Zeitschrift: Acta Tropica

Herausgeber: Schweizerisches Tropeninstitut (Basel)

Band: 29 (1972)

Heft: 1

Artikel: Zur Fortpflanzungsbiologie und zur Entwicklung der Giftdrüsen beim Skorpion "Isometrus maculatus" (De Geer, 1778) (Scorpiones: Buthidae)

Autor: Probst, Peter J.

Kapitel: 5: Giftdrüsen

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-311791

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 21.08.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

bis zum Abschluß ihrer Entwicklung erreichen. Andererseits ist denkbar, daß die fortgeschrittene Entwicklung bei der Geburt die Überlebenschancen der Neugeborenen entsprechend vergrößert.

Wie in Abschnitt 4.4.3. gesagt wurde, muß aufgrund meiner Beobachtungen angenommen werden, daß in 5–10 % der Fälle die Weibchen bereits im letzten Nymphenstadium reproduktionsfähig werden bzw. das Adultstadium mit einer Häutung weniger als normal erreichen. Wir haben es also hier in einem geringen Umfang mit der Erscheinung der Neotenie zu tun. Auch dies kann im Zusammenhang mit der kurzen Lebensdauer und der geringen Nachkommenzahl gesehen werden, in dem Sinne als diese Tendenz zur Neotenie die Reproduktion der Art *I. maculatus* eher fördert. – Neotenie ist sonst vorwiegend bei parasitischen Lebewesen beschrieben worden; es ist bemerkenswert, daß sie hier bei einem Skorpion, einem vollkommen freilebenden Tier, gleichfalls auftritt.

5. Giftdrüsen

5.1. Einleitung

Die Struktur des Giftapparates und der Giftdrüsen, einschließlich der Histologie, wurde von etlichen Autoren untersucht: JOYEUX-LAFFUIE (1882, 1883: *Buthus occitanus*), PAWLOWSKY (1913, 1914, 1924 b: zahlreiche Arten aus mehreren Familien), KUBOTA (1918: *Mesobuthus martensi*), ABD-EL-WAHAB (1952: *Leiurus quinquestriatus*), BÜCHERL (1964 b: *Tityus serrulatus* und *T. bahiensis*), ROSIN (1965: *Nebo hierichonticus*), SAMANO-BISHOP & GOMEZ-DE-FERRIZ (1964: mehrere Arten der Gattungen *Vejovis, Diplocentrus* und *Centrurus*). Bei BÜCHERL finden sich noch weitere Autoren zitiert, deren Arbeiten mir nicht zugänglich waren (MAURANO 1915, MELLO-CAMPOS 1925, MAGALHAES 1935 und 1946). LAUNOY (1903) untersuchte Kernvorgänge während der Sekretion bei den Giftdrüsen verschiedener Tiere, u. a. beim Skorpion *Buthus occitanus*. Zusammenfassende Darstellungen des damaligen Wissens geben PHISALIX (1922) und JUNQUA & VACHON (1968).

Die umfassendste Arbeit, in der zudem die frühere Literatur vollständig zitiert ist, verdanken wir PAWLOWSKY (1913), der auch in beschränktem Rahmen die embryonale und postembryonale Entwicklung verfolgt hat. Weitere Angaben über die Embryonalentwicklung der Giftdrüsen finden sich bei GANIN (1867; unzugängliche Arbeit, zitiert von PAWLOWSKY) und PEREYASLAWZEWA (1907).

Die grobe Morphologie des Giftapparates war bereits vor JOYEUX-LAFFUIE bekannt. Das Postanalsegment («Telson» genannt) enthält ein Paar von Giftdrüsen, die gegen außen dem Integument anliegen, gegen innen von einer Muskelschicht umschlossen sind. Die Drüsen besitzen

ein Lumen und münden mittels separater Ausführgänge in den gebogenen Stachel. Von mehreren Autoren wurde beschrieben, daß sich die beiden Ausführgänge vereinigen und kurz vor der Spitze des Stachels in einer gemeinsamen Öffnung nach außen münden (BLANCHARD 1852; ABD-EL-WAHAB 1952: *Leiurus quinquestriatus*; SAMANO-BISHOP & GOMEZ-FERRIZ 1964: bei den Gattungen *Vejovis, Diplocentrus, Centrurus*). Alle übrigen Autoren weisen auf die völlige Unabhängigkeit der Ausführgänge bei den von ihnen untersuchten Arten hin.

Die Wände der Drüsen werden von einem Epithel hoher Zylinderzellen gebildet, die auf einer bindegewebigen Stützmembran stehen. Diese «Membrana propria» kann mit dem Epithel zusammen oberflächenvergrößernde Falten und Ausstülpungen ins Lumen aufweisen. PAWLOWSKY (1913) unterschied nach Art und Anzahl dieser Faltungen zwei Typen von Giftdrüsen: A. den «primitiven» oder «embryonalen» Typus: hier fehlen Falten vollständig oder betreffen nur das Drüsenepithel, nicht aber die «Stützmembran». Diese Form ist in der Familie der Chactidae vorhanden sowie bei gewissen Arten der Vejovidae und Scorpionidae; B. den «definitiven» oder «komplizierten» Typus: hier weist das Drüsenepithel echte Falten auf, die die «Stützmembran» miteinbeziehen. Diese Form findet sich bei den restlichen Vejovidae und Scorpionidae sowie bei den übrigen Familien. Beide Typen können aufgrund der Anzahl Falten noch weiter unterteilt werden. Vertreter der Familie Buthidae besitzen in der Regel Giftdrüsen, deren Epithel allseitig Faltungen aufweist (Typ B_3) und nicht nur auf der medialen Seite, wie es etwa bei den Scorpioniden der Fall ist.

Bezüglich der Histologie und der Sekretionsweise finden sich in der Literatur gegensätzliche Auffassungen. Es wird im Drüsenepithel, nebst den sezernierenden Zellen, auch die Existenz von Stütz- oder Ersatzzellen postuliert. Diese werden je nach Autor als sehr kleine, abgeflachte Zellen, die zwischen den andern liegen (PAWLOWSKY 1913, ABD-EL-WAHAB 1952), oder als relativ große, ungefähr kubische und basal liegende Zellen (BÜCHERL 1964 b) beschrieben. Außerdem sind bei den Gattungen *Vejovis, Diplocentrus* und *Centrurus* Myoepithelialzellen genannt worden (SAMANO-BISHOP & GOMEZ-FERRIZ 1964). Die Sekretionsweise wird bald als holokrin, bald als aprokrin bezeichnet. JUNQUA & VACHON (1968) führten außerdem den Begriff «semi-holokrin» ein, mit dem zum Ausdruck gebracht werden soll, daß eine Drüsenzelle erst nach mehrmaligem Sekretionscyclus vollständig zugrunde geht.

Obwohl es unwahrscheinlich ist, daß alle diesbezüglichen Angaben in der Literatur zutreffen, ist es doch sehr schwierig zu entscheiden, welche Ansichten richtiger sind, da die meisten Untersuchungen an verschiedenen Skorpionenarten gemacht wurden und es nicht von der Hand zu weisen ist, daß die Verhältnisse von einer Art zur andern etwas variieren.

Was die Entwicklung der Drüsen anbetrifft, ist (seit PAWLOWSKY 1913) bekannt, daß die Skorpione mit funktionsuntüchtigen Giftdrüsen geboren werden. Auch in morphologischer Hinsicht läuft ein beträchtlicher Teil ihrer Entwicklung erst in der postembryonalen Phase ab.

Die Giftdrüsen von *I. maculatus* wurden meines Wissens bisher nicht bearbeitet.

5.2. Methoden

Mit Hilfe histologischer Serienschnitte wurden die Giftdrüsen von *I. maculatus* während der Embryonal- und Postembryonalentwicklung sowie im Adultstadium untersucht. Es wurden dazu in Ifakara gesammeltes Material sowie aus eigener Zucht stammende Tiere verwendet. Für die Embryonalstadien wurden in physiol. NaCl oder 40 %-Alkohol die vollständigen Ovario-uteri aus frisch getöteten Weibchen herauspräpariert und in alkoholischer Bouin-Dubosq-Lösung (48 h bis mehrere Wochen) oder in Carnoy (4 h) fixiert; die Datierung der Embryonen erfolgte nach p. 30. Postembryonale Stadien wurden in denselben Medien fixiert, wobei die jüngern als ganzes, von den ältern nur das Telson weiterbehandelt wurde. Beide Fixierungsmittel waren gut geeignet, für die Erhaltung der Drüsenzellen Carnoy etwas besser.

Über eine Alkohol-Butanol- oder Methylbenzoat-Benzol-Reihe wurden die Objekte in Paraffin eingebettet (Embryonen und Larven am vorteilhaftesten in Paraffin 62° mit Zusatz von 8 % Bienenwachs, Postembryonalstadien in Paraffin 65°, Zusatz von 5 % Bienenwachs). Auf einem Schlittenmikrotom wurden 5–7 μ dicke Sagittal-, Frontal- und Querschnitte angefertigt. Dabei wurde vor jedem Schnitt der Block schwach angehaucht, so daß trotz allfälliger Chitin- oder Dotterreste eine brauchbare Schnittqualität erreicht wurde.

Die Schnitte wurden mit Azan, Haematoxylin nach Delafield, Weigert und P. Meyer (Gegenfärbung mit Erythrosin) oder Tri-PAS gefärbt, mit Cyclonlack eingedeckt und im Hellfeld des Lichtmikroskops untersucht.

Versuche mit Diaphanol zur Erweichung des Chitins (nach Vorschrift in ROMEIS 1948) erwiesen sich nur manchmal und zufällig als erfolgreich. Es konnte keine allgemein gültige, optimale Wirkungsdauer gefunden werden. Bei gleich langer Einwirkung und Vorbehandlung war vergleichbares Material manchmal noch hart, manchmal bereits mazeriert.

5.3. Histologie und Sekretionsweise im Adultstadium

Grundsätzlich entspricht die Giftdrüse von *I. maculatus* in ihrem Bau demjenigen der bisher beschriebenen Arten. Es handelt sich um den «definitiven» (oder «komplexen») Typus, hingegen ist, anders als

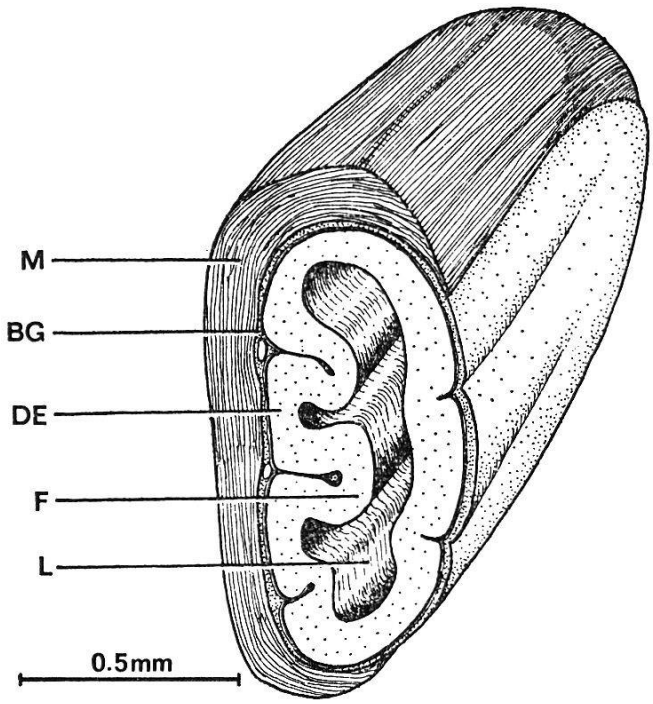

Abb. 8. Bau der Giftdrüse von *I. maculatus*. Schematische Darstellung einer einzelnen, aus dem Telson herauspräparierten und durch Querschnitt eröffneten Drüse. (M = Muskelhülle, BG = Bindegewebshülle oder «Basalmembran», DE = Drüsenepithel, F = dessen Faltungen, L = Lumen.)

bei den meisten Buthiden, nur eine geringe Anzahl von Falten (in der Regel 2 bis 3), und zwar nur auf der medialen Seite der Drüse, vorhanden (Abb. 8). In seiner ganzen Oberfläche ist das Drüsenepithel gleichartig; um die Histologie im einzelnen zu studieren, ist es gleichgültig, aus welcher Drüsenregion die Schnitte stammen. Es handelt sich um ein einschichtiges Zylinderepithel mit einer durchschnittlichen Höhe von rund 100 μ. Die von feinsten Gefäßen durchzogene Bindegewebshülle der Drüse (die «Basalmembran» oder «Membrana propria» der ältern Autoren) weist eine Dicke von etwa 5 μ auf. Zwischen den hohen Zylinderzellen, die die eigentlichen Drüsenzellen darstellen, finden sich hauptsächlich in basaler Lage, aber auch apikal und, etwas seltener, in verschiedenen Zwischenhöhen andere, nicht sezernierende Zellen. Es handelt sich hierbei um den Typus von Zellen, der von PAWLOWSKY (1913) als Stützzellen, von BÜCHERL (1964 b) als Ersatzzellen bezeichnet wurde. Von diesen wird später noch die Rede sein.

In Abb. 9 ist eine Gruppe von Drüsenzellen und ihre Sekretionsweise schematisch dargestellt. Die Zeichnungen a und e stellen das Epithel so dar, wie es in den weitaus häufigsten Fällen auf den Schnitten angetroffen wird. Bei oberflächlicher Betrachtung der sezernierenden Zellen entsteht der Eindruck, daß diese zumindest in zweierlei Gestalt vorliegen, in der Gestalt A mit schmaler Basis und breitem Apex und in der Gestalt B mit umgekehrten Proportionen. Sie unterscheiden sich auch im Inhalt; währenddem sich derjenige der Form B kaum anfärbt,

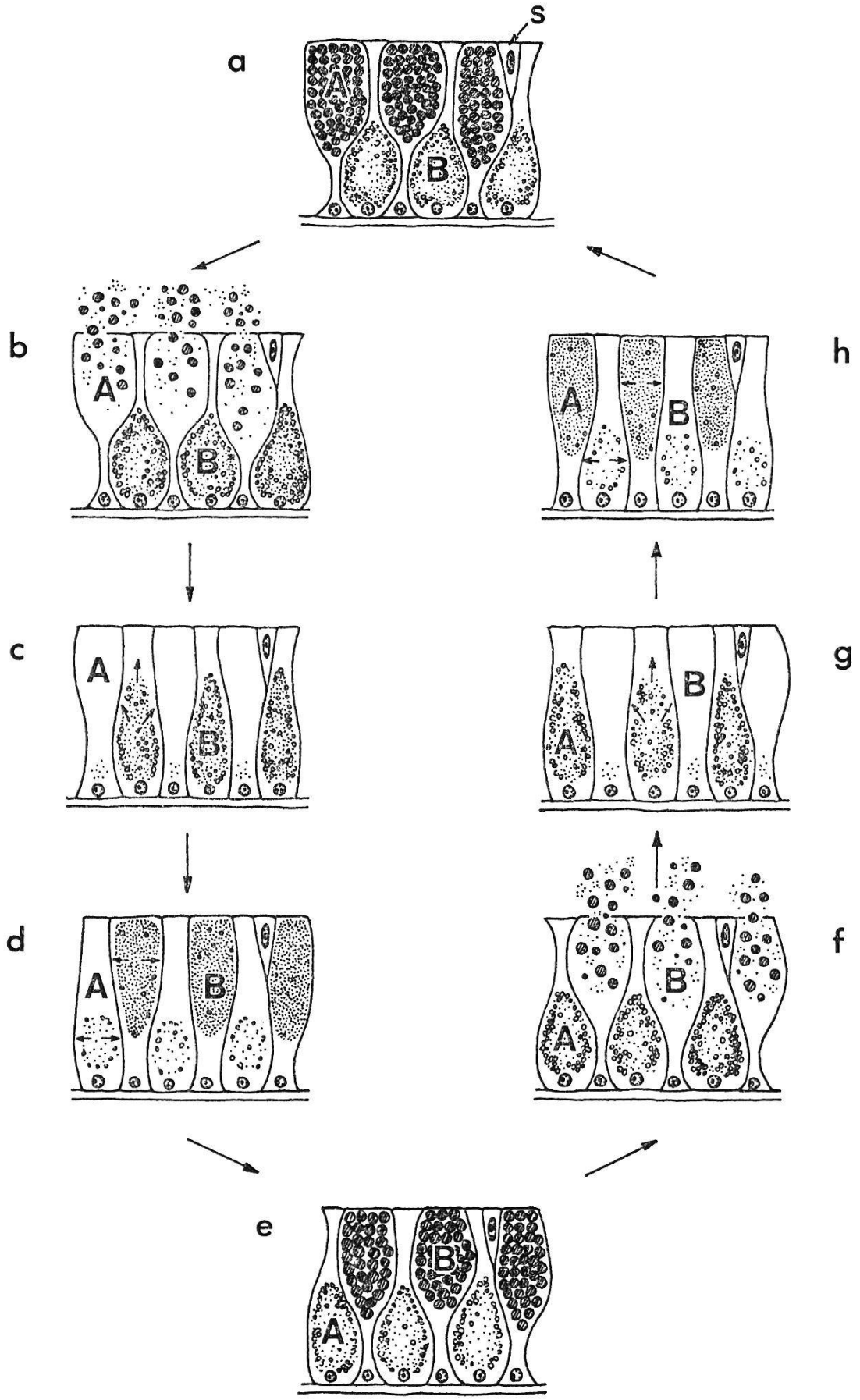

Abb. 9. Sekretionsphasen der Giftdrüsen von *I. maculatus*. Schematische Darstellung eines Ausschnitts aus dem Drüsenepithel. (Oberhalb der Zellen: Lumen der Drüse, unterhalb: «Basalmembran». A, B = Drüsenzellen unterschiedlicher Sekretionsphasen, s = «Stützzelle» nach der Definition von PAWLOWSKY [1913], = ausgediente, degenerierende Drüsenzellen, die nächstens ins Lumen ausgestoßen wird.) Weitere Erklärungen im Text (p. 64 ff.).

präsentiert sich die Form A bei Azanfärbung mit stark dunkelroten Sekrettropfen. Wohl aufgrund eines derartigen Bildes kam KUBOTA (1918) zur Ansicht, das Drüsenepithel von *Mesobuthus martensi* setze sich aus drei verschiedenen Typen von sezernierenden Zellen zusammen. Aufgrund genauerer Untersuchung kam ich zum Schluß, daß es sich bei den Gestalten A und B um denselben Zelltypus in verschiedener Aktivitätsphase handelt. Dieser Befund steht in Übereinstimmung mit denjenigen von BÜCHERL (1964 b) und SAMANO-BISHOP & GOMEZ-FERRIZ (1964), die bei den von ihnen untersuchten Arten ebenfalls nur eine einzige Sorte von sezernierenden Zellen beschrieben.

Soweit ich es beurteilen kann, handelt es sich bei Gestalt A (Abb. 9 a) um eine sekretionsbereite Zelle, deren Inhalt bei Einsatz des Giftapparates ins Lumen abgegeben werden kann. Bei Gestalt B dürfte es sich um eine Zelle handeln, die in einer früheren Phase steht, bei der also die Sekretprodukte in der basalen Region noch in Bildung begriffen sind. Daß es sich bei den Einschlüssen der Zellen A und B um chemisch verschiedenartige Substanzen handeln muß, zeigt ihre weiter oben bereits genannte Färbereaktion mit Azan. Bei einem Skorpion, der vor der Fixierung während eines Monats nicht gefüttert wurde und der den Giftapparat auch sonst nicht einsetzte, zeigte sich, daß sich die Sekretprodukte zum Teil auch bei Zellen der Gestalt B, in der basalen Hälfte, rot anfärbten; dies läßt vielleicht darauf schließen, daß hier eine «Reife» des Sekretes stattgefunden hat und daß in diesem Fall die ungewöhnliche Lage der Sekretgrana lediglich auf eine Platzfrage zurückzuführen war.

In der Regel aber scheint diese «Reifung» des Sekretes erst im Zusammenhang mit seiner Verschiebung gegen den Apex zu erfolgen (Abb. 9 c), nachdem die benachbarten Zellen ihre Sekretprodukte ans Lumen abgegeben haben (Abb. 9b und f). Im Zustand, wie er in den Zeichnungen d und h dargestellt ist, erscheint das Sekret, obgleich noch nicht grobkörnig, doch schon rot.

Es handelt sich also um Drüsenzellen, in denen die Sekretproduktion in der basalen Hälfte, d. h. in Kernnähe, stattfindet, die fertigen Produkte aber, soweit der Platz reicht, in der apikalen Region gelagert werden. Dabei kann sich die apikale Region auf Kosten der benachbarten Zellen stark ausdehnen. Wenn auf diese Weise die apikale Seite des Epithels platzmäßig ausgefüllt ist, scheint in der Regel die weitere Produktion oder die «Reifung» auf der basalen Seite unterbrochen zu werden. Erst eine Entleerung von sekretionsbereiten Zellen zieht wieder eine apikale Verschiebung der halbfertigen Produkte in den andern Zellen und damit auch eine Reifung dieser Produkte nach sich. Es ist in diesem Zusammenhang verständlich, daß Zustände, wie in den Zeichnungen c–d/g–h dargestellt, die vermutlich rasch ablaufen, wesentlich seltener zu finden sind als der Zustand in Zeichnungen a und e.

Bei der Entleerung der sekretionsbereiten Zellen (b, f) reißt, wohl ausgelöst durch Kontraktion des Drüsen-Muskelmantels sowie dank eines erhöhten Zell-Innendruckes, der Apex an einer Stelle auf. Zellwände und -kern bleiben erhalten, und in der basalen Region setzt von neuem die Sekretproduktion ein. Es konnten niemals apikale Zellabschnürungen beobachtet werden, wie sie von SAMANO-BISHOP & GOMEZ-FERRIZ (1964) geschildert wurden. Obwohl mir klar ist, daß natürliche Zellvorgänge selten eindeutig einem bestimmten Lehrbuchschema zugeordnet werden können und daß demgemäß sowohl für die eine als für die andere Definition Anhaltspunkte vorliegen, muß nach meinem Dafürhalten die vorliegende Sekretionsweise am ehesten als «merokrin» bezeichnet werden.

Zu bemerken ist noch, daß im Lumen üblicherweise kein Gift gefunden wird. Im Gegensatz also zu den Spinnen werden hier die Fertigprodukte noch in den Zellen gespeichert. Es ist denkbar, daß angesichts des hohen Protease-Gehaltes des Giftes eine länger dauernde Lagerung im Lumen ohne Eigenschädigung des Drüsengewebes nicht möglich wäre. Es muß aus diesem Grund auch angenommen werden, daß das Gift seine volle Wirkungskraft erst im Augenblick des Austritts aus der Zelle (durch Oxydation oder andere chemische Reaktion?) erlangt und es sich also bei den gespeicherten Sekretgrana noch um eine Giftvorstufe handelt.

Selbst bei mehrmaligem Einsatz des Giftapparates werden nicht alle sekretionsbereiten Zellen entleert. Über die Faktoren, die bestimmen, welche Zellen oder Zellgruppen beim einzelnen Stich zur Entladung kommen, kann nichts ausgesagt werden.

Was die Stütz- oder Ersatzzellen anbetrifft, so bin ich der Meinung, daß es sich auch bei diesen grundsätzlich um Drüsenzellen handelt. Eine Stützfunktion kann ich ihnen jedenfalls nicht zuordnen. Diejenigen Zellen, die zwischen den Basen der sezernierenden Zellen in Kontakt mit der Stützlamelle («Basalmembran») stehen, unterscheiden sich von den übrigen durch einen etwas größern Zellkörper und besitzen einen großen, runden und stark anfärbbaren Ruhekern. Es ist denkbar, daß es sich hierbei um echte Ersatzzellen handeln könnte, wie BÜCHERL (1964 b) vermutet. Die Existenz von Ersatzzellen ist ohne weiteres verständlich, da auch bei anderer als holokriner Sekretion laufend ausgediente Zellen ersetzt werden müssen.

Hingegen kann den apikal und auf verschiedener Höhe zwischen den Drüsenzellen liegenden kleinen und abgeflachten Zellen wohl keine Ersatzfunktion zukommen. In Anbetracht ihrer Kerne, die im Falle der auf Zwischenhöhen liegenden Zellen stark zusammengedrückt sind, im Falle der apikal liegenden Zellen voluminös und von lockerem Inhalt, erscheint es wahrscheinlich, daß es sich hierbei um ausgediente Drüsenzellen handelt, die ins Lumen ausgestoßen werden. Den Beweis der

Richtigkeit dieser Hypothese könnten wohl erst elektronenoptische Untersuchungen bringen. Jedenfalls scheint ein Unterschied zu den Drüsen von *Tityus serrulatus* und *T. bahiensis* zu bestehen, wo nach BÜCHERL (1964 b) der Kern einer ausgedienten Zelle zusammen mit den letzten Sekretprodukten ins Lumen ausgeschieden wird.

5.4. Entwicklung der Giftdrüsen

Im Laufe dieser Untersuchungen wurde auch die embryonale und postembryonale Entwicklung der Giftdrüsen verfolgt. Es liegen zwar bisher in der Literatur (vgl. Einleitung zu Kap. 5) erst wenige Anhaltspunkte zur Histogenese dieser Organe vor, die jedoch keine besonderen Probleme aufzuwerfen scheint. Deshalb seien hier nur die wichtigsten Punkte kurz dargestellt.

Die ersten Anlagen der Giftdrüsen lassen sich auf Schnitten von etwa 40 bis 45tägigen Embryonen erkennen, bei denen die Extremitäten bereits ausgebildet sind und die volle Anzahl der Körpersegmente erreicht ist. Das Telson und häufig auch die nächstvorderen Postabdominalsegmente weisen in diesem Stadium auf beiden Seiten eine in der Längsachse liegende schwache Einfaltung der Körperoberfläche auf, die sich beinahe über die ganze Segmentlänge erstreckt. Die Körperwand wird von einer breiten Lage dichtgepackter embryonaler Zellen gebildet. Im Innern der Segmente finden sich nebst der Anlage des Dorsalgefäßes nur wenige Zellen, die in der vorderen Hälfte des Segmentes in zwei lockeren Strängen dorsoventral angeordnet sind. Es handelt sich hierbei um Myoblasten, die die spätere Dorsoventralmuskulatur bilden. Während in den übrigen Postabdominalsegmenten (außer der Darmanlage im Zentrum) keine weiteren Strukturen beobachtet werden können, ist im Telson entlang der Längsfalte eine kompakte Ansammlung embryonaler Zellen zu bemerken, die mit der Körperwand in Berührung steht und wohl durch eine Verdickung der Wand in der Region der Falte entstanden ist (Abb. 10 b). Dichte und Anordnung der Zellen sowohl der Drüsenanlage als auch der Epidermis lassen es als unwahrscheinlich erscheinen, daß es sich um eine eigentliche Einfaltung oder Einstülpung, unter Abschnürung von Material, handle. Der Vorgang läßt sich am ehesten als «Wucherung» der Epidermis im Anschluß an die Entstehung der Falte verstehen. Jedenfalls sind die Drüsen also ektodermalen Ursprungs, wie PAWLOSKY (1913) bereits vermutete, während die posthum veröffentlichte Arbeit von PEREYASLAWZEWA (1907) eher auf eine mesodermale Entstehung schließen ließe.

Im Laufe der weiteren Entwicklung trennt sich die Drüsenanlage von der Epidermis ab, bleibt jedoch eng an diese angelehnt und vergrößert sich durch Mitose der Zellen (Abb. 10 c). Während in den übrigen Segmenten die beiden Muskelstränge ihre gerade, dorsoven-

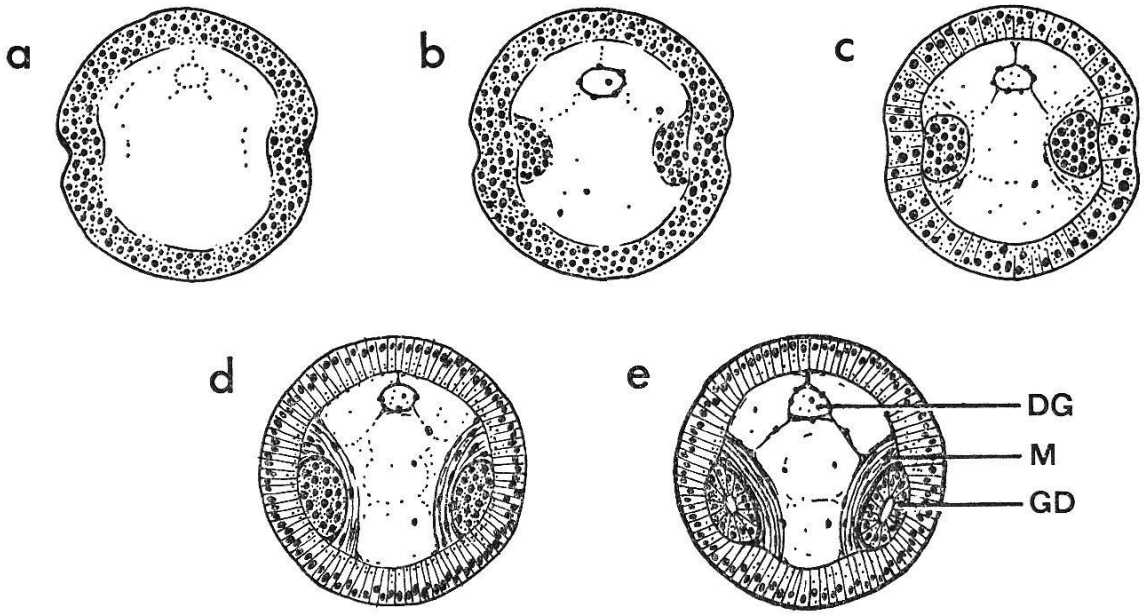

Abb. 10. Anlage und embryonale Entwicklung der Giftdrüsen von *I. maculatus*. Schematisierte Telson-Querschnitte verschiedener embryonaler Entwicklungsstadien: a) ca. 40tägig, b) 45tägig, c) 50tägig, d) 60tägig und e) ca. 70tägiger Embryo (kurz vor Geburt). DG = Dorsalgefäß, M = Muskelhülle, GD = Giftdrüse. Weitere Erklärungen im Text (p. 68).

trale Richtung beibehalten, wachsen sie im Telson dorsal und ventral nach außen, dehnen sich über die ganze Länge des Segmentes aus und umhüllen auf diese Weise die Drüsenanlagen.

Die Ausführgänge scheinen, unabhängig von den Drüsen, durch Einstülpung von der Spitze des Telsons her zu entstehen und gegen die Drüsen vorzustoßen. Schon bei den frühesten Stadien, bei denen die Ausführgänge verfolgt werden konnten, waren beide in ihrer gesamten Länge vollständig getrennt.

Erst bei den spätesten Stadien (etwa 65 Tage Embryonalentwicklung) besitzen die Giftdrüsen ein Lumen, das allerdings noch einen geringen Durchmesser aufweist (Abb. 10 e). Der Aufbau der Drüsen entspricht dem von PAWLOWSKY (1913) für «*Buthus*» *crassicauda* gezeigten. Bis zur Geburt und auch während der ganzen Dauer des Larvenstadiums werden die Drüsen keiner weiteren Veränderung unterworfen. Erst nach der ersten Häutung beginnt die Sekretion der Drüsenzellen; diese werden gleichzeitig etwas niedriger, wodurch sich das Lumen vergrößert.

Wenn aus irgendeinem Grund die zweite Häutung ausbleibt (vgl. Absch. 4.4.4., p. 46), kann das Drüsenepithel bereits im zweiten Stadium (N_1) eine erste Längsfalte bilden. In der Regel tritt eine solche Oberflächenvergrößerung des sezernierenden Epithels erst im Stadium N_2 oder N_3 auf. Die maximale Anzahl von drei Falten wird erst im Adultstadium erreicht.

Die Befunde bei *I. maculatus* entsprechen also der Feststellung von PAWLOWSKY (1913), daß die Skorpione mit funktionsuntüchtigem Gift-

apparat geboren werden und ein wesentlicher Teil der Entwicklung der Drüsen erst in der postembryonalen Phase abläuft.

5.5. Diskussion zur Funktion der Giftdrüsen

Im Laufe dieser Arbeit wurde versucht, gewisse Anhaltspunkte zu erhalten bezüglich der Frage, welchem Funktionskreis der Giftapparat der Skorpione primär, d. h. ursprünglich, zuzuordnen sei, nämlich dem Funktionskreis der Beute oder demjenigen der Verteidigung.

Bei den meisten aktiv giftigen Tieren wirft eine solche Zuordnung keine größern Probleme auf. Giftapparate, die sich primär dem Funktionskreis des Beuteerwebs zuordnen lassen, stehen in der Regel in direktem Zusammenhang mit den Mundwerkzeugen. Bei den hierbei vorliegenden Giften liegt die Hauptwirkung in einer raschen Immobilisierung der in Frage kommenden Beutetiere. Derartige Giftapparate werden daneben meist auch zur Verteidigung eingesetzt, jedoch häufig nur zögernd.

Giftapparate, deren primäre Funktion in der Verteidigung liegt, haben eine von den Mundwerkzeugen unabhängige Stellung an der Körperoberfläche oder stehen mit dem Enddarm in Beziehung. Sie werden niemals zum Zweck des Beuteerwerbs eingesetzt und haben somit rein defensive Bedeutung. In manchen Fällen kommen hierbei Substanzen zur Anwendung, die lediglich abschreckende Wirkung besitzen.

Im Falle der Skorpione ist aufgrund der erwähnten Merkmale keine eindeutige Zuordnung möglich. Es ist bekannt, daß verschiedene Skorpionenarten sowohl beim Beutefang als auch bei der Verteidigung eine sehr unterschiedliche Bereitschaft zum Stechen zeigen (VACHON 1949, ALEXANDER 1959 b, HEATWOLE 1967). Neben gewissen Arten mit schwach entwickeltem Giftapparat, die überhaupt nicht stechen (z. B. *Opisthacanthus lepturus*), gibt es solche, die entweder nur bei starker Bedrohung (z. B. *Euscorpius italicus, Isometrus maculatus, Opisthophthalmus*) oder nur beim Beutefang (*Opisthacanthus, Cheloctonus*) stechen, während andere – zumeist solche mit sehr wirksamem Gift (v.a. Buthidae) – in beiden Fällen außerordentlich stechfreudig sind. Das unterschiedliche Verhalten steht (abgesehen von der Toxicität des Giftes) sehr oft im Zusammenhang mit der unterschiedlich starken Ausbildung der Pedipalpenscheren (ALEXANDER 1959 b, HEATWOLE 1967).

Obschon der Giftapparat in verschiedener Weise eingesetzt wird, ist er doch in allen 5 Familien von prinzipiell gleicher Gestalt. Wir wollen daher von der Annahme ausgehen, daß seine ursprüngliche Funktion überall dieselbe war.

Aufgrund seiner Stellung müßte der Giftapparat der Skorpione, der von den Mundwerkzeugen entfernt in der Nähe der Analöffnung gelegen ist, zur zweiten Gruppe von Giftapparaten gezählt werden, die

primär zum Funktionskreis der Verteidigung gehören. Im Gegensatz zu den Vertretern dieser Gruppe setzt der Skorpion seinen Giftapparat jedoch sowohl zur Verteidigung als auch zum Beuteerwerb ein.

Die Chemie der Skorpionengifte wurde in den letzten Jahren sehr eingehend untersucht (MIRANDA et al. 1960, 1964; ROCHAT et al. 1967). Die kürzlich publizierten neuesten Resultate (ZLOTKIN et al. 1971 a/b) zeigen, daß für die Giftwirkung am Beutetier einerseits und am Versuchs-Säugetier andererseits zwei verschiedene neurotoxische Komponenten des Gesamtgiftes verantwortlich sind: der «larvae-contraction-paralysis-factor» (gemessen in «contraction-paralysis-units», CPU) beim (Arthropoden-) Beutetier und der «mice-lethal-factor» (gemessen als LD_{50}) beim Säugetier. Die Tatsache, daß manche Gifte außerordentlich gute CPU-Werte aufweisen, obwohl sie bezüglich der Maus-LD_{50} bedeutungslos sind, weist eher darauf hin, daß Skorpionengifte in erster Linie für den Beuteerwerb konzipiert sein dürften.

Was *I. maculatus* anbetrifft, so konnte durch eigene Untersuchungen folgendes festgestellt werden: dieser Skorpion setzt seinen Giftapparat in drei Fällen ein: 1. zur Verteidigung, 2. bei kannibalistischen Kämpfen, 3. bei Beutetieren, die relativ groß sind und sich heftig zur Wehr setzen. Auch bei starker Bedrohung sticht er nicht bereitwillig, sondern zumeist erst nach längerer Zeit, wenn sich sonst keine Möglichkeit zur Flucht bietet. Die Hauptfunktion des Giftapparates liegt aber in der Verteidigung, da die beiden übrigen Fälle seltene Ausnahmen darstellen. Hieraus lassen sich jedoch noch keine Schlüsse auf die ursprüngliche Funktion ziehen; diesbezügliche Hinweise können am ehesten aus der Kenntnis der Entwicklung des Giftapparates gewonnen werden.

Eine in Erwägung gezogene Möglichkeit, daß die Skorpione ursprünglich einen rein defensiven, in allen Segmenten paarig an der Körperoberfläche angeordneten Giftapparat besessen hätten (in der Art wie er heute bei Diplopoden existiert), erscheint nach dem Studium der frühen Embryonalentwicklung als unwahrscheinlich. Wohl konnte festgestellt werden, daß in den Praeanalsegmenten manchmal seitliche Längsfalten im Integument auftreten, wie sie im Telson während der Bildung der Drüsenanlagen zu beobachten sind; ob diese Falten jedoch für die Entwicklung der Drüsen im Telson überhaupt von Bedeutung sind, erscheint fraglich. In keinem Fall konnte in einem Praeanalsegment eine Verdickung der Körperwand gefunden werden, wie sie im Telson als Vorstufe der Drüsenanlagen auftritt. Es ist daher zu vermuten, daß es sich bei der Bildung des Giftapparates um eine eigene, besondere Potenz des Telsons handelt.

Von der Embryonalentwicklung der Giftdrüsen her war das Problem also nicht zu lösen, hingegen ergaben sich gewisse Anhaltspunkte aus der Postembryonalentwicklung. Im Larvenstadium sind die Drüsen noch nicht funktionstüchtig. Dies ist verständlich, indem in dieser Phase

weder Ernährung noch Verteidigung notwendig sind. Die Giftproduktion setzt im ersten Nymphenstadium, nach Erhärtung des Integuments, ein. Gleichzeitig damit beginnen sich die Jungen selbständig zu ernähren, und es wäre zu erwarten, daß sie sich auch zu verteidigen haben. Es zeigte sich jedoch, daß bei *I. maculatus* in diesem Stadium niemals der Stachel zur Verteidigung eingesetzt wird. Bei sämtlichen experimentellen Eingriffen war Flucht die einzige Reaktion. Dies erscheint auch sinnvoll, da bei der geringen Körpergröße und vorhandenen Giftmenge, abgesehen von dem kleinen Stachel, wohl bei keinem natürlich auftretenden Feind eine Wirkung erzielt werden könnte. Kannibalismus tritt unter den Geschwistern nicht auf; bei fast spielerisch anmutenden Kämpfen, deren Zeuge ich manchmal war, wurde das Postabdomen zwar als mechanisches Instrument, nicht aber der Stachel benützt. Auf der andern Seite konnte verschiedentlich beobachtet werden, daß in diesem Stadium schon bald der Stachel zur Immobilisierung von Beutetieren (zappelnden Fliegen) eingesetzt wurde. Erst bei Nymphen-2 wurden Belästigungen durch Einsatz des Giftapparates abgewehrt.

Aufgrund der geschilderten Tatsachen und eigenen Beobachtungen neige ich zu folgendem Schluß: der Giftapparat der Skorpione hat ursprünglich wohl primär im Funktionskreis des Beuteerwerbs gestanden und ist erst sekundär auch zur Verteidigungswaffe geworden; hierbei ist bei einzelnen Arten sogar ein gewisser Funktionswandel eingetreten, indem der Einsatz bei der Verteidigung zur Hauptfunktion wurde.

Diese Schlußfolgerung begründet sich vor allem auf folgende zwei Punkte: 1. daß der Giftapparat der Skorpione auch beim Beuteerwerb eingesetzt wird (und zwar auch dann, wenn seine Hauptfunktion in der Verteidigung liegt), was bei einem ursprünglich defensiven Giftapparat wohl nicht der Fall wäre; 2. darauf, daß er (bei *I. maculatus*) nach Erreichen der Funktionstüchtigkeit zuerst beim Beuteerwerb zum Einsatz kommt und erst später bei der Verteidigung.

Die Stellung fern vom Mund ist zwar für einen primär dem Beuteerwerb dienenden Giftapparat ungewöhnlich, wirkt sich in diesem besonderen Fall jedoch keineswegs nachteilig aus. Dank der außerordentlichen Beweglichkeit des Postabdomens kann der Stachel ohne weiteres in Mundnähe geführt werden und gleichzeitig mit den Mundwerkzeugen in Funktion treten. Die vom Mund unabhängige Lage wirkt sich insofern sogar von Vorteil aus, als das Gift gezielt in jeden Körperteil des Beutetieres injiziert werden kann, ohne daß dieses auf umständliche Art umplaziert werden müßte.