

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Schmetterlings- flügel in der Raupe und Puppe.

Von

Dr. H. Landois.

Mit Tafel XXIII.

I. Geschichtliches.

Im Jahr 1668 trug sich's zu ¹⁾, dass der Grössherzog von Toskana nach Holland kam, um es zu besehen. Bei seinem Aufenthalt in Amsterdam brachte ihn der Herr THEVENOT zu SWAMMERDAMMEN ins Haus und er besahe daselbst die Kunstkammern beyder, des Vaters und des Sohnes, mit aller Aufmerksamkeit und mit Augen, die die Vorwürfe nach Würden anzuschauen wussten. SWAMMERDAM zergliederte in Gegenwart besagtes Fürsten, des artigsten Kenners solcher Sachen, einige Thiergen, und zwar so, dass der kundigste Beurtheiler und grösste Liebhaber natürlicher Dinge über das, was er sahe, erstaunte. Ueber nichts mehr verwunderte sich Se. Königl. Hoheit, als da SWAMMERDAM im Beyseyn der Herren MAGALOTTI und THEVENOT wies, wie ein Zwiefalter (Schmetterling) mit seinen zusammengerollten und verwickelten Theilen in einer Raupe steckt, und mit unglaublicher Geschicklichkeit und mit unbegreiflich feinen Werkzeugen ihm seine Hülle abnahm, den versteckten Zwiefalter aus seiner Schlufft hervorholte, und dessen verwickelte Theilgen auf das deutlichste und augenscheinlichste auseinandersetzte, so dass das Verborgene offenbar ward. Das rührte den Fürsten so, dass er ihm insbesondere für seine eigene Kunstkammer 12000 Gulden, doch mit dem Bedingen anbot,

1) JOH. SAMMERDAMS Leben, VON H. BOERHAAVE. Bibel der Natur. Leipzig 1752. pag. V.

dass er sie selbst nach Florenz bringen, an seinem Hofe bleiben, und derselben wahrnehmen sollte.«

SWAMMERDAM bediente sich zu diesem höchst anziehenden Experimente eines sehr einfachen Kunstgriffes. »Man nehme — so sagt er p. 242 — eine erwachsene Raupe, man binde sie an einen dünnen Faden an, und lasse sie damit einigemale in siedend heisses Wasser fallen; ziehe sie aber jedesmal hurtig wieder heraus. Die äussere Haut der Raupe wird alsdann von der innern, die den Zwiefalter umgiebt, losgehen. Auf diese Weise kann man das äussere abgetrennte Felt der Raupe von dem Zwiefalter, der darinnen steckt, abziehen.« Auf der Kupfertafel XXXVII. Fig. II. III. IV. bildet er die auf diese Weise präparirten Falter von *Pieris brassicae* und auf Tafel XXXV. Fig. II. von *Vanessa urticae* ab.

Unabhängig und fast gleichzeitig mit ihm arbeitete MALPIGHI zu Bologna über den Seidenspinner. Seine Abhandlung »De bombyce«¹⁾ erschien jedoch schon zu London, als die SWAMMERDAM'schen Entdeckungen noch unter der Presse waren, somit konnten die hierher bezüglichen Beobachtungen noch von SWAMMERDAM zum Vergleiche benutzt werden. Nachdem MALPIGHI das Abstreifen der Haut bei der Puppenhäutung genau beschrieben, fährt er fort: »Unterdessen da das Thier hervorkommt, werden die dicken weichen Hörner, nachdem sie von dem übrigen Leibe der Puppe abgeschieden worden, da, wo sie hervorwachsen, aus beiden Höhlen des Kopfes hervorgertückt, wo ihre umgeschlagene Ausreckung eben denselben Fleck einnimmt, den vorhin die zwei Muskeln der Kiefer einnahmen. Man sieht die Flügel und Füsse gleichfalls in ihren Grenzen. Und zwar werden diese aus der Gegend der vordersten Beine der Seidenraupe, jene aber aus den Seitentheilen des Rückens, die vormals purpurhaft aussahen, hervorgezogen. Weil aber diese ausgezogenen Theile noch sehr zart sind, so kleben sie gerne zusammen und werden beim Austrocknen so fest mit einander vereinigt, dass es eine Hülle zu sein scheint, die die Puppe vorstellt. Da nun diese Theile den Schmetterlingen eigen und ihnen zu Nutze mitgetheilt sind, so scheint ihre Natur eher, als man gemeint, an den Tag zu kommen und tiefer eingewurzelt zu sein. Da an der Seidenraupe noch vor dem Beutelchen die Anlagen zu den Flügeln unter dem zweiten und dritten Ringe bereits verborgen stecken, der Hörnchen Abzeichnung am Kopfe geschieht, und nachdem das Beutelchen vollendet, sie ihre Vollkommen-

1) Dissertatio epistolica de Bombyce cum figuris plus 54 in tabulis XII. Opera omnia. Lugd. Bat. 1687.

heit erreicht haben. Auch lässt sich nicht unrecht zweifeln, ob nicht die neue Lebensart der Puppe eine Maske und Decke des bereits geborenen Falters sei, unter der er, ohne durch äusserliche Zufälle gekränkt zu werden, dem Ansehen nach feste steckt und anwächst wie eine Frucht im Mutterleibe.« Aus dieser Beschreibung geht deutlich genug hervor, dass MALPIGHI die Flügel, Fühler, Beine in ihrer Anlage in der Raupe erkannt hat. Vergleichen wir seine Abbildung des in der Raupe steckenden Seidenschmetterlings (Fig. 1, Taf. VIII) mit den SWAMMENDAM'schen Figuren, so müssen wir gestehen, dass sie noch ausserordentlich mangelhaft ist, während die der Bibel der Natur noch jetzt musterhaft genannt zu werden verdienen.

Von den Arbeiten der neueren Zeit gehören die Untersuchungen SEMPER'S¹⁾ kaum hierher, indem »sie hauptsächlich unternommen wurden, um das Verhältniss der verschiedenen äusseren Antheile, als Flügel, Schuppen und Haare zu der Epidermis festzustellen«. Dabei berücksichtigte er ausschliesslich das Puppenstadium, ohne näher auf die früheren Entwicklungsstadien in der Raupe einzugehen.

II. Entwicklung der Flügel in der Raupe.

Wenn siedendes Wasser, nach der Entdeckung von SWAMMENDAM, das Auffinden der Flügelkeime auch ausserordentlich erleichtert, so darf dieses Verfahren doch nur zum Zwecke der vorläufigen Orientirung angewendet werden. Die Siedehitze verdrängt nämlich einerseits aus den Tracheen vollständig die Luft und greift anderseits zu sehr die feineren histologischen Elemente der zarten Keime an, als dass an eine weitere erfolgreiche Untersuchung noch gedacht werden könnte. Am Besten stellt man die Präparation unter dem einfachen Mikroskop in verdünntem Alkohol an.

Das zweite und fünfte Körperringel der Raupe — als Untersuchungsobject dienen uns vorzüglich *Vanessa urticae* und *Pieris brassicae* — besitzt jederseits ein Stigma, welche in den Haupttracheenlängsstamm führen. Dagegen sind die Stigmen des dritten und vierten Ringels verkümmert, und es kommt bei ihnen nie zu einer äussern Oeffnung. Von diesen verkümmerten Stigmen führt je ein collabirtes Tracheenstämmchen zum Längsstamme. Die Tracheenverschluss-Vorrichtung ist zwar vorhanden, jedoch ebenfalls sehr unentwickelt. Die genauere Beschreibung dieser Vorrichtung wurde bereits an einem andern Orte von uns eingehender besprochen. Der Haupttracheenlängs-

1) Zeitschrift für wiss. Zool. 1857. p. 326—339, mit Tafel XV.

stamm hat an beiden Seiten zwischen dem ersten und zweiten vollkommenen Stigma, also in seiner Ausdehnung vom zweiten bis zum fünften Körperringel ein bedeutend geringeres Lumen als in den übrigen Segmenten des Raupenleibes.

Die Flügelkeime bilden sich nun an den etwas verjüngten Tracheenstämmen im dritten und vierten Körperringel der Raupe.

Das erste Stadium, worin ich bisher die Flügelkeime zur Anschauung bringen konnte; waren kleine Rüpchen von 4 Mm. Länge. Nachdem sie die Eihülle durchbrochen, hatten sie bereits einige Tage Nahrung zu sich genommen, und waren bis zu der angegebenen Grösse herangewachsen. Die Anlagen der Flügel haben einen schwach ausgeprägten fünfeckigen Umriss, und sind von oben nach unten etwas abgeplattet. Die Keime der Hinterflügel bleiben stets, wenn auch nur wenig, hinter der Grösse der Vorderflügel zurück. Wo die kleinen Läppchen unmittelbar der Trachea aufsitzen, messen sie in der Breite 0,0385 Mm., in der Länge 0,0692 Mm. Diese ersten Keime bestehen histologisch nur aus Zellen einerlei Art, deren Grösse 0,0453 Mm. beträgt. Da sie in Bezug auf Grösse und Gestalt mit den Peritonealzellen junger Tracheenstämmchen durchaus übereinstimmen, und ausserdem der Flügelkeim diesen unmittelbar aufsitzt, so wird man gegen den Schluss nichts einwenden können, dass die Flügelkeime als Wucherungen der Peritonealhülle des betreffenden Trachealüberzugs aufgefasst werden müssen.

Beobachten wir die Flügelkeime (vergl. Taf. XXIII, Fig. 1 u. 2) in Raupen, welche bereits die erste Häutung überstanden haben, so können wir in ihnen bereits drei histologisch differenzierte Elemente unterscheiden. Abgesehen von der fortgeschrittenen Grösse und der ausgeprägteren fünfeckigen Gestalt, wird der Flügelkeim (*f* u. *f'*) jetzt von einer äusserst feinen structurlosen Haut umkleidet. Im Innern dieses Flügelsäckchens befindet sich eine grosse Anzahl kugliger Zellen im Durchmesser von 0,03 Mm., jedoch liegen auch zwischen denselben andere von etwas geringern Dimensionen. Der Inhalt ist wasserhell und umhüllt den nie fehlenden 0,0083 Mm. im Durchmesser haltenden Kern. Vergleichen wir die Dimensionen dieser Flügelzellen mit denen des Peritonealüberzuges der Tracheen, so erweisen sie sich ein wenig grösser, indem letztere nur 0,017 Mm. und ihre Kerne 0,0067 Mm. messen. Uebrigens finde ich in meinen Notizen, dass auch Fälle vorkommen, in denen jene Flügelzellen in der Grösse mit den Trachealperitonealzellen übereinstimmen.

Unmittelbar an der Trachea, also an der Basis des Flügelkeims, befindet sich eine Gruppe höchst eigenthümlicher Zellen (Fig. 1 *k*), nicht

allein in Bezug auf Gestalt, sondern auch in Hinsicht ihrer ferneren Umwandlung bemerkenswerth. Während sie vor der ersten Raupenhäutung von den übrigen Zellen der Flügelkeime morphologisch nicht zu unterscheiden sind, haben sie nach der ersten Häutung eine länglich keulenförmige Gestalt (Fig. 3*k*) angenommen. Sie sitzen mit dem verjüngten Ende der Peritonealhülle der Trachea auf und erreichen bald eine Länge von 0,134 Mm. bei einer Breite von nur 0,0167 Mm. Anfangs sind sie nach ihrem keulenförmigen Verlaufe oben abgerundet, später wachsen sie nach oben in eine Spitze aus. Diese grossen gestreckten Zellen enthalten einen Kern im Durchmesser von nur 0,0083 Mm.

Die Veränderung der Flügelkeime nach der zweiten Häutung betrifft vorzugsweise die eben erwähnten keulenförmigen Zellen. Es bildet sich nämlich im Innern einer jeden einzelnen Zelle ein äusserst feiner Tracheenfaden (Fig. 3*l*). Derselbe ist unregelmässig knäuelförmig in einander gewickelt. Sein unteres Ende communicirt sehr bald mit dem Lumen der Haupttrachea und wird von eben daher mit Luft angefüllt. In seinem ganzen Verlaufe scheint er gleichmässig gebaut zu sein; eine spiralige Zeichnung der mit Luft gefüllten Intima konnte ich mit den besten optischen Hilfsmitteln nicht nachweisen, und es ist wohl anzunehmen, dass eine solche auch nicht vorhanden ist. Auf die Entstehung dieses Tracheenfadens wirft die Thatsache Licht, dass mit der Entwicklung desselben stets der Kern der Zelle verschwindet. Kurz vor Bildung des Fadens nimmt der Zellkern einen weit bedeutenderen Umfang an, indem sein Durchmesser 0,03 und der des Kernchens 0,0167 Mm. beträgt. Der Inhalt runzelt sich und geht allmählig in ein engverschlungenes Fadenknäuel über. Ich glaube daher die Vermuthung aussprechen zu dürfen, dass derselbe ein Umwandlungsproduct jenes Zellkernes selbst ist.

In dem Zeitraume zwischen der dritten und vierten Häutung nehmen die Flügelkeime bald solche Dimensionen an, dass man sie mit freien Augen bei der Präparation bereits aufzufinden vermag. Sie erreichen in einer 10 Mm. langen Koblraupe schon einen Durchmesser von 1 Mm. Die stattfindende Veränderung mag uns Fig. 4 u. 5 veranschaulichen. Sämmtliche keulenförmige Zellen zeigen in ihrem Innern den feinen Tracheenfaden stark zusammengeknäuel; die Zellwände schmiegen sich den Umrissen des Knäuels an und können kaum mehr wahrgenommen werden. Der übrige Inhalt der Flügelsäckchen ist noch mit einer grossen Anzahl Zellen (Fig. 5*z*) einerlei Art angefüllt, deren Durchmesser 0,0234 Mm. beträgt.

Die Entwicklungsperiode nach der vierten bis zur

Puppenhäutung zerfällt naturgemäss in zwei Abschnitte. Der erste dauert bis zu dem Zeitpunkt, wo die Raupe keine Nahrung mehr zu sich nimmt und sich zum Zweck der Verpuppung festspinnt, der zweite umfasst den geringern Zeitraum bis zum Abstreifen der Raupenhaut.

In dem ersten Zeitabschnitte vergrössern sich die Keime mehr und mehr (Fig. 6 u. 7), und drängen mit ihrem zugespitzten Ende durch den sog. Muskelschlauch. Sobald sie auf die Hypodermis stossen, weitet sich letztere aus und die Flügel erscheinen von nun an als »Ausstülpungen des Hautskeletes«. Nach den bisher vorgelegten Thatsachen sind wir gezwungen, diese bisher in allen Lehrbüchern sich findende Anschauungsweise über die Natur der Lepidopterenflügel fallen zu lassen, sie sind nicht Aussackungen der Haut, sondern Trachealbildungen, und unwillkürlich werden wir hier an den Ausspruch ORENS erinnert, der sie merkwürdiger Weise seiner Zeit für »metamorphosirte Kiemen« ansah. Die Wandungen der keulenförmigen Zellen lassen sich nicht mehr nachweisen; die geknäuelten Tracheenfäden derselben haben sich bedeutend in die Länge gestreckt und nehmen ungefähr die Lage des spätern Flügelgeäders ein (Fig. 6 u. 7z). In diesem Entwicklungsstadium wird es schon leichter, genauere Messungen und Zählungen dieser Tracheenfäden anzustellen. Ihre Dicke beträgt 0,0034 Mm. In ihrem ganzen Verlaufe verschlingen sie sich so mannigfaltig knäuelartig, dass man sehr viele Fädchen neben einander verlaufen zu sehen glaubt. Ich habe die Mühe nicht gescheut, die anscheinend vielen Tracheenfäden zu zählen. Im Vorderflügel lösen sich die etwa 15 Tracheengeäder-Stränge in 350 Fäden auf, die 9 der Hinterflügel scheinen aus etwa 200 Tracheenröhrchen zusammengesetzt zu sein. Ich hebe hier jedoch nochmals ausdrücklich hervor, dass in Wirklichkeit sowohl im Vorder- wie Hinterflügel nicht mehr Fädchen vorhanden sind als später Hauptflügeladern im Flügel auftreten, und dass die anscheinend grosse Anzahl der Fädchen nur auf Rechnung der überaus starken und verwickelten Verknäuelung zu schreiben ist.

Die Epidermis der Flügelkeime (Fig. 6 u. 7 e) zeigt eine pflasterförmige Felderung, deren einzelne Scheinzellen 0,0116 Mm. im Durchmesser haben. Unter derselben liegt die Hypodermis (h) mit grösseren, und der Innenraum zwischen den Tracheenfädchen wird durch eine grosse Menge kleinerer Zellen ausgefüllt.

Nachdem sich die Raupe festgesponnen, schwellen die Flügelkeime unter der Raupenhaut in kurzer Zeit — 4 bis 3 Tagen — bedeutend an, und zwar wird dieses einerseits durch Ausdehnung, resp. Auseinanderrollung der zarten Tracheenknäuel, und anderseits durch den hierdurch bedingten Blutzufuss in die Flügelsäckchen bewerkstelligt.

Die Raupenhaut zerreisst in der Längsrichtung auf dem Rücken und die Puppe tritt hervor. Die Fühler, Rollzunge, Palpen, Flügel und acht Beine kleben in diesem Augenblicke noch nicht aneinander; sobald man nämlich die frische Puppe ins Wasser oder in verdünnten Alkohol bringt, lassen sich sämtliche eben genannte Körperorgane leicht auseinanderlegen. Ueberlässt man hingegen die Puppe ihren natürlichen Verhältnissen, so kleben die Körperanhänge bald so fest aneinander, dass man sie ohne gewaltsame Operation nicht mehr zu trennen vermag.

III. Veränderung der Flügel in der Puppe.

»Nach dem Abstreifen der Raupenhaut — sagt SEMPER in der bereits genannten Arbeit — wird erst der Stoff ausgeschieden, welcher an der Puppe die dunkelbraun oder schwarz gefärbte Lage bildet und theils dazu dient, die Flügelscheiden, Fühlerscheiden, Kopf, Beine mit dem Rumpfe fest zu verkitten, theils ein Schutzmittel gegen äussere Einflüsse giebt.« Bei der Vanessa-Puppe tritt alsbald ein mehr oder minder intensiver Goldglanz dieser äussern Chitinbedeckung auf. Dieselbe wird dadurch bedingt, dass nach dem Trocknen der äussern Haut zwischen ihr und der Epidermis und des in der Puppe ruhenden Falters sich Luft befindet, welche durch die gelbe Haut hindurchschimmert. (Eine ähnliche Erscheinung des Silberglanzes findet sich bei der Raupe von *Saturnia Yamamai*, wo die feinen einzelstehenden Silberpünktchen durch mit Luft gefüllte Zellen hervorgebracht werden, welche durch die glashelle Oberhaut dieser Raupe hindurchschimmern.) Bei den Chrysaliden hängt der Goldglanz ausserordentlich von dem Wassergehalt der Puppenhülle ab, und eben daher erklärt sich die auffallende Veränderlichkeit wie das Schwinden dieses Glanzes.

Die erste Anlage der Flügelrippen oder Adern fällt nicht, wie bereits angenommen wurde, in das Puppenstadium, sondern bereits in das Lebensalter der Raupe zwischen der vierten und Puppen-Häutung. Denn beim Abstreifen der Haut zur Puppe haben die fein geknäuelten Tracheen bereits genau die Lage, welche die späteren Flügelrippen des Schmetterlings bilden, natürlich in verjüngter Gestalt. Neben den geknäuelten Tracheen — welche in diesem Entwicklungsstadium vorzugsweise die Respiration in den Flügeln unterhalten — findet die Neubildung zweier verschiedener Organe statt, welche in der Raupe noch gar nicht vorhanden sind: grössere Tracheenstämme und Flügelrippen. Es ist aber nicht leicht, die Flügelrippen aus dem Puppenflügel herauszupräpariren. Sie bilden

elastische Stränge (Fig. 11 *r*), welche rings herum von einer Zellenlage umhüllt werden. Je nachdem sie später bei der Bildung einer Haupt- oder Nebenrippe des Flügels Theil nehmen sollen, messen sie im Durchmesser 0,01—0,02 Mm. Sie bilden anfangs Zellenstränge, welche allmählig nach Innen jenen fadigen Strang abschneiden. Der Strang selbst zeigt auf seinem Querschnitt eine concentrische Streifung, um den in einer einzigen Lage die 0,04 Mm. grossen Zellen liegen.

Neben diesen Flügelrippen bilden sich allmählig ein oder zwei grössere Tracheenstämmen (Fig. 10 *tr*) mit deutlichem Spiralfaden. Die mächtigern Stämme haben ein Lumen von 0,06 Mm., und der Abstand ihres sog. Spiralfadens beträgt 0,005 Mm.

Je mehr die Flügelrippen *sensu strictiori* und die neuen Tracheen (Fig. 10 *tr*, *r*) ihrer vollkommenen Entwicklung sich nähern, desto mehr degeneriren die knäuelartigen Tracheenflächchen, bis sie in dem fertig gebildeten Schmetterlingsflügel völlig geschwunden und die grösseren Tracheenstämmen an ihre Stelle getreten sind. Da die obere und untere Flügelhaut ziemlich eng aneinander liegen, die grossen Tracheen und Flügelrippen einen nicht unbedeutenden Raum einnehmen, so werden die beiden Flügelhautplatten an dieser Stelle von einander getrieben und bilden nach unten sowohl, wie nach oben, eine Erhöhung, die wir bei dem vollkommen entwickelten Schmetterlingsflügel als Flügeladern zu bezeichnen gewohnt sind. Die Flügelrippen in unserm Sinne legen sich dicht der untern Flügelhautfläche an, und verwachsen mit der Zeit vollständig mit derselben. In dem trockenen Schmetterlingsflügel ragen sie dann wie eine rundliche Leiste in das Innere des Flügelrippenraumes hinein.

Die Flügelrippen des Lepidopterenflügels sind demnach nicht als einfache Gebilde, sondern als aus mehreren Theilen zusammengesetzte Organe aufzufassen, indem an ihrer Bildung die Flügelrippen *sensu strictiori*, die Tracheen, und die ausgebuchtete Haut des Flügels Theil nehmen. Neben diesen Organen ist stets noch Raum genug, um in dem frischen Schmetterlingsflügel das Blut strömen zu lassen.

Gleichzeitig mit der Ausbildung der Flügelrippen beginnt das Wachsthum der Flügelschuppen und Haare. Die Schuppenbildung wird bei der Vaessapuppe erst eingeleitet, nachdem die Raupenhaut abgestreift ist, geht dann aber in so rapider Weise vor sich, dass am fünften Tage bereits sämtliche Organe mit deutlich erkennbaren Schuppen bedeckt sind. Selbst die Schuppenhalter, in deren trichterförmiges Ende mit ihrem Endstiele stecken, sind alsdann fertig gebildet. Die Schuppenbildung wird durch das Auftreten eines eigenthümlichen Zellengewebes eingeleitet, welches von SEMPER bereits gewürdigt wurde;

im Einzelnen weichen jedoch meine Beobachtungen von denen *SEMPER* ab, was vielleicht dem verschiedenen Beobachtungsmaterial zugeschrieben werden muss. Die Schuppen gehen aus Zellen hervor, welche unter der Hypodermis des Puppenflügels belegen sind; ihr Durchmesser beträgt 0,0283 Mm., der ihres Kernes 0,0234 Mm. Jede Bildungszelle sendet zuerst nach den beiden Polen je einen Fortsatz aus, der sich mit dem Ausläufer der von ihr durch einen Zwischenraum getrennten Zelle vereinigt. Dadurch entstehen viele Zellenstränge, die sich wie auf einen Faden aufgereichte Kugeln ausnehmen. Die Zellen haben einen deutlichen Kern mit Kernchen. Die Zellenstränge nehmen in dem Flügel eine gestreckte Lage ein, und je zwei Stränge liegen so in Reihen hintereinander, dass hinter jedem Verbindungsstrange der ersten Reihe eine Zelle des zweiten Stranges liegt, und vice versa hinter jeder Zelle des ersten Stranges ein Verbindungsstrang der zweiten Reihe. Eben hierdurch wird schon in diesem Entwicklungsstadium einerseits die reihenartige Stellung der spätern Schuppen, anderseits ihr Alterniren präformirt.

Aus den einzelnen Zellen dieser Stränge bilden sich die Schuppen hervor. Jede Zelle treibt zunächst einen Wulst, der durch die Hypodermis hindurchtritt und dort allmählig zu einer grossen Blase anschwillt. Die Blasen entwickeln sich nun zu Schuppen und Haaren, indem sie sich entweder vorn einzacken und abplatteln, oder sich gestreckt verlängern.

Die Streifung der Schuppen ist eine doppelte, eine Längs- und Querstreifung. Erstere entsteht zuerst und zwar unzweifelhaft dadurch, dass die ausserordentlich grossen Schuppenblasen einschrumpfen. Die äussere Haut derselben faltet sich dabei längsstreifig, bis sie zu der im ausgebildeten Zustande viel schmalern Schuppe eingeschrumpft ist. So ergeben meine Messungen, dass die bereits quergestreiften Schuppen des Puppenflügels durchschnittlich noch um $\frac{1}{6}$ die Breite der fertigen Schmetterlingsschuppen überragen. Ebenso beweisen die Messungen, dass die Querstreifung der Schuppen auf eine Einschrumpfung zurückgeführt werden muss, da die Länge der fertigen Schuppen nicht unbedeutend unter die der Schuppenblasen hinabsinkt.

Jede Schuppe wird durch eine besondere Vorrichtung auf dem Flügel befestigt, welche wir die Schuppenhalter (Fig. 10 sh) nennen wollen. An dem vollkommenen Insectenflügel besteht jeder einzelne Schuppenhalter aus einem kleinen Röhrchen, welches mit seiner Basis in der Epidermis des Flügels innigst verwachsen ist. Es ist an der einen Seite stets von oben nach unten geschlitzt, und zwar so, dass dieser Längsspalt am obern Ende etwas auseinander klapft. Der Schuppen-

halter erhält durch diese Einrichtung eine elastisch federnde Kraft, womit er den nach unten sich verjüngenden konischen Stiel der Schuppe festzuhalten im Stande ist. Die Bildung und der Bau dieser Schuppenhalter lässt sich vorzüglich bei unserm Eckfalter studiren. Es ist auffallend, dass die bisherigen Forscher diese Gebilde nicht erwähnen, indem sie sich mit der Angabe begnügen, »dass die Schuppen in einem Loche der Epidermis festsitzen«. Der eigentliche Sachverhalt ist jedoch folgender: Sobald der Flügelschuppenschlauch durch die Hypodermis des Flügels hindurchtritt, drängt derselbe eine Hypodermiszelle etwas zur Seite. Dadurch erhält die betreffende Zelle eine halbmondförmig eingedrückte Gestalt. Die typische Form behält die Zelle auch in ihrer weitem Entwicklung. Die beiden Ränder dieser Zelle rücken später etwas weiter um den Schuppenstiel, verwachsen aber oben nie mit einander, sondern bleiben als Spalt des Schuppenhalters bestehen. Das untere Ende wächst später zusammen, und zwar veranlasst durch den Druck, den die nebenliegenden Hypodermiszellen auf diese Zellen ausüben. In spätern Stadien chitinisirt die Zelle, und wir haben den oben beschriebenen Schuppenhalter vor uns.

Zu der Frage, ob die Schmetterlingsschuppen wirkliche Epidermoidalgebilde sind oder nicht, müssen wir selbstredend nach den vorgelegten Thatsachen einen eigenen Standpunkt einnehmen. Die Schmetterlingsflügel sind nicht Ausstülpungen der Haut, sondern selbstständige Trachealgebilde. An ihnen findet sich später eine neugebildete Oberhaut, aus deren Zellen die Schuppenhalter hervorgehen. Die Schuppen bilden sich aus Zellen, welche unter der Hypodermis belegen sind, und dürften eben deshalb fernerhin nicht mehr als Oberhautgebilde im strengsten Sinne aufgefasst werden.

Auf die Bildung der Flügelmusculatur und der Nerven, welche neben den Tracheen in dem Flügelgeäder verlaufen, wie über die Function der Schmetterlingsflügel beabsichtigen wir in einer spätern Abhandlung zurückzukommen, da meine bisherigen Beobachtungen gerade in dieser Hinsicht noch manche Lücken lassen und reicheres Material erheischen.

IV. Vorgänge in dem fertigen Schmetterlingsflügel.

Kurz vor dem Aufbrechen der Puppenhaut ist der Flügel insofern fertig ausgebildet, als in und an ihm keine Neubildungen mehr stattfinden. Die bunten Farben der Schuppen schimmern schon einige Zeit vor dem Ausschlüpfen durch die Puppenhaut hindurch. Die Flügel sind in diesem Zustande sehr fein quergeunzelt, die Thäler zweier benach-

barter Falten liegen etwa 0,034 Mm. von einander entfernt. Sobald die Puppenhäutung eintritt, entfalten sich durch bedeutenden Blutzufuss, unter rüttelnder Bewegung des Schmetterlings, die Flügel in wenigen Minuten zu ihrer definitiven Grösse. Auch dem Eintreten der Athmungsluft in die Flügeltracheen wird auf die Entfaltung des Flügels ein bedeutender Einfluss zugeschrieben werden müssen. Verletzt man einen zarten Flügel derart, dass das Blut in der Athmungsluft durch die Wunde abfließt, so verkrüppeln — wie SWAMMERDAM bereits zeigte — die Flügel stets. Wenn es auch einige Lepidopteren giebt, deren Flügel stets weichhäutig bleiben — ich erinnere an die *Zygaeniden* — so erbärten die meisten doch sehr bald. Der Blutstrom stockt in den meisten Partien der Flügelfläche und der Raum zwischen beiden Flügelhäutflächen wird allmählig geringer. Die zartfadigen Stiele, mit denen die Schuppen ursprünglich an der Schuppenbildungszelle befestigt waren, schrumpfen ebenfalls ein, und so wird es erklärlich, dass sich die Schuppen mit Luft füllen können.

Münster, den 4. Mai 1870.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXIII.

- Fig. 1. Flügelkeim des Hinterflügels nach der ersten Häutung der Raupe. $\frac{34}{1}$.
tr Tracheenlängsstamm.
s kugliger Tracheenraum hinter dem zweiten Stigma.
f' Keim des Hinterflügels.
k keulenförmige Zellen.
- Fig. 2. Flügelkeim des Vorderflügels nach der ersten Raupenhäutung. $\frac{34}{1}$.
f Vorderflügelkeim.
- Fig. 3. Entwicklung des feinen Tracheenfadens in den keulenförmigen Zellen. $\frac{300}{1}$.
k die keulenförmige Zelle mit ihrem Kern.
t der dichtverschlungene Tracheenfaden.
- Fig. 4 u. 5. Flügelkeime nach der zweiten Häutung. $\frac{50}{1}$.
f Vorderflügel.
f' Hinterflügel.
t die engverschlungene Tracheenfäden.
tr Tracheen.
z Zelle aus dem Innern des Flügelkeims. $\frac{600}{1}$.
- Fig. 6 u. 7. Flügelkeime nach der vierten Häutung. $\frac{34}{1}$.
f Vorderflügel.
f' Hinterflügel.

- e* Epidermis.
- h* Hypodermis.
- t* fädliche geknaulte Tracheen.
- tr* Tracheenlängsstamm.
- v* Verschlussbügel des Stigma's.
- vh* Verschlusshebel.
- vb* Verschlussband.

Fig. 8. Raupe von *Vanessa urticae*; die Körperhaut ist, nachdem sie sich kopflings festgesponnen, künstlich entfernt. $\frac{2}{1}$.

Fig. 9. Eine andere Raupe, kurz vor der Puppenhäutung ihrer Epidermis beraubt. $\frac{2}{1}$. Die Buchstabenbezeichnung ist wie in der vorigen Figur dieselbe.

- r* Hälfte der Rollzunge.
- p* Palpe.
- f* Fühler.
- b* verkümmerte Putzpfote.
- b'* u. *b''* die folgenden Beine.
- v* Vorderflügel.
- h* Hinterflügel.

Fig. 10. Durchschnitt des Puppenflügels, 5 Tage nach der Häutung zur Puppe von *Van. urticae* in der Ausdehnung zweier Flügelrippen. $\frac{200}{1}$.

- r* Flügelrippen sensu str.
- tr* neugebildete grosse Tracheen.
- s* Schuppe.
- sh* die Schuppenhalter.

Fig. 11. Ein kleines Stückchen der Flügelrippe sensu str. herauspräpariert, mit ihrem Zellenbeleg. $\frac{200}{1}$.

Fig. 12. Das Flügelgeäder der Imago von *Vanessa urticae* $\frac{2}{1}$.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1870-1871

Band/Volume: [21](#)

Autor(en)/Author(s): Landois Hermann

Artikel/Article: [Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Schmetterlingsflügel in der Raupe und Puppe. 305-316](#)