug der ♂♂, trägt aber zweifellos zur Intensivierung des Sexualverhaltens auf dem ♀ sehr viel bei. Er ermöglicht anscheinend insbesondere eine Orientierung auf dem ♀, wenn auch nicht gesagt werden kann, welche Körperteile des ♀ dazu dienen (vgl. dazu auch das folgende Kap.). Die weiblichen äußeren Geschlechtsteile, die das lange wartende ♀ ausstülpt (s. S. 490), können dafür nicht verantwortlich gemacht werden; denn auch ohne sie läuft das normale Sexualverhalten bis zur „Kopulation“ ab (vgl. 4d).

3. Auslösende Wirkung der ♀-Körperform

Nach den Ergebnissen des vorigen Kapitels stellt sich die Frage, ob nicht die bloße Form des ♀ eine bestimmte Rolle beim Sexualverhalten spielt. In dieser Richtung wurden folgende Ergebnisse erzielt:

1. Ein Jahr lang in Alkohol fixierte ♀♀ wurden nach mehrtägigem Wässern in sterilem Aqua dest. zu kopulationsbereiten ♂♂ gebracht. Diese lebensechten Form-„Attrappen“ lösten keinerlei Zuwendungen oder andere Reaktionen aus.

2. Diese Attrappen wurden mit ♀-Quetschmaterial bestrichen. Sie hatten den gleichen Effekt wie die „Dufringe“ (s. voriges Kap.), wurden darüber hinaus gelegentlich mit ausgestülptem Penis bestiegen.

3. Plastilin-Nachbildungen der ♀-Form hatten keine Wirkung auf die ♂♂.

4. Plastilin-Nachbildungen, die mit ♀-Quetschmaterial bestrichen wurden oder deren Hinterenden in ein abgeschnittenes, ausgequetschtes Abdomen eines frisch getöteten ♀ gesteckt waren, hatten die Wirkung wie bei 2.

5. Kombinationen Plastilin-Vorderende — Weibchenhinterende und Plastilin-Hinterende — Weibchenvorderende hatten die Wirkung wie bei 2 oder wie bei 4c (voriges Kap.).

6. ♀♀ wurden mit zylindrisch-walzenförmigen Plastilinhüllen umgeben, so daß nur das Vorderende und Hinterende (= die beiden letzten Abdominalsegmente) frei



Abb. 93. Kopulation mit isoliertem ♀-Abdomen (*Lampyris*).



Abb. 94. Kopulation (bzw. Orientierungsversuch) mit einem von einer zylindrischen Plastikhülle umgebenen ♀ (*Lampyris*-♂♂ und -♀♀).

sein. Sie spielt auch — wie man nach diesen und verschiedenen Versuchen des vorigen Kapitels sagen kann — keine Rolle bei der Orientierung.

4. Kombination von Leucht- und Formattrappen

Es wurde versucht, die Frage zu klären, ob die ♀-Körperform in Verbindung mit einer Leuchtattrappe auslösend wirkt. Die betreffende ♀-Form war etwa 5 mm von der Leuchtattrappe entfernt. Folgende Versuche wurden bei beiden Arten durchgeführt:

1. ♀-Leuchtattrappe + nichtleuchtendes, lebendes ♀: Die Leuchtattrappen wurden zunächst angegangen, nur durch zufällige Berührung mit dem ♀ wurde eine Kopulation eingeleitet.
2. ♀-Leuchtattrappe + totes ♀: Ergebnis wie bei 1.
3. ♀-Leuchtattrappe + 1 Jahr lang in Alkohol konserviertes und tagelang gewässertes ♀: Zuwendungen nur zur Leuchtattrappe.
4. ♀-Leuchtattrappe + Plastilin-Nachbildung des ♀: Ergebnis wie bei 3.
5. Für *Phausis*-♂♂ wurde eine leuchtende *Lampyris*-♀-Attrappe mit einem nichtleuchtenden lebenden *Phausis*-♀ kombiniert: Ergebnis wie bei 1., die *Lampyris*-♀-Leuchtattrappe wurde zuerst angelaufen. Beim zufälligen Auffinden des ♀, Kopulationsversuch mit diesem. Wenn das ♀ weglief, trennte sich das ♂ und ging zur *Lampyris*-♀-Leuchtattrappe zurück. Ein Zurückkehren zur Leuchtattrappe bei weglaufendem arteigenem ♀ wurde auch gelegentlich beim Versuch Nr. 1 beobachtet.
6. Die Kombination *Phausis*-♀-Leuchtattrappe und nichtleuchtendes *Lampyris*-♀ hatte bei *Lampyris*-♂♂ keinen Erfolg.

5. Auslösende Wirkung von Bewegungsreizen während der Annäherung und der Kopulation

Wie in Kapitel D I 1 beschrieben, übt das ♀ kaum spezifische Reizbewegungen im Verlaufe des Kopulationsversuches und während der Kopulation aus. Da Kopulation mit toten ♀♀ möglich ist, scheinen von diesen keine wesentlichen mechanischen

blieben. Gleich von welcher Seite das ♂ diese „Halbattrappe“ anließ, Orientierung auf dem ♀ und Kopulation verliefen in jeder Hinsicht normal, obwohl das ♂ beim Rückwärtsgehen zum Suchen der weiblichen Kopulationsöffnung den Fühler- und Tarsenkontakt mit dem großen ♀ völlig verlor (Abb. 94).

Nach diesen Ergebnissen scheint die Form des ♀-Körpers für das Sexualverhalten weitgehend nebensächlich zu

Bewegungsreize auszugehen. Es ist aber ein Reiz notwendig, der das ♀ veranlaßt, die typische Leuchtstellung aufzugeben und die normale Schreithaltung einzunehmen, die die Kopulation erst ermöglicht. Diese Umstellung erfolgt durch Berührungsreize an beliebiger Stelle, wenn ein ♂ das ♀ angeht. — Der mechanische Reiz der Suchbewegungen des Penis veranlaßt das ♀, die Abdomenspitze anzuheben, was die Kopulation erleichtert; bei toten ♀♀ dauert der Kopulationsversuch länger. Außerdem scheinen die Trillerbewegungen der Antennen des ♂, die vorwiegend gegen das Vorderende, besonders den Kopf, geführt werden, das ♀ zu veranlassen, auf der Stelle zu verharren. Das kann man z. B. beobachten, wenn man während der Aktivperiode ein ♂ zu einem laufenden ♀ bringt. Auch experimentell läßt sich die Fortbewegung des ♀ stoppen, wenn man es mit hoher Frequenz am Vorderende leicht mit einem weichen Pinsel berührt. Beim Kopulationsversuch von *Phausis*-♂♂ mit *Lampyris*-♀♀ ergreift das ♀ die Flucht, offenbar, weil die kleineren *Phausis*-♂♂ diesen Reiz nicht geben können. Alle oben genannten Berührungsreize sind experimentell mit Erfolg an begattungswilligen ♀♀ durchführbar.

Neben den Licht- und olfaktorischen Reizen scheinen diese Bewegungsreize nicht ganz ohne Bedeutung zu sein. Die Bewegungsreiz-Reaktionskette zwischen ♂♂ und ♀♀ beschleunigt jedenfalls den ungestörten Ablauf des Sexualverhaltens (verglichen mit Kopulationen mit toten ♀♀).

Anhang: Versuche zum „♂-Schema“

Die öfter erwähnte relativ große Passivität der ♀♀ bei der Partnerwahl, deutet nicht ohne weiteres an, daß es kein „♂-Schema“ für die ♀♀ gibt. Ganz besonders die mit stattlichen Leuchtorganen ausgerüsteten *Phausis*-♂♂ sind in diesem Zusammenhang zu beachten, zumal gerade ihre ♀♀ in dem die Augen überdeckenden Prothorax zwei große durchsichtige (völlig pigmentfreie) Fenster besitzen, wie sie sonst nur die ♂♂ beider Arten (nicht aber die *Lampyris*-♀♀) haben. Ich machte hierzu folgende Versuche:

1. Bei beiden Arten: Bringt man CO₂-narkotisierte oder frisch getötete ♂♂ zu begattungswilligen ♀♀ (in Leuchtstellung), so zeigt sich überhaupt nichts im Verhalten der ♀♀, was auf einen sexuellen „Affekt“ schließen ließe.
2. Bei *Phausis*: a) Leuchtende *Phausis*-♂♂ unmittelbar vor die Augen paarungswilliger (d. h. vollständiges sexuelles Appetenzverhalten zeigender) ♀♀.
b) Nichtleuchtende ♂♂ in unmittelbare Nähe paarungswilliger ♀♀, aber ohne sie zu berühren.
c) ♂-Quetschmaterial in unmittelbare Nähe paarungswilliger ♀♀, ohne zu berühren.
d) ♂-Leuchtattrappen (s. dort) in wechselnder Intensität vor die Augen paarungswilliger ♀♀: Bei überstarker Intensität des Attrappenlichtes geben die ♀♀ die Leucht-

stellung auf und suchen bei längerer Lichteinwirkung Verstecke auf (vgl. dazu Phototaxis, Kap. D 1 2).

Alle diese Versuche, etwas über die Wirkung und Bedeutung des *Phausis*-♂-Lichtes zu erfahren, blieben völlig ergebnislos: es war weder ein optischer, noch ein olfaktorischer Einfluß der ♂♂ auf ihre ♀♀ nachzuweisen.

Zur Analyse des „♀-Schemas“ kann zusammenfassend folgendes gesagt werden:

Das sexuelle Appetenzverhalten beider Arten stimmt im wesentlichen überein. Eine artisolierende Wirkung und eine Einschränkung von Fehlleistungen bei der Partnerwahl müssen deshalb vor allem in der arttypischen Zusammenfassung und Auswahl bestimmter Schlüsselreize (AAM) und in morphologischen und physiologischen Differenzierungen gesucht werden.

1. Der AAM für den Anflug der ♂♂ beider Arten ist nur das ♀-Emissionslicht, das für *Lampyris*-♂♂ nicht nur eine bestimmte Qualität haben, sondern auch in einer spezifischen Flächenordnung ausgestrahlt werden muß. *Phausis*-♂♂ reagieren auf sehr unspezifisches Licht und verwechseln dadurch ihre ♀♀ mit denen von *Lampyris*. Bestimmte Leuchtattrappen wirken als übernormale Auslöser. Als Fernauslöser für den Anflug kommen Duftstoffe der ♀♀ nicht in Frage.

2. Die AAM für die Orientierung auf dem ♀, für das Ausstülpen des Penis und für die eigentliche Kopulation scheinen für beide Arten auf verschränkten Komponenten olfaktorischer und taktiler Art zu beruhen. Die olfaktorische Komponente ist der taktilen übergeordnet. Da Attrappenversuche mit natürlichen Duftstoffen schwer durchführbar sind, kann ich keine detaillierten Angaben zu den einzelnen AAM machen. Es ist nicht möglich, spezifische auslösende Geruchsstoffe an bestimmten Körperregionen des ♀ zu lokalisieren; dennoch sind Duftstoffe sicher wichtige Nahauslöser. — Der von den anderen Komponenten isolierten Gesamtform oder den Einzelformen des ♀-Körpers kommen keine auslösende Bedeutung zu.

3. Ein spezifisches „♂-Schema“ scheint den ♀♀ beider Arten zu fehlen.

III. Diskussion

Der Aktivitäts- und Leuchtrhythmus der Imagines steht ausschließlich im Dienst der Fortpflanzung und gehört zum sexuellen Appetenzverhalten; denn außerhalb der Aktiv- und Leuchtphase reagieren ♂♂ auf sonst übernormal wirkende Lichtattrappen nicht (auch dann nicht, wenn man — um eine eventuelle Ermüdung der entsprechenden reaktionsspezifischen Energie auszuschließen — ♂♂ verwendet, die zuvor noch nicht kopuliert haben oder noch nicht zu Attrappenversuchen verwendet worden sind). Das Unwirksamwerden natürlicher und künstlich gebotener sexueller Schlüsselreize nach einer bestimmten Zeit guter Wirksamkeit während der Aktivphase fällt mit dem Ende der Aktivphase zusammen. Da die Untersuchungen über den normalen täglichen Aktivitäts- und Leuchtrhythmus der Imagines ohne irgend-

welche Einwirkung von sexuellen Schlüsselreizen durchgeführt wurden (vgl. Kap. D 1 1 a), so handelt es sich also beim Unwirksamwerden des AAMs für das Aufsuchen des leuchtenden ♀ bzw. der Lichtattrappe nicht um einen Verbrauch reaktionsspezifischer Energie, sondern um das durch inhärente Faktoren ausgelöste Ende der Aktiv- und Leuchtphase. Während also der oft wiederholbare Anflug der ♂♂ anscheinend wenig reaktionsspezifische Energie verbraucht, läßt sich dagegen die Endhandlung, die Kopulation, seltener wiederholt auslösen.

Die Anlockung der ♂♂ durch das ♀-Licht könnte man zunächst so deuten, daß hier die bei vielen Nachtinsekten zu beobachtende positive Phototaxis in das sexuelle Appetenzverhalten einbezogen wurde. Die Umkehr von positiver zu negativer Phototaxis bei „unzweckmäßig“ hohen Lichtintensitäten gleich welcher Farbe könnte als Beweis für diese Deutung betrachtet werden. Dies und die physikalische Gleichartigkeit des Emissionslichtes der ♀♀ beider Arten (und aller Entwicklungsstadien) macht weitere Reizfiltermechanismen nötig. Meine Attrappenversuche mit beiden Arten zeigten, daß nur wenige kennzeichnende Schlüsselreize auf die ihnen zugeordneten AAM wirken. Das zentralnervöse „Filter“ zwischen Lichtsinnesorgan und motorischem Zentrum ist bei *Lampyris*-♂♂ feiner und differenzierter als für *Phausis*-♂♂, so daß letztere beim Anflug ihre ♀♀ mit denen von *Lampyris* verwechseln; man könnte auch sagen: das „*Lampyris*-♀-Schema“ sei im Reizfiltrat der *Phausis*-♂♂ mit enthalten. Damit erscheint die das Schloß-Schlüssel-System kennzeichnende Prägnanz für *Phausis* stark abgeschwächt, was durch die Überproduktion von ♂♂ dieser Art und durch die morphologisch bedingte Unmöglichkeit einer Kopulation mit *Lampyris*-♀♀ (vgl. Kap. E II 3) „ausgeglichen“ werden dürfte.

Phausis erscheint in verschiedener Hinsicht (ethologisch und morphologisch: *Phausis*-♀♀ z. B. mit stattlichen Flügelrudimenten, die sie dem normalen Käfertyp nähern; pigmentlose Prothoraxfenster, wie sie den ♂♂ beider Arten zukommen) weniger stark spezialisiert als *Lampyris* und kommt wohl dem ursprünglichen Lampyridentyp (mit wenig sexualdimorphen Geschlechtern) näher.

Unter diesem phylogenetischen Gesichtspunkt erscheint auch das sexuell funktionslos gewordene imaginale Leuchtorgan der *Phausis*-♂♂ verständlich; denn auch die anderen wenig oder nicht sexualdimorphen Lampyriden haben bekanntlich noch in beiden Geschlechtern imaginale Leuchtorgane. BUCK [23] allerdings meint, daß gerade sie, die sich durch ein gegenseitiges Blitzsignalduett finden (s. unten) im Vergleich zu den Lampyriden mit kontinuierlichem bzw. intermittierendem Leuchten als abgeleitete Formen zu betrachten seien.

Das Sexualverhalten der wenigen bisher genauer beobachteten Lampyriden (vor allem amerikanische Arten) ist von dem der unseren verschieden. Sie scheinen alle dem gleichen Lichtemissionstyp, nämlich dem Blitzertyp anzugehören (s. S. 482). BUCK [19—21], HESS [58], MAST [82] und McDERMOTT [83—88] berichten übereinstimmend, daß die ♀♀ ausschließlich spontane Blitze von ♂♂ oder (nicht in allen

Fällen) auch künstlich (mit Taschenlampen, Streichhölzern und dergleichen — BUCK, MAST, McDERMOTT) imitierte Blitze durch Blitze beantworten. Die ♂♂ orientieren sich dann sofort (nach MAST nicht auf künstliches Licht) auf die blitzenden ♀♀ hin, wenn der Antwortblitz des ♀ mit artspezifischem Zeitabstand auf den ♂-Blitz folgt. Durch wiederholte Signalisation und fortgesetzte Orientierung der ♂♂ kommt schließlich die Annäherung und Kopulation zustande. Die ♀♀ sollen (nach MAST) das mit den Leuchtorganen versehene Abdomen stets in Richtung der blitzenden ♂♂ drehen. Kontinuierliches Licht (künstlicher Lichtquellen) beantworten diese Lampyriden niemals (MAST, McDERMOTT). Zum gleichen Blitztyp gehören auch die südeuropäischen *Luciola*-Arten (EMERY [37, 38] und eigene Beobachtungen, unveröffentlicht).

Das sexuelle Appetenzverhalten dieser blitzenden und unserer langsam intermittierend leuchtenden Arten (im Sinne von BUCK) ist sonach grundverschieden: Bei den ersteren blitzen die ♂♂ spontan in bestimmtem Rhythmus und ihre sonst nicht leuchtenden ♀♀ beantworten nur Blitze. Bei unseren Arten leuchten die ♀♀ ohne Einwirkung der ♂♂ während des Aktivzyklus kontinuierlich und in typischer unbeweglicher Leuchtstellung. Die optische Situation, die die Endhandlung,

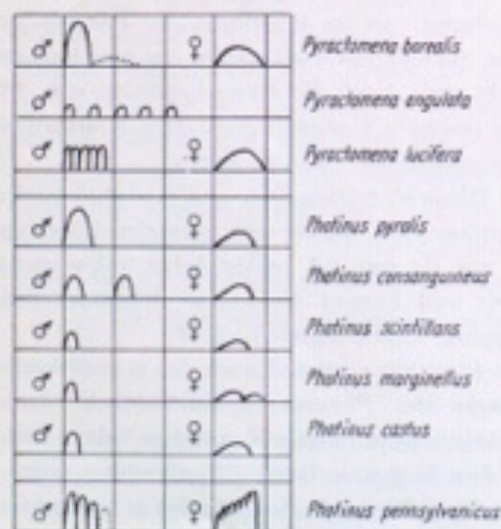


Abb. 95. Chart showing relative intensities and durations of flashes of American Lampyridae (1 cm vertically equals approximately 0.02 candle power; 1 cm horizontally equals approximately one second in length of curves; space between curves representing flashes of male and female of some species, is arbitrary. (nach McDERMOTT [87].

Abb. 6, S. 58).

die Kopula, auslöst, ist demnach ebenfalls verschieden: Für die blitzenden Arten ist die Zeitrelation zwischen ♂- und ♀-Blitz und die Dauer und Art der Blitze typisch (Abb. 95). Da bei unseren Arten weder die ♂♂ noch ihr Licht (wenn solches überhaupt sichtbar vorkommt) auf die ♀♀ wirken und das ♀-Licht beider Arten nicht verschieden ist, muß das Auslösesystem anders aussehen. Während beide Geschlechter der blitzenden Arten außerordentlich aktiv sind, verhalten sich bei unseren Arten die ♀♀ weitgehend passiv.

Diese Verschiedenheit im Sexualverhalten der beiden Gruppen wurde bislang nicht beachtet. Man hat vielfach die Beobachtungen an amerikanischen Lampyriden in unzulässiger Weise auf alle Lampyriden übertragen. Aber die fast ausschließlich deskriptiven Beobachtungen über das Sexual-

verhalten blitzender Lampyriden (mit Ausnahme von *Phatius pyralis*, die BUCK [21] genauer experimentell untersuchte) haben so lange nur den Wert von Vorarbeiten, bis ihnen eingehendere experimentelle Analysen folgen. Diese erscheinen um so wünschenswerter, da oftmals mehrere Arten gemeinsame Biotope bewohnen und da — wie aus Abb. 95 und Tabelle 16 hervorgeht — viele Arten sich weder in Blitzrhythmus noch Blitzdauer, noch im Spektralbereich ihres Emissionslichtes wesentlich unterscheiden. Neben artisolierenden Mechanismen wären wahrscheinlich bei den blitzenden Arten ein „♀-Schema“ und ein „♂-Schema“ zu erwarten, weil es ja für beide Geschlechter Voraussetzung für das Zusammenfinden ist, aktiv auf Licht zu reagieren. Von einer genauen Kenntnis der spezifischen AAMs der verschiedenen Emissionstypen der Lampyriden sind wir noch weit entfernt.

E. Ergänzende Beobachtungen

I. Bei Larven

1. Akinese

Die Larven beider Arten verfallen bei mechanischer Reizung besonders der cephalothorakalen Region (Berührung, Erschütterung usw.) in Akinese. — Die Körperhaltung bleibt bei *Phausis* nach leichten Reizen unverändert, nach größeren Reizen krümmt sie den Körper mehr oder weniger halbkreisförmig, zieht die Extremitäten an und fällt auf die Seite oder auf den Rücken. In Rücken- oder Seitenlage fällt die Larve in der beschriebenen Körperhaltung immer in Akinese. Hemmung der Lagekorrektur und Bewegungslosigkeit können stundenlang andauern (sehr hinderlich bei Experimenten!). — Bei *Lampyris* ist die Akinese nicht so stark ausgeprägt. Im Gegensatz zu *Phausis* nimmt sie fast immer Seiten- oder Rückenlage ein und ist halbkreisförmig gekrümmt. Die Dauer ist auf Sekunden oder höchstens auf wenige Minuten beschränkt. Klammerreflex und Umkehrreaktion unterbleiben bei beiden Arten.

Bei wiederholter Reizung wird der Akinesezustand immer kürzer, die Reaktion ermüdet. Mechanische, chemische und Wärmereize können die Akinese bei einer bestimmten Schwelle überschreitenden Stärke verkürzen oder heben sie ganz auf. Starke mechanische und thermische Reize an den Tarsen und am Abdomen, sowie am metathorakalen Sternit haben besonders antagonistische Wirkung.

Bei den Imagines gibt es keine Akinese.

2. Feinde

Hauptschädlinge in meinen Zuchten (für *Phausis* und *Lampyris*) waren Milben¹⁾ (Abb. 96). Zeitweilig waren bis zu 80% meiner Tiere befallen, die übrigen waren meist frisch gehäutete oder frisch aus dem Freiland gefangene Individuen. Die Larven

1) Die Milben wurden bisher noch nicht bestimmt.

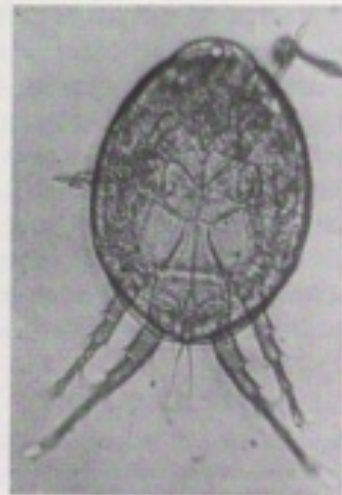


Abb. 96. Unbestimmte ektoparasitische Milbe, Schädling in meinen Larvenzuchten.

waren oft in ungeheuren Mengen vor allem am weichen Halsteil, an den Mundwerkzeugen und Fühlern befallen; andere weniger bevorzugte Stellen waren die Beine, die Analgegend und die Intersegmentalhäute. Die Milben saugten vor allem an den weichen Integumentteilen (wie Intersegmentalhäute, Haargruben und dergleichen). Stark befallene Larven starben nach kurzer Zeit. — In den Zuchtgefäßen waren die noch frei lebenden Milben meist auf erhöhten Stellen mit hochgestrecktem, tastendem 1. Beinpaar zu finden. Vermutlich heften sich die Milben zunächst an die Fühler und Beine der Käferlarven an, um dann sichere Stellen auf den Wirtskörpern aufzusuchen (Halsfalte, Gelenk- und Intersegmentalhäute). Die Milben besitzen am Hinterende ein saugnapfähnliches Gebilde. Die Bekämpfung dieser Plage versuchte ich vor allem durch sauber gehaltene, gelegentlich sterilisierte

Zuchtgefäße und durch Isolierung der gerade gehäuteten, noch unbefallenen Larven. Die winzigen Milben (160 μ lang) von den Larven zu entfernen, war zeitraubend und anstrengend (nur bei 50- bis 80facher Vergrößerung möglich!); außerdem gelang dies nur an narkotisierten Larven.

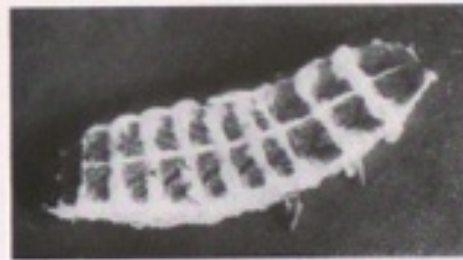
Seltener wurden die Larven beider Arten von Nematoden¹⁾ heimgesucht, die sich endoparasitisch im Kopf und Hals der Larven aufhielten und Lähmungserscheinungen zuerst der befallenen Körperteile und Anhänge, dann des gesamten Tieres hervorriefen, die zum Tode führten.

Besonders im Herbst und Winter waren Pilze (*Beauveria bassiana* (BALS.) VUILL.²⁾) eine verheerende Plage bei den *Lampyris*-Larven mit tödlichem Ausgang. Die ersten Symptome des Befalls waren dabei erst postmortal nachzuweisen, indem ein weißes Pilzmyzel noch am Todestag aus der Mundöffnung bzw. zwischen den Mundwerkzeugen und an der Analregion hervorwuchs. In diesem Stadium ist der Tierkörper auffallend hart und steif. Schon nach 1 Tag (Abb. 97a) hat das Myzel sämtliche Intersegmentalhäute durchwachsen und überwuchert den ganzen Körper; dieser Vorgang ist mit Guttation verbunden. Sie verschwindet während der folgenden Fruchtbildung (Abb. 97b). Bei etwa 17° C tritt sie nach 5—7 Tagen ein und äußert sich makroskopisch in einem gelblichen Farbton. — Befallene Larven sind in lebendem Zustand noch 2—3 Tage vor den ersten sichtbaren Verpilzungserscheinungen

1) Die Tiere wurden zur Bestimmung eingeschickt und gingen leider dort verloren.

2) Der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft (Institut für biologische Schädlingsbekämpfung) Darmstadt, Kranichsteinerstraße 61, verdanke ich die Bestimmung.

nicht zu erkennen, da sie keine Abweichung vom normalen Verhalten zeigen. Sofort nach dem Tode aufpräparierte Tiere zeigen, daß Eingeweide, Fettkörper usw. von einem noch feineren Myzel als dem äußerlich sichtbaren völlig durchwuchert sind und eine verfilzte, kompakte, jedoch brüchige Masse bilden, wobei die äußeren Organkomplexe noch gut erkennbar sind (Abb. 97c). Von diesen Schädlingen befallene Larven fand ich keine im Freiland.



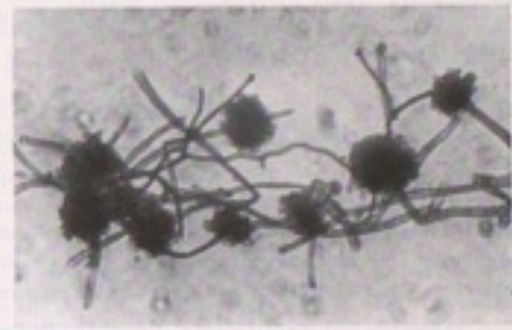
a

Abb. 97. Endoparasitischer Pilzschädling (*Beauveria bassiana*, BALS., VUILL.) an *Lampyris*-Larven.

Abb. 97a. Ein Tag nach dem Tode der Larve hat das vorher äußerlich nicht sichtbare Pilzmyzel die weichen Teile des Larvenkörpers durchwachsen.

Abb. 97b. Fruchtkörper des Pilzes außerhalb des Larvenkörpers.

Abb. 97c. Mit feinem, dichtem Myzel durchwucherte Fettkörperballen der Larve bei deren Tode.



b



c

Sehr unterschiedlich wird in der Literatur die Frage der Leuchtfunktion der Larven bezüglich ihrer biologischen Bedeutung beurteilt. Manche Autoren sprechen sich für eine Schutzfunktion, andere dagegen aus. Dafür spreche, daß die ♀♀, die Schutz am nötigsten hätten, am stärksten leuchteten (DIECKHOFF [34]), daß Räuber nicht gern nach „Feuerfunken“ schnappen würden (HAUPT [57]), daß die frei fliegenden Arten intermittierend, und nur die flügellosen, die vorwiegend in Laub und dergleichen verborgen leben, kontinuierlich und permanent leuchteten (OLIVIER [96]). Hingegen lehnen KNAUER [68] und VOGEL [131] die Abschreckungsfunktion des Lichtes ab, da sich Frösche, Kröten, Spinnen und Fledermäuse nicht dadurch abschrecken ließen. — Berichte über Experimente zu dieser Frage konnte ich keine finden. Da ich meine Tiere bis zum Abschluß dieser Arbeit für andere Zwecke brauchte,

konnte ich auch keine Versuche ausführen. Untersuchungen mit leuchtenden Larven sind zudem sehr schwierig, da sie normalerweise sehr willkürlich leuchten (außer in Ruheperioden vor der Häutung, s. dort); Puppen wären zu diesem Zweck besser geeignet. — Ich meine, daß das Leuchten nur bei den *Phausis*-Larven eine Schutzfunktion haben könnte, nicht aber bei denen von *Lampyrus*, da diese ihr Licht bei mechanischen Reizen ziemlich schnell verlöschen lassen. Im übrigen dürften die Tiere durch Akinese, durch Schutzfärbung und durch ihre verborgene Lebensweise schon gut geschützt sein.

3. Leuchtorganextirpation und Symbioseproblem

Für eine Symbiose mit Leuchtbakterien bei Lampyriden (vgl. auch S. 434ff.) sprachen sich KUHNT [70], PIÉRANTONI¹⁾ und ZIRPOLO²⁾ aus, dagegen sind CZEPA [32], HARVEY [52, 53, 55], HASAMA³⁾, MEISSNER [90, 92], VERHOEFF [126], VOGEL [130], WEITLANER [137], während BUCHNER weitere Untersuchungen abwartet und das Problem vorsichtig beurteilt [15—18]. Die Gegner begründen ihre Stellungnahme entweder durch mißglückte Kultivierungsversuche von Leuchtbakterien oder durch indirekte physiologische Versuche, die eine Lechtsymbiose ausschließen.

HARVEY [52] extirpierte Leuchtkäferlarven die Leuchtorgane, von denen er drei Tiere bis zur Imago durchbrachte. Diese Imagines waren dann alle mit normalen imaginalen Leuchtorganen versehen. Aus diesem Versuch schloß HARVEY, daß die Lumineszenz ein fundamentales Charakteristikum der photogenen Zellen ist, die auf der chemischen Produktion von Leuchtmaterial besteht, da sich ja das Imaginalorgan neu bilde. Im Falle von Lechtsymbiose wäre nach Beseitigung des larvalen Leuchtorgans beim adulten Tier kein Leuchten zu erwarten, da keine andere Region der Larve leuchtete; es sei denn man nehme ein nichtleuchtendes Stadium im Existenzzyklus der Bakterien an.

Ich wiederholte die Versuche mit umfangreicherem Material bei weiblichen *Lampyrus*-Larven (30 Stück). Die Larven wurden ein- und beidseitig operiert. Während der Versuchszeit gingen 4 Larven vor der Häutung zur Imago ein. Bei Kontrollen auf subjektiv-optischem und auf photokymographischem Weg wurde kein Leuchten bei beidseitig operierten, bei einseitig operierten Larven aber Leuchten des intakten Leuchtorgans festgestellt.

Die Larvalorgane wurden nach mehrmaligen Häutungen (bis zu 4mal) nicht regeneriert. Bei allen Larven bildeten sich im Puppenstadium die normalen Imaginalleuchtplatten (histologisch nachgeprüft), die auch leuchteten. Das larvale Leuchtorgan der einseitig extirpierten Larven blieb natürlich beim Adulttier erhalten.

Das durch die geringe Tierzahl etwas unsichere Ergebnis HARVEYS bestätigen also meine Experimente für *Lampyrus*. An Hand dieser und der physiologischen Experimente über das Leuchten der Lampyriden (besonders der von McELROY²⁾ und STREHLER²⁾ halte ich das Lampyridenleuchten ebenfalls nicht für symbiontisch.

1) Zitiert nach HARVEY [55].

2) Zitiert nach HARVEY [55].

4. Lokomotionseigentümlichkeiten

Dadurch, daß die relativ schwachen, kleinen Beine ein bei *Lampyrus* besonders langes Abdomen fortzubewegen haben, gibt es bei den Larven eigentümliche Fortbewegungsweisen, die außerdem für die Schneckenverfolgung recht zweckmäßig erscheinen. Das gut ausgebildete Pygopodium wird von den *Lampyrus*-Larven außer als Putzorgan fast immer auch zu spannerraupeartiger Fortbewegung benutzt; bei der anders gebauten *Phausis*-Larve ist das weniger der Fall. Mit dem Pygopodium können die Larven auch behende rückwärts kriechen. — Die starken Borsten zu beiden Seiten der hinteren Ecken des 2.—8. Abdominalsternits sind analwärts bedeutend verlängert (besonders die 3 letzten Paare) und schräg nach hinten gerichtet. Während der spannerartigen Bewegungen können sie das Pygopodium als Lokomotionshilfe unterstützen (zur Funktion der Borsten vgl. auch S. 440).

5. Reparation, Regeneration, Lebensfähigkeit

Wenn die Zucht der Larven nur schwer gelingt, so liegt das nicht an ihrer mangelnden „Lebensfähigkeit“; denn diese ist ganz erstaunlich. Dekapitierte *Lampyrus*-Larven laufen über 2 Monate lang (bei etwa 18° C) mit derart normalen koordinierten Schreit-, Spanner- und Rückwärtsbewegungen umher, daß sie von den unverletzten Larven nicht zu unterscheiden sind. Sie führen normale Umkehrbewegungen aus, fallen jedoch nicht mehr in Akinese. Ähnlich verhalten sich dekapitierte *Lampyrus*-Larven ohne Darmtrakt, jedoch nicht auf so lange Zeit. Dieses erstaunliche Verhalten ist vor allem dadurch erklärbar, daß die Hirnganglien wegen Platzmangels im Prothorax liegen und so durch die Dekapitation nicht entfernt werden.

Grobe Verwundungen, Quetschungen, Amputationen von Körperanhängen, Operationen im Körperinnern unter starkem Blutverlust überstehen sie so gut, daß sie nach wenigen Stunden wieder Schnecken überfallen können. Verwundungen verheilen sehr schnell. Extirpationen werden anscheinend im Verlaufe der Häutungen nicht regeneriert.

6. Strömungssinn, Thigmotaxis

Die Larven reagieren sehr empfindlich auf leichteste Luftströmungen (*Phausis* besonders stark). Sie werden sofort bewegungslos und heften sich mit den Tarsen und dem Pygopodium an der Unterlage fest.

Auf Luftströmungen, sehr leichte Erschütterungs- und Berührungsreize, die die Akinese gerade noch nicht auslösen, reagieren die Larven negativ thigmotaktisch und weichen dem Reiz durch entsprechende Körperverbiegungen aus. Sich begegnende oder sonstwie sich berührende Larven zeigen keine solche Reaktionen.

Während ihrer täglichen Inaktivperiode verhalten sich die Larven stark positiv thigmotaktisch. Die Larven drücken sich dabei — wenn alle Bodenhindernisse fehlen

— an die Unterlage, sonst zwingen sie sich gerne an die Gefäßkanten (vgl. Laufskizzen der Abb. 20a, b) und in jeglichen Zwischenraum (auch bei Nacht oder wenn dieser Zwischenraum durch lichtdurchlässiges Material gebildet wird; negative Phototaxis scheidet also in diesem Falle aus). Diese positive Thigmotaxis erschwert oft die Durchführung von Versuchen. Sie hängt bei den frei lebenden Larven zweifellos mit der Empfindlichkeit gegenüber Außenreizen aller Art zusammen; denn durch die positive Thigmotaxis bleibt das Tier in seinem Vorzugshabitat vor Austrocknung, Licht u. a. Einflüssen geschützt.

7. Umdrehbewegungen

Werden Larven unter normalen Bedingungen (beim Klettern, beim Beutefangen usw.) auf planer, rauher Unterlage (z. B. Filtrierpapier) in Rückenlage gebracht, so versuchen sie auf zweierlei Weise den Kontakt mit den Tarsen wieder herzustellen: a) Kopf und Körper sind maximal gestreckt, die Beine machen Suchbewegungen, Vorder- und Hinterkörper werden von der Unterlage abgehoben und drehen sich dann um ihre Längsachse der Unterlage zu. Nur gelegentlich gelingt diese Umdrehbewegung, das Tier fällt dann in die Normallage und hält sich sofort fest. Diese Art des Umdrehens dauert manchmal mehrere Minuten.

b) Wenn a) nach längerem Versuch nicht zum Umdrehen führt, wird blitzschnell aus der Stellung a) folgende Stellung eingenommen: Vorderende und Abdomen stemmen sich auf die Unterlage unter gleichzeitigem leichtem Anheben des Körpermittelteiles, dabei kippt die Larve seitwärts um und bringt sich mit Pygopodium und Tarsen in die Normallage. Diese Reaktion führt meist innerhalb einer Sekunde zum Ziel.

Es ist bemerkenswert, daß zuerst immer a) ausgeführt wird; denn diese Reaktion führt unter natürlichen Bedingungen meist dazu, daß die Beine oder das Pygopodium wieder Kontakt finden. — Daß die Umdrehbestrebungen von einem Kontakt der Tarsen und des Pygopodiums mit der Unterlage abhängen, zeigt sich auch dann, wenn sich Tarsen und Pygopodium während des halbkreisförmigen Einrollens von Vorderende und Abdomen zufällig berühren und eine Zeitlang festhalten. In dieser Lage verharren die Larven oft, wobei weitere Umdrehbewegungen ausgeschaltet sind.

II. Bei Imagines

1. Ernährungsfrage

Nach CZEPA [32] und WEITLANER [138] fressen die Imagines Humus, die *Lampyrus*-♀ auch grüne Pflanzen, nach MAILLE [78] sind sie herbivor, nach RECLUZ [110] herbi- und carnivor (Schnecken); ACLOQUE [1] und NEWPORT [95] berichten über Nahrungsaufnahme nur bei ♀♀ (bei NEWPORT ohne Angabe der Nahrungsart, nach ACLOQUE Schnecken); HÖLLRIGL [62] konnte bei den *Phausis*-Imagines nie Nahrungsaufnahme beobachten. — Nach meinen Beobachtungen nehmen die Imagines beider Arten Wasser auf.

Gegen eine Nahrungsaufnahme der Imagines beider Arten sprechen folgende Beobachtungen und Überlegungen:

1. Die reduzierten Mundwerkzeuge: bei *Phausis* zwar noch in der für die Larven typischen Ausbildung erhalten, Mandibelkanal u. a. fehlen jedoch; bei *Lampyrus* sind sie auf winzige Rudimente zurückgebildet.

2. Der Aktivitätszyklus: Die Imagines sind bei Tage völlig inaktiv, bei Nacht zeigen sie nur sexuelles Appetenzverhalten (vgl. Kap. D 1 I).

3. Der leere Darm (auch bei frisch gefangenen Tieren): Der Darmtrakt scheint im Vergleich zu dem der Larven reduziert, aber sonst noch ausgebildet.

4. Der bis zum Lebensende sich aufbrauchende Fettkörper.

5. Die Tatsache, daß von der Puppe bis zum Tod zwischen Filterpapier ohne jegliche Nahrung gehaltene Tiere ebenso lange lebten wie Imagines, die in möglichst naturgetreu eingerichteten Zuchtgefäßen bei überreichem Schneckenangebot gehalten wurden. (Imagines zeigen keinerlei Reaktionen auf Schnecken!).

6. Das Gewicht des lebenden Tieres nimmt progressive bis zu einem gewissen Prozentsatz ab (Abb. 98a, b); danach tritt der „natürliche“ Tod ein. Dieser Tod könnte allerdings als „Hungertod“ aufgefaßt werden. Die Versuche, die die Ergebnisse dieser Abbildungen lieferten, wurden in einem weitgehend natürlichen Habitat bei konstant 100% relat. Luftfeuchte und 21°C durchgeführt. Es ist zu beachten, daß den Tieren dabei kein freies Wasser zur Verfügung stand, da diese eifrig Wasser aufnehmen (10–20% ihres Körpergewichtes).

Die anfänglich stark abfallenden Kurven der ♂♂ sind auf die ungleich größere Aktivität derselben zurückzuführen. Die Kurve I der Abb. 98b stellt den Gewichts-

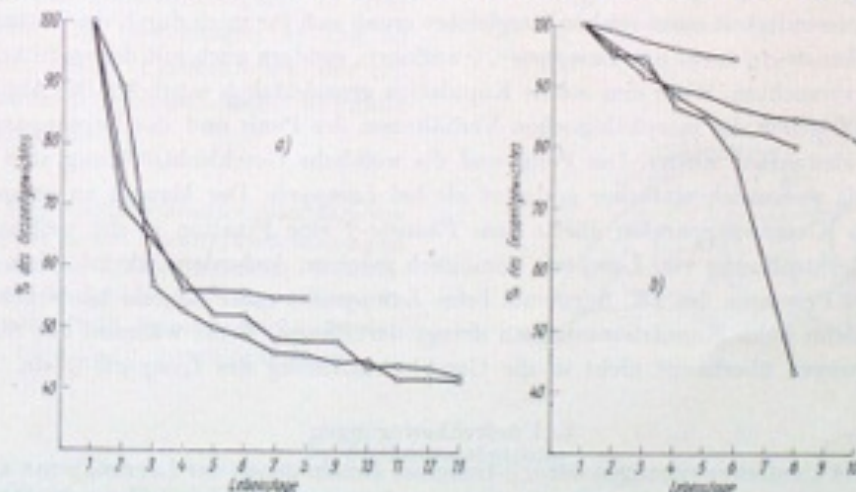


Abb. 98. Gewichtsabnahme im Laufe der Lebenszeit der Imagines (*Lampyrus*): a) bei ♂♂ bis zu deren Tod, b) bei ♀♀ bis zum Beginn der Eiablage. Weitere Angaben im Text.

verlust eines ♀ dar, das zwischen dem 6. und 7. Lebenstag alle Eier (unbefruchtet) ablegte und am 8. Lebenstag starb. Diese Kurve zeigt, daß das Nettogewicht der ♀♀ (ohne Eiblast) beim Tode ebenfalls 50% unterschreitet. Die übrigen Kurven der Abb. 98b wurden mit Beginn der Eiablage abgebrochen.

2. Feinde, Phoresie

Die ♀♀, von denen ich viele im Freiland vom ersten Tag ihres Erscheinens bis zum natürlichen Lebensende beobachten konnte, scheinen wenig oder keine Feinde zu haben. Leuchtende ♀♀ bot ich Kröten an, die sie allerdings auffraßen. — Die ♂♂ dagegen findet man zu Dutzenden hell leuchtend in Spinnennetzen, wo sie von Spinnen ausgesaugt werden. Nichtleuchtende Imagines beiderlei Geschlechts bot ich einer Fledermaus (*Selysius bechsteini*) an, die einige Tage (bei 21° C) gehungert hatte. Nur zwischen einer Fütterung mit Mehlwürmern geschah es, daß sie nach einem Leuchtkäfer schnappen wollte oder wirklich zubiß, den Bissen aber sofort von sich schleuderte. Ohne Mehlwurmbeigabe reagierte die Fledermaus überhaupt nicht auf die dargebotenen Leuchtkäfer. Vielleicht hat deren unangenehmer Geruch eine abstoßende Wirkung.

Phoresie beobachtete ich an einem in Kopula begriffenen *Lampyris*-Paar, das an allen Körperteilen dicht mit Uropodiden besetzt war.

3. Morphologischer Vergleich

der Penes und der Legeapparate bei *Lampyris* und *Phausis*

VERHOEFF [125] beschreibt nur die Abdomina von *Phausis*-♂♂ und *Lampyris*-♀♀, so daß ein Vergleich beider Arten und beider Geschlechter nicht möglich war. Die Notwendigkeit eines solchen Vergleiches ergab sich für mich durch die Tatsache, daß *Phausis*-♂♂ nicht nur *Lampyris*-♀♀ anfliegen, sondern auch mit diesen zu kopulieren versuchten. Wäre eine solche Kopulation grundsätzlich möglich? Die Abb. 99 und 100 geben die morphologischen Verhältnisse des Penis und des Legeapparates bei beiden Arten wieder. Der Penis und die weibliche Geschlechtsöffnung sind bei *Phausis* wesentlich einfacher gestaltet als bei *Lampyris*. Der Mangel an artspezifischen Klammerapparaten dürfte dem *Phausis*-♂ eine Fixation in der weiblichen Geschlechtsöffnung von *Lampyris* unmöglich machen. Außerdem scheint schon der dorsale Processus des IX. Segments beim *Lampyris*-♀ einer Kopula hinderlich zu sein; denn beim Kopulationsversuch dringt der *Phausis*-Penis während der Suchbewegungen überhaupt nicht in die Geschlechtsöffnung des *Lampyris*-♀ ein.

4. Umdrehbewegungen

Die Umdrehbewegungen der ♀♀-Imagines ähneln denen der Larven, wenn auch die Reihenfolge der Anwendung der beiden Möglichkeiten nicht so streng eingehalten wird.

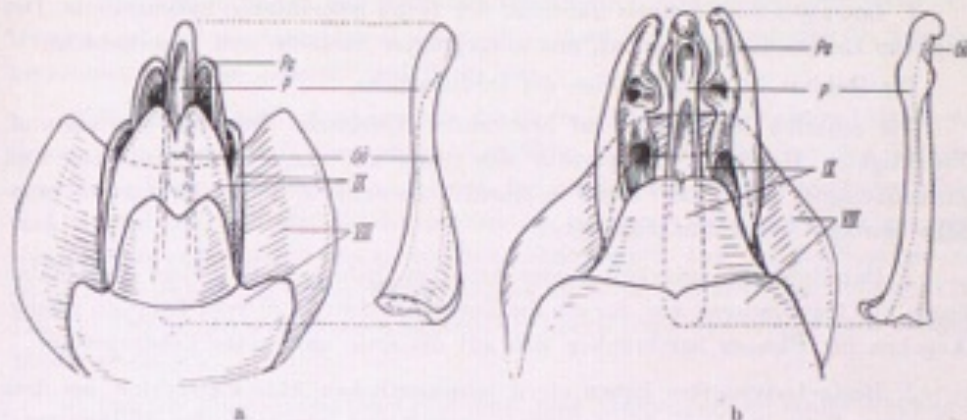


Abb. 99. Männliche Geschlechtsanhänge von *Lampyris* (a) und *Phausis* (b). (Behaarung ist weggelassen). Zeichen wie Abb. 100.

Bei *Phausis*-♂♂ fehlt die Umdrehbewegung b) der Larven und ♀♀ völlig; sie wäre wahrscheinlich auch wegen der Flügel bzw. Elytren und wegen des kurzen Abdomens nicht ausführbar. Das Abdomen der *Lampyris*-♂♂ ist länger als die Elytren und so kann es auch die Umdrehbewegung b) ausführen. Die Bewegungen a) und b) werden beim Umdrehreflex der ♂♂ blitzschnell gekoppelt, wobei a) immer vorausgeht.

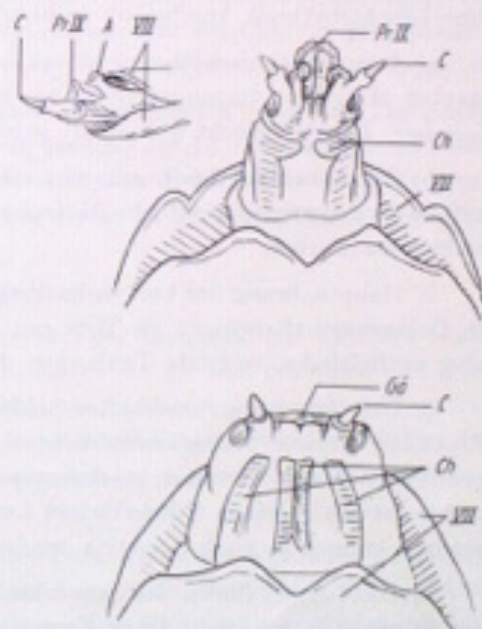


Abb. 100. Weibliche Geschlechtsanhänge von *Lampyris* (a) und *Phausis* (b) (Behaarung ist weggelassen). A After; C Cercus; Ch Chitinsplattchen; G6 Geschlechtsöffnung; P Penis; Pa Paramere; Pr IX Processus des IX. Tergits; VIII, IX 8. und 9. Sternit bzw. Tergit.

F. Zusammenfassung

Ökologie, Entwicklungszyklus, Larvenbiologie und Sexualbiologie der einheimischen Lampyriden *Lampyris noctiluca* und *Phausis splendidula* wurden im Freiland und Laboratorium untersucht. Folgende Ergebnisse sind hervorzuheben:

1. *Lampyris* und *Phausis* haben in der Regel gemeinsame Lebensräume. Der typische Lebensraum ist feucht, mit ausgeprägter Strauch- und Krautschicht.

Ihr Habitat ist ausschließlich die Bodenschicht.

Die scharfen Reaktionen auf bestimmte ökologische Faktoren (Untergrund, Feuchtigkeit, Helligkeit, Temperatur usw.) und auf deren Wechselwirkung und Zusammenspiel halten die Larven in einem Lebensmilieu, dessen Mikroklima möglichst geringe Schwankungen zeigt.

2. Der Entwicklungszyklus beider Arten ist 3jährig. Vollständige Einzeldaten liegen nur für *Lampyris* vor, für die die Zucht aus dem Ei in zwei Etappen gelang. Angaben für *Phausis* beschränken sich auf die erste und letzte Lebensperiode.

3. Beide Larvenarten haben einen jahreszeitlichen Aktivitätszyklus, bei dem eine winterliche Diapause (für *Lampyris* partiell und fakultativ, für *Phausis* total und obligatorisch) mit einer Aktivperiode während der übrigen Zeit wechselt.

4. Mit dem täglichen Aktivitätswechsel (bei Nacht aktiv, bei Tag inaktiv) ist eine Leuchtrhythmik kombiniert (willkürliches Leuchten bei Nacht).

a) Der Aktivitätsrhythmus ist bei *Lampyris* stark endogen fixiert. Bei konstanten übrigen Bedingungen ist er nur durch Beleuchtungswechsel exogen modifizierbar. *Phausis* gleicht sich sofort jedem Phasenwechsel der Beleuchtung an.

b) Die Leuchtrhythmik gehorcht inhärenten Faktoren, so daß das Leuchten auf die normalerweise nächtliche Aktivphase beschränkt bleibt. Die Larven leuchten nicht kontinuierlich.

5. Hauptnahrung der Larven im Freiland sind Nackt- und Gehäuseschnecken. In Gefangenschaft nehmen sie Tiere mit ähnlicher Konsistenz (Regenwürmer) an, aber auch frische, verletzte Tierleichen der verschiedensten Gruppen.

6. Das Beuteappetenzverhalten beider Larvenarten unterscheidet sich von den Praktiken anderer Schneckenspezialisten unter den Käfern und ist den Lebensgewohnheiten der Schnecken stark angepaßt. Die Einzelglieder der typischen Reaktionskette zwischen Schnecke und Larve müssen nicht starr aufeinanderfolgen, sondern können je nach Situation wiederholt oder übersprungen werden.

a) Die Larven finden die Schnecken nur durch die Spur des Schleimbandes, der sie genau folgen, nicht durch Fernsinne. Eine Schneckenschleimspur kann noch nach 1–2 Tagen verfolgt werden. Als vermutlich olfaktorische Sinnesorgane fungieren dabei nur die Taster der 1. Maxille.

b) Für das Auffinden des für die Giftinjektion wichtigen Schnecken Vorderendes sind weder optische noch taktile Reize der Schnecke maßgebend (Gegensatz zu VOGEL [129]), sondern die verschiedene (chemische?) Beschaffenheit des Schleimes von Vorder- und Hinterende.

c) Das Verschwinden des Schnecken Vorderendes im Gehäuse oder unter Attrappen und auch die Abwesenheit von Schleim lösen dann das Besteigen der Schneckenschalen und das „Reiten“ auf ihnen aus.

d) Das beim Angriff der Larven in die Beute injizierte Gift wirkt auf alle deren Bewegungen irreversibel lähmend; die Lähmung geht vermutlich von den Nervenzentren im Vorderende der Schnecke aus. Die mechanischen Bißverletzungen allein sind unerheblich. Der Ort der Giftproduktion ist unbestimmt; Extrakte aus verschiedensten Larventeilen wirken auf Schnecken tödlich. Der Ort der Speicherung und Konzentration des Giftes dürfte nicht im Mitteldarm (FABRE [40], VOGEL [127, 129, 131]) zu suchen sein, sondern im Kopf der Larve. Der Giftvorrat ist nach wenigen Bissen erschöpft.

e) Positive Thigmotaxis führt schließlich zum Abtransport der Beute in Schlupfwinkel.

f) Extraintestinale Verdauung (FABRE [40], VOGEL [127, 129, 131]) scheint neben der normalen Nahrungsaufnahme zerkleinerter Nahrung kaum vorzukommen. Der morphologische Bau der beißenden Mundwerkzeuge und des Pharynx gestatten eine normale Nahrungsaufnahme und erscheinen der Schneckennahrung gut angepaßt.

7. Der das sexuelle Appetenzverhalten bestimmende typische Tag-Nacht-Rhythmus der Aktivität und des Leuchtens, der Flug der ♂♂, die Warte- und Leuchstellung der ♀♀ und die Paarung wurden im Freiland und Labor beobachtet und näher untersucht. Dieser ganze Verhaltenskomplex ist bei beiden Arten erstaunlich gleich.

8. Experimente lieferten folgende Ergebnisse:

a) Täglicher Aktivitäts- und Leuchtzyklus der Imagines: Die Aktivität beider Geschlechter und das (kontinuierliche!) Leuchten der ♀♀ sind gekoppelt und fallen normalerweise in die Nachtstunden vor Mitternacht. Deren Dauer ist endogen festgelegt, der Beginn kann durch bestimmte Lichtverhältnisse ausgelöst werden. Die anderen zur gleichen Zeit im Freiland herrschenden Umweltverhältnisse (Temperatur, Luftfeuchtigkeit, Wind, Regen und so fort) haben keine Wirkung.

b) Auslösereize für das Sexualverhalten i.e.S.: Der allein wirksame Auslöser für den zur Kopula führenden Anflug der ♂♂ ist das ♀-Licht (Fernauslöser). Der ♀-Duft spielt erst bei der Orientierung des ♂ auf dem ♀ eine Rolle und intensiviert erst nach gelungenem Anflug das weitere männliche Sexualverhalten.

Die taktilen Reize des ♂ lösen sodann gewisse Bewegungen des ♀ aus. Diese Bewegungen wiederum sind für das Gelingen der Kopulation wichtig; allerdings gelingt sie auch bei toten ♀♀ in normaler Schreitstellung.

Der von den anderen Komponenten isolierten Gesamtform oder den Einzelformen des ♀-Körpers kommt keine auslösende Bedeutung zu.

Tote oder narkotisierte ♂♂ lösen keinerlei Reaktionen der ♀♀ aus; das Licht von *Phausis*-♂♂ ist ebenfalls unwirksam.

c) Die Eigenschaften des Lampyridenlichtes: Spektralbereich (500—650 m μ), Energieverteilung des Spektrallichtes und dessen Maximum (550—580 m μ) und die Lichtintensität sind bei beiden Arten und in allen Entwicklungsstadien gleich.

d) Leuchtattrappenversuche: Mit gelbem Licht (= Maximum der Spektralenergie des normalen ♀-Lichtes) durchleuchtete ♀-Attrappen (= Attrappen mit den naturgetreuen ♀-Leuchtflächenmustern der betreffenden Art) lösen ein Maximum an Zuwendungen der ♂♂ bei beiden Arten aus. Dieses Maximum wird bei *Phausis*-♂♂ von einem weiteren Maximum noch übertroffen, das im blauen Spektralbereich liegt, der im Emissionsspektrum dieser Art aber gar nicht vorkommt. *Lampyris*-♂♂ reagieren nicht auf blaues, grünes und rotes Licht, obwohl sie es wahrnehmen. *Phausis*-♂♂ reagieren auf alle Wellenlängen sichtbaren Lichtes gut.

Phausis zieht eine übernormal helle ♀-Attrappe vor, während *Lampyris* auf die ♀-Lichtintensität maximal reagiert.

Bewegte oder rhythmisch blitzende ♀-Leuchtattrappen verringern die Zahl der Zuwendungen bei beiden Arten.

Über- und unternormal große ♀-Lichtattrappen vermindern bei *Lampyris* die Zahl der Zuwendungen, bei *Phausis* lösen übergroße stärker aus.

Lampyris-♂♂ verwechseln im Freiland die gleichzeitig leuchtenden Entwicklungsstadien beider Arten und vor allem die leuchtenden *Phausis*-♀♀ nicht mit den ♀♀ der eigenen Art; *Phausis*-♂♂ verwechseln ihre eigenen ♀♀ mit denen von *Lampyris*.

Sowohl ungegliederte wie gegliederte Flächen erhöhen die Zahl der Zuwendungen mit ihrer Größe, erreichen jedoch nur bei *Phausis*, nicht bei *Lampyris*, die Zahl der Zuwendungen einer ♀-Normattrappe. Gegliederte Flächen haben geringere Anziehung als ungegliederte.

Die Gliederung der Flächen der *Lampyris*-♀-Leuchtorgane ist für *Lampyris*-♂♂ optimal; dem Grad der Abänderung entspricht eine Verringerung der Zuwendungen. Auf *Phausis*-♂♂ wirkt jedes sichtbare Licht auslösend. Durch Schematisierung und Vervielfältigung der Elemente des *Phausis*-♀-Leuchtorgans kann man „übernormale“ Attrappen bilden, wenn deren Leuchtfläche dabei vergrößert ist und mit Blaulicht leuchtet.

Gelblicht-Attrappen mit originalgetreuer Leuchtfeldanordnung des *Lampyris*-♀-Leuchtorgans wirken auf *Lampyris*-♂♂ übernormal (etwa 50% mehr Zuwendungen als für das leuchtende ♀).

e) Aus Freilandbefunden und Attrappenversuchen geht hervor, daß das *Lampyris*-♂ sein arteigenes ♀ durch die artspezifische Anordnung der Leuchtfelder des ♀-Leuchtorgans und durch die Qualität des ♀-Lichtes findet. *Phausis*-♂♂ fliegen alle leuchtenden Flächen bestimmter Größe, Farbe und Intensität an und finden

ihre ♀♀ nur durch Versuch und Irrtum. Überproduktion an ♂♂ scheint diesen Mangel auszugleichen.

9. Die Augen der ♂♂ weichen stark vom üblichen morphologischen Bau der Superpositionsäugen ab und erfüllen somit bezüglich Größe, Stellung am Kopf, Rundsicht, binokularem Sehraum, großer Lichtstärke und Sehschärfe die zum Auffinden der Geschlechtspartner gestellten Forderungen. Ihre Morphologie weist für beide Arten keine bemerkenswerten Unterschiede auf.

Die Augen der ♀♀ beider Arten entsprechen weitgehend dem üblichen Bau von Superpositionsäugen.

10. *Lampyris*-♂♂ reagieren auf Lichtintensitäten bis etwa 200 lx positiv, auf stärkere Intensitäten (bei 1000 lx) indifferent oder deutlich negativ phototaktisch. Bei *Phausis*-♂♂ erfolgt die Umkehr von positiver zu negativer Phototaxis bei 60 lx.

11. Das sexuelle Appetenzverhalten wird bei *Lampyris*-♀♀ durch Licht über 80 lx, bei *Phausis*-♀♀ über 100 lx gestört.

12. Skototaxis (Formensehen?) ist nur bei ♂♂, nicht bei ♀♀ nachzuweisen.

Literatur

*zitiert in HARVEY [55]: Bioluminescence, New York 1952.

- [1] ACLOQUE, A. (1905)*, Le ver luisant.
- [2] — (1907), La lumière des insectes, Le Cosmos 56, 624—627.
- [3] ALEXANDER, R. S. (1943)*, Faktors controlling fire-fly luminescence.
- [4] ANON, P. P. (1917)*, The fire-flies' light.
- [5] AUTHUM, H. (1951), Erregungsvorgänge und Leistungen des Insektenauges. Verh. d. Dtsch. Zool. Ges. 133—143.
- [6] BELLEME, J. DE (1871), Observation sur la phosphorescence des œufs de *Lampyre commune* C. R. Acad. Sci. Paris 72, 629—630.
- [7] BLUNCK, H. (1923), Die Entwicklung des *Dityscus marginalis* L. vom Ei bis zur Imago, 2. Teil (Larven- u. Puppenleben). Zschr. wiss. Zool. 121, 171—391.
- [8] BOETTGER, C. R. (1935), Die Abwehr der Landschnecken gegen Käfer. SB Ges. naturf. Frd. Berlin, 93—102.
- [9] BONGARDT, J. (1908)*, Beiträge zur Kenntnis der Leuchtorgane einheimischer Lampyriden.
- [10] — (1904), Zur Biologie unserer Leuchtkäfer. Naturw. Wschr. 19, 305—310.
- [11] BORCHERT, W. (1938), Die Verbreitung der Käfer Deutschlands, Schönebeck.
- [12] BRONN, H. G. (1928), Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 3. Bd. Mollusca, II. Abt. Gastropoda, 2. Buch Pulmonata, Leipzig.
- [13] BRONSBART, H. V. (1916), Das Problem des Leuchtkäfers. Entom. Rundschau 31, 35—37, 41—43.
- [14] BROWN, D. E. S., and KING, C. V. (1931)*, The nature of photogenic response of *Photuris pensilvanica*.
- [15] BUCHNER, P. (1914)*, Sind die Leuchtorgane Pilzorgane?
- [16] — (1922)*, Über das tierische Leuchten.
- [17] — (1949), Symbiose der Tiere mit pflanzlichen Mikroorganismen, Berlin.
- [18] — (1953), Endosymbiose der Tiere mit pflanzlichen Mikroorganismen; Basel, Stuttgart.
- [19] BUCK, J. B. (1935)*, Synchronous flashing of fire-flies experimentally produced.
- [20] — (1937)*, Studies on the fire-fly: I. The effects of light and other agents on flashing in *Photinus pyralis* with special reference to periodicity and diurnal rhythm.
- [21] — (1937)*, II. The signal system and color vision in *Photinus pyralis*.
- [22] — (1941)*, III. Spectrometric data in Thirteen Jamaican species.
- [23] — (1948)*, The anatomy and physiology of the light organ in fire-flies.

- [24] BUDDENBROCK, W. v. (1952), Vergleichende Physiologie. Bd. I Sinnesphysiologie, Basel.
 [25] — u. STUHNITZ, G. v. (1936), Vergleichend-physiologisches Praktikum, Berlin.
 [26] BUGNION, E. (1919)*, Le ver luisant provençal (*Phaenicia delarouzei* DUVAL).
 [27] BÜCKING, E. (1935), Zur Kenntnis der endozomen Tagesrhythmen bei Insekten und bei Pflanzen. Ber. dtsh. bot. Ges. **53**, 594–623.
 [28] CARUS, C. (1929)*, Über das Leuchten der italienischen Leuchtkäfer.
 [29] COBLENTZ, W. W. (1911)*, The colour of the light emitted by Lampyridae.
 [30] CONROY, J. (1882)*, The spectrum of the light emitted by the glow-worm.
 [31] CZEPA, A. (1912)*, Organismenleuchten und Zweckmäßigkeit.
 [32] — (1912), Das Johanniskäferlicht und das Organismenleuchten überhaupt. Mhefte naturw. Unterr. **5**, 609–613.
 [33] DEMOLL, R. (1918), Flug der Insekten und Vögel, Jena.
 [34] DIECKHOFF, L. A. (1842), Über das Leuchten der *Lampyris*-Arten. Stett. Ent. Zchr. **3**, 117–119.
 [35] DUBOIS, R. (1887)*, De la fonction photogénique dans les oeufs du *Lampyre*.
 [36] EDNEY, E. B. (1957), The water relations of terrestrial Arthropods, Cambridge University Press.
 [37] EMERY, C. (1884)*, Untersuchungen über *Luciola italica* L.
 [38] — La luce negli amari della lucciole. Stett. Entom. Zchr. **48**, 201–206 (1887); auch in Bull. Soc. Entom. Ital. **18**, 406 (1886).
 [39] EXNER, S. (1881), Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten, Leipzig, Wien.
 [40] FARRE, H. (1914)*, The glow-worm. The first user of anaesthetics.
 [41] FRANZ, V. Glühwürmchen in kalter Jahreszeit. Naturwiss. Wschr. **18**, 264 (1919) u. **19**, 80 (1920).
 [42] FRÖMMING, E. (1954), Biologie der mitteleuropäischen Landgastropoden, Berlin.
 [43] GEIGER, R. (1950), Klima der bodennahen Luftschichten, Braunschweig.
 [44] GRIPPL, E. (1915)*, Beiträge zur Anatomie der Leuchtorgane tropischer Käfer.
 [45] GERRETSEN, F. G. (1922)*, Einige Notizen über das Leuchten des javanischen Leuchtkäfers *Luciola Valfala* CAST.
 [46] GEYER, D. (1909), Unsere Land- und Süßwassermollusken, Stuttgart.
 [47] GOLDSCHMIDT, R. B. (1948)*, Glow-worms and evolution.
 [48] — (1951), Eine weitere Bemerkung über „Glühwürmer und Evolution“. Naturwiss. **38**, 437–438.
 [49] GORHAM, H. S. (1880)*, On the structure of the Lampyridae with reference to their phosphorescence.
 [50] GRUNER, H. E. (1954), Leuchtende Tiere, in „Die Neue Brehm-Bücherei“, Wittenberg (Lutherstadt).
 [51] HADDON, K. (1915)*, On the methods of feeding and the mouthpart of the larva of the glow-worm (*Lampyris noctiluca*).
 [52] HARVEY, E. N. (1929)*, Will the adult fire-fly luminesce, if its larval organs are entirely removed?
 [53] — (1940)*, Living light.
 [54] — (1948)*, A general survey of bioluminescence.
 [55] — (1952), Bioluminescence, Academic Press Inc. 649 S., New York.
 [56] — (1956)*, Evolution and Bioluminescence, Quaterby Review of Biol. **31**.
 [57] HAUPT, H. (1903)*, Leuchtende Organismen.
 [58] HESS, W. N. (1920)*, Notes on the biology of some common Lampyridae.
 [59] HOFFMANN, R. W. (1925), Periodischer Tageswechsel u. andere biologische Rhythmen bei den poikilothermen Tieren. Handb. norm. u. pathol. Physiol. **17**, Correl. — III. S. 690ff.
 [60] — Die reflektorischen Immobilisationszustände im Tierreich, ebenda.
 [61] HOLDHAUS, K. (1929), Die geographische Verbreitung der Insekten, SCHROEDERS Handb. d. Entomologie, II. Bd. Jena.
 [62] HÖLLRIGL, M. G. (1908)*, Lebensgeschichte von *Lampyrichita splendidula* mit besonderer Berücksichtigung der Leuchtorgane.
 [63] HUTSON, J. C., and AUSTIN, C. D. (1924), Notes on the habits and life-history of the Indian glow-worm. Bull. Dept. Agric. Ceylon, 1–15.
 [64] IVES, H. E., and JORDAN, C. W. (1913), The intrinsic brilliancy of the Glow-worm. Sc. Amer. Suppl. **76**, 53.
 [65] — (1922)*, The firefly as an illuminant.
 [66] JANCKEL, S. H. (1953), Praktikum der Weichtierkunde, Jena.

- [67] JORDAN, H. (1910), Über „extraintestinale“ Verdauung im Allgemeinen und bei *Cerobus auratus* im Besonderen. Biol. Zbl. **30**, 85–96.
 [68] KNAUER, F. (1910)*, Neues über unsere Leuchtkäfer.
 [69] KÖLLIKER, A. v. (1857)*, Über das Leuchten der *Lampyris*.
 [70] KUHN, P. (1907)*, Das Leuchten der Lampyriden.
 [71] LEINEMANN, K. (1904), Über die Zahl der Facetten in den zusammengesetzten Augen der Coleopteren. Diss. Münster.
 [72] LEMBERGEN, H. v. (1924), Extraintestinale Verdauung, Biol. Zbl. **44**, 274–295.
 [73] LOESER, (1923) Das Leuchten der Tiere, Die Umschau **27**, 86–88.
 [74] LURBOCK, J. (1874), Origin and metamorphoses of insects, S. 17ff. London.
 [75] LUND, E. J. (1911)*, On the structure, physiology and use of the photogenic organs, with special reference to the Lampyridae.
 [76] MACAIRE, J. (1821)*, Memoire sur la phosphorescence des *Lampyres*.
 [77] MAGNUS, G. F. (1954), Zum Problem der überoptimalen Schlüsselreize. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Tübingen, 317–325.
 [78] MAILLE, A. (ROUEN, M. M. DE)*, Notes sur les habitudes naturelles des larves de *Lampyre*.
 [79] MAIN, H., and PRINKE, R. A. R. (1910–1911), Notes of the glow-worm (*Lampyris noctiluca*). Proc. S. Lond. ent. nat. Hist. Soc., 74–76.
 [80] — (1912)*, Glow-worm larvae reared from eggs.
 [81] MANGOLD, E. (1920), Die tierische Hypnose, Ergeb. d. Physiol. **18**, 78–117.
 [82] MAST, S. O. (1912)*, Behavior of the fire-flies (*Photinus pyralis*?) with special reference to the problem of orientation.
 [83] McDERMOTT, F. A. (1910)*, A note on the light-emission of some American Lampyridae (I).
 [84] — (1911)*, Some further observations on the light-emission of American Lampyridae: The photogenic function a mating adaption in the Photini (II).
 [85] — (1912)*, The light-emission of the American Lampyridae: Notes and Correction on former papers (III).
 [86] — (1912)*, Observation on the light-emission of American Lampyridae (IV).
 [87] — (1917)*, Observation on the light-emission of American Lampyridae: The photogenic function as a mating adaption (V).
 [88] — (1914)*, Ecological Relations of photogenic function among insects.
 [89] MEISSNER, O. (1907), Über das Schicksal der Männchen von *Lampyris noctiluca* **24**, 140.
 [90] — (1907)*, Wie leuchten die Lampyriden?
 [91] — (1908), Zimmerzucht von *Lampyris noctiluca*, Mhefte nat. Unterr. **1**.
 [92] — (1912), Über das Leuchten der Lampyriden, Coleopt. Rundschau **10**.
 [93] MOORE, B. (1908)*, Observations on certain organisms of (a) variations in reaction to light and (b) a diurnal periodicity of phosphorescence.
 [94] MURLEY, C. (1901)*, Note on the pairing of *Lampyris noctiluca* L.
 [95] NEWPORT, G. (1857)*, On the natural history of the glow-worm (*Lampyris noctiluca*).
 [96] OLIVIER, E. (1909), Organisation des Lampyrides, Cpt. rend. assoc. franç. av. sc. **37**, 573–580.
 [97] — (1910), Contribution à l'histoire des *Lampyres*, I. Congr. Intern. Ent. 273–282.
 [98] — (1910), Distribution géographique des Lampyrides, Cpt. rend. assoc. franç. av. sc. **38**, 669–671.
 [99] — (1910), Lampyridae, In Coleopterorum Catalogus SCHENKLEIN-JUNK, Teil 9, Berlin.
 [100] OWSJANNIKOW, P. (1900)*, Ein Beitrag zur Kenntnis der Leuchtorgane von *Lampyris noctiluca* L.
 [101] PERKINS, M. (1931)*, Light of glow-worms.
 [102] PETERSEN, H. (1912), Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung, Pflügers Arch. Physiol. **145**, 121ff.
 [103] PORTILLO, J. DEL (1906), Beziehungen zwischen den Öffnungswinkeln der Ommatidien, Krümmung und Gestalt des Insektenauges und ihrer funktionellen Aufgabe, Zchr. vgl. Physiol. **23**, 100–145.
 [104] PRATJE, A.*, Das Leuchten der Organismen.
 [105] PROCHNOW, O. (1905)*, Lichtstärke von *Lampyris noctiluca* L.
 [106] — (1921), Mechanik des Insektenfluges, SCHROEDERS Handb. d. Entom. 7. Lfg. 534–569.
 [107] PZIBRAMS, H., u. MEGUSAR, F. (1912), Wachstumsmessungen an *Sphodromantis bioculata* Burm. Arch. f. Entw.-Mech. **34**, 680–741.
 [108] RAMDAS, L. A., and VENKITESHWARAN, L. P. (1931)*, The spectrum of a glow-worm (*Lampyridae*).

- [109] RAU, P. (1932)*, Rhythmic periodicity and synchronous flashing in the firefly *Photinus pyralis* with notes on *Photuris pennsylvanica*.
- [110] RECLUS, M. (1829), Sur les habitudes du *Lampyrus noctilucus*, Ann. Sc. obs. Raspail 2, 299.
- [111] ROGERSON, W. (1821)*, On the glow-worm.
- [112] RÜSCHKAMP, F. (1920), Zur Biologie der Drilidae und Micromaltidae, Biol. Zbl. 40, 376 bis 389.
- [113] SCHLIEFER, C. (1928), Die Helligkeitsverteilung im Spektrum bei verschiedenen Insekten, Zschr. vgl. Physiol. 8, 281—286.
- [114] SCHMIDT, R. (1939), Flug und Flieger im Pflanzen- und Tierreich, Berlin.
- [115] SCHNEIDER, G. (1955), Die spektrale Empfindlichkeit des Rezeptors für das „Dämmerungssehen“ bei *Calliphora*, Zool. Anz. 18, 346—351.
- [116] SCHULTZE, M. (1865)*, Zur Kenntnis der Leuchtorgane von *Lampyrus splendidula*.
- [117] SINGH, P., and MANLIK, S. (1910)*, Nature of light emitted by fire-flies.
- [118] SKRAMLIK, E. V. (1929), Untersuchungen über das Kreislaufsystem bei den Weichtieren, Zschr. vgl. Physiol. 10, 1—19.
- [119] — (1941), Über den Kreislauf bei den Weichtieren, Erg. Biol. 18, 88—286.
- [120] SNELL, P. A. (1932), The control of luminescence in the male lampyrid firefly *Photuris pennsylvanica* with special reference to the effect of oxygen tension on flashing, J. Cell. Comp. Physiol. 1, 37—51.
- [121] SNYDER, C. D., and A. H. (1920), The flashing interval of fireflies — its temperature coefficient, Amer. J. Physiol. 51, 536—543.
- [122] SPILLER, J. (1882)*, Spectrum of the light of the glow-worm.
- [123] STELLWAAG, F. (1916), Wie steuern die Insekten während des Fluges? Biol. Zbl. 36, 30—44.
- [124] SZYMANSKI, J. S. (1920), Aktivität und Ruhe bei Tieren und Menschen, Zschr. allg. Physiol. 18, 105—162.
- [125] VERHOEFF, C. (1894), Vergleichende Morphologie des Abdomens der männlichen und weiblichen Lampyriden, Canthariden und Malachiden usw., Arch. Naturgesch. Jg 60, I. Bd., 129—210.
- [126] VERHOEFF, K. W. (1924)*, Zur Biologie der Lampyriden.
- [127] VOGEL, R. (1912)*, Beiträge zur Anatomie und Biologie der Larve von *Lampyrus noctilucus* L.
- [128] — (1913)*, Zur Topographie und Entwicklungsgeschichte der Leuchtorgane von *Lampyrus noctilucus* L.
- [129] — (1915)*, Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Lebensweise der Larve von *Lampyrus noctilucus* L.
- [130] — (1922)*, Über die Topographie der Leuchtorgane von *Phanassa splendidula* LEC.
- [131] — (1927)*, Lampyrinse, Leuchtkäfer.
- [132] — (1929), Aus dem Leben der Leuchtkäferlarven, Kosmos 26, 169—179.
- [133] VOSS, F. (1914), Vergleichende Untersuchungen über die Flugwerkzeuge der Insekten, Verh. Dtsch. Zool. Ges. 24, 25, 59—90.
- [134] WEBER, H. (1954), Grundriß der Insektenkunde, Stuttgart.
- [135] WEBER, L. (1909), Über den Leuchtkäfer *Phosphacnus hemipterus*, Dtsch. Entom. Zschr. 784—788.
- [136] — (1916—1917), Lebenserscheinungen der Käfer, Entom. Blätt. 13, 14, Kap. IV Leuchtorgane.
- [137] WEITLANER, F. (1909)*, Etwas vom Johanneskäferlicht (*Lampyrus splendidula* und *noctilucus*).
- [138] — (1911), Weiteres vom Johanneskäferlicht und vom Organismenleuchten überhaupt, mit einzelnen allgemeinen Reflexionen, Verh. Zool.-Bot. Ges. 61, 192—202.
- [139] WELSH, J. H. (1938)*, Diurnal rhythms.
- [140] WIELOWIENSKI, H. RITTER V. (1882)*, Studien über die Lampyriden.
- [141] WILLEMS, H. P. A. (1932), Über die Herzbewegungen bei der Weinbergschnecke (*Helix pomatia* L.), Zschr. vgl. Physiol. 17, 1—100.
- [142] YOUNG, C. A. (1870)*, The spectrum of the fire-fly.
- [143] ZAUNICK, R. (1915), Die biologische Bedeutung des Schneckenschleimes, Nchbl. DMG 47, 34—41.

Anschrift des Verfassers:

Dr. HANS HELMUT SCHWALB, Hettenleidelheim (Pfalz) Obergasse 45.

Lebenslauf

Am 14. Dezember 1933 wurde ich, HELMUT SCHWALB, als zweites Kind des Krankenkassengeschäftsführers JOHANNES SCHWALB und seiner Ehefrau ANTONIA, geb. KAISER, in Hettenleidelheim (Pfalz) geboren. Nach 4jähriger Volksschulzeit am Heimatort besuchte ich das 6klassige staatliche Realgymnasium, später Neusprachliches Gymnasium in Grünstadt. Die drei folgenden Oberschuljahre absolvierte ich am staatlichen Neusprachlichen Gymnasium in Frankenthal mit abschließender Reifeprüfung am 9. März 1953.

Im Sommersemester des gleichen Jahres begann ich mein Studium an der Johannes-Gutenberg-Universität in Mainz mit den Fächern Biologie, Chemie, Geographie. Nach 2 Semestern studierte ich weitere 2 Semester an der Ruprecht-Karl-Universität in Heidelberg und kehrte danach wieder zur Universität Mainz zurück. Meine Lehrer an der Universität Mainz waren die Herren Professoren v. BUDDENBROCK, MISLIN und SCHALLER in Zoologie, TROLL, WEBER und HÖHN in Botanik, STRASSMANN, KERN und JERCHEL in Chemie, sowie PANZER und SCHMID in Geographie.