

Zoologischer Anzeiger

herausgegeben

von Prof. **Eugen Korschelt** in Marburg.

Zugleich

Organ der Deutschen Zoologischen Gesellschaft.

Bibliographia zoologica

bearbeitet von Dr. **H. H. Field** (Concilium bibliographicum) in Zürich.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

XL. Band.

12. November 1912.

Nr. 13.

Inhalt:

I. Wissenschaftliche Mitteilungen.

1. **Kopeč**, Über die Funktionen des Nervensystems der Schmetterlinge während der successiven Stadien ihrer Metamorphose. (Mit 1 Figur.) S. 353.
2. **Kříženecký**, Zur Kenntnis der Regenerationsfähigkeit der Puppenfügelanlagen von *Tenebrio molitor* und einige Bemerkungen über die theoretische Bedeutung der Befunde. (Mit 3 Figuren.) S. 360.
3. **Scheuring**, Über ein neues Sinnesorgan bei *Heteromeilus longimanus* Hbst. (Mit 5 Figuren.) S. 370.
4. **Roszkowski**, Notes sur les Limnées de la faune profonde du lac Léman. (Avec 3 figures.) S. 375.
5. **Krašínska**, Beiträge zur Histologie der Medusen. (Mit 6 Figuren.) S. 382.
6. **Dewitz**, Über die Entstehung der Farbe der Kokons gewisser Lepidopteren (*Lasiocampa quercus*). S. 396.
7. **Zacharias**, Harmonisiert die Lehre Ed. van Benedens vom Getrenntbleiben der Chromatinsubstanzen männlicher und weiblicher Provenienz im befruchteten *Ascaris*-Ei (zu Beginn und im Verlauf von dessen aufeinander folgenden Teilungen) mit den Tatsachen der mikroskopischen Beobachtung? S. 400.
11. **Mitteilungen aus Museen, Instituten usw.**
Linnean Society of New South Wales. S. 415.

I. Wissenschaftliche Mitteilungen.

1. Über die Funktionen des Nervensystems der Schmetterlinge während der successiven Stadien ihrer Metamorphose.

Von Stefan **Kopeč**.

(Aus dem Zoolog. Institut an der Jagell. Univ. zu Krakau.)

(Mit 1 Figur.)

eingeg. 2. August 1912.

Die Funktionen des Nervensystems der Schmetterlinge sind bis jetzt sehr wenig bekannt geworden. Die Bedeutung dieses Systems bei den Schreitbewegungen der Raupen wurde in einer der interessanten Arbeiten von Polimanti¹ einer näheren Untersuchung unterzogen. Derselbe Verfasser hat beide Längscommissuren zwischen den Ganglien

¹ Polimanti, O., Contributions à la physiologie de la larve du ver à soie (*Bombyx mori*). Arch. italiennes de Biolog. T. 47. 1907. Die italienische Arbeit: Contributi alla fisiologia della larva del Baco di seta (*B. mori*). Scansano 1906. ist mir leider bis jetzt unzugänglich.

der Raupen von *B. mori* L. durchgeschnitten, oder verschiedene Ganglien ausgebrannt; auf Grund seiner Untersuchungen ist er zu dem Schluß gelangt, daß zu normalen Schreitbewegungen dieser Tiere zwei Bedingungen nötig sind, und zwar:

»a) une coordination centrale pour la stimulation successive des ganglions de la chaîne, qui, du ganglion sus-oesophagien, se transmette jusqu'au troisième ganglion; et ensuite une stimulation qui, du ganglion sus-oesophagien, au moyen de fibres commissurales longues, aille au 12^e et au 13^e et, de ceux-ci, successivement, se propage jusqu'au quatrième. Ce stimulus se traduit, dans le système musculaire, par la contraction sériale des myomères, d'abord de l'avant à l'arrière, ensuite de l'extrémité aborale en avant.

b) Il faut ensuite une coordination périphérique, qui s'exerce sous forme d'une contraction successive et simultanée des fibres musculaires qui vont constituer chacun des myomères» (l. c. S. 351 und 352).

Seine Schlüsse — die ich nur teilweise bestätigen kann — mußte jedoch Polimanti zum Teil nur auf Grund der Analogie mit den, an andern Arthropoden beobachteten Erscheinungen ziehen, und zwar deswegen, weil er sowohl das obere als auch das untere Schlundganglion nur durch die wenig feine Methode des Ausbrennens entfernt hat; er gibt auch selbst an: »nous ne pouvons pas savoir si la lésion a été portée sur ces deux derniers ganglions, et jusqu'à quel point« (l. c. S. 350 und 351).

Bei meinen Untersuchungen — über welche ich hier in aller Kürze berichten will — habe ich außer der Kontrolle der Ergebnisse von Polimanti noch ausführlicher die Abhängigkeit der Gangart, ferner noch die Abhängigkeit des Prozesses der Nahrungsaufnahme und der Defäkation, schließlich auch der Metamorphose von der Funktion einzelner Teile des Nervensystems studiert. Als Material benutzte ich die Larven des Schwammspinners (*Lymantria dispar* L.); die Larven, die größtenteils sich auf dem letzten Raupenstadium befanden, wurden mit Ätherdämpfen betäubt, bei einer starken Lupenvergrößerung, ausschließlich mit einer kleinen, scharfen Schere und kleinen, aus Nadeln gefertigten Skalpelln operiert. Die entfernten Teile des Nervensystems wurden immer, zwecks Kontrolle, fixiert.

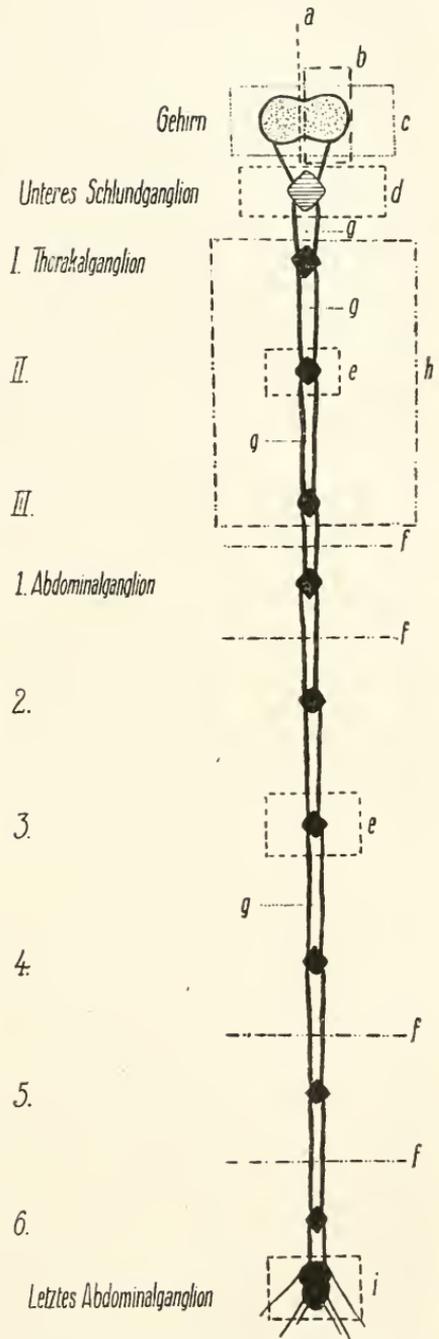
Zur sicheren Feststellung, ob und in welchem Teile des Nervensystems sich das motorische Centrum für die gewöhnlichen Schreitbewegungen der Raupen befindet, habe ich eine Reihe von genau kontrollierten Durchschneidungs- und Ausschneidungsversuchen ausgeführt (vgl. das Schema).

Eine Durchschneidung des oberen Schlundganglions, d. h. des Gehirns in seiner Mittellinie (*a*), schließt die Möglichkeit der Ausführung

der normalen Gangbewegungen nicht aus; die von Polimanti an normalen Larven untersuchten peristaltischen Bewegungen des Körpers erschienen auch bei den Larven, denen das Gehirn durchgeschnitten wurde. Sie schoben namentlich zuerst die drei Paare der Thoracalbeine nacheinander; dann wurde das letzte Abdominalsegment leicht gehoben, das Nachschieberpaar nach vorn geschoben und an der Unterlage fest fixiert. Erst nachher ging eine Bewegungswelle von hinten nach vorn sukzessive bis zum ersten Abdominalsegment, wobei der Vorderkörper wiederum vorwärts zu schreiten begann.

Die Entfernung einer Hälfte des Gehirns (*b*) hat eine Manegebewegung zur Folge, wobei die Tiere nur in der Richtung jener Körperseite sich zu bewegen vermögen, in welcher das Gehirn intakt geblieben ist. Die Tiere sind nicht imstande sogar kleine Hindernisse zu überschreiten; nach mehrmaligem Stoßen mit dem Kopfe hören sie überhaupt sich zu bewegen auf. Beim ruhigen Sitzen nimmt der Körper der Tiere eine halbmondförmig gebogene Stellung ein.

Eine vollständige Entfernung des Gehirns (*e*) hebt, im Gegensatz zu den Ausführungen von Polimanti, die normale Bewegungsart nicht auf. Die Tiere bewegen sich — manchmal bereits 2 Stunden nach der Operation — auf horizontalen, senkrechten oder schief gestellten Unterlagen in verschiedenster Richtung, so wie die



Schema der an den Raupen ausgeführten Operationen. (Erklärung im Text.)

normalen; alle Bewegungen sind jedoch langsam, scheinbar unsicher, als ob unwillig ausgeführt. Kleine Hindernisse auf ihrem Wege können überschritten oder umgangen werden, jedoch geschieht es erst nach längerem unbehilflichen Umhertasten mit dem Kopfe und dem Vorderkörper.

Erst die totale Entfernung des unteren Schlundganglions (*d*) hat eine vollständige Aufhebung der normalen Schreitbewegung zur Folge. Das Ergreifen verschiedener Gegenstände mit den Extremitäten, das Ausstreizen und Zusammenziehen der Bauchbeine, überhaupt alle eignen Bewegungen der Beine bleiben erhalten; es fehlen jedoch alle diejenigen Erscheinungen, die zur koordinierten Vorwärtsbewegung führen können. Tiere ohne das untere Schlundganglion heften sich oft mit Bauchbeinen des 5. und 6. Abdominalsegments fest und biegen zugleich den vorderen und hinteren Teil des Körpers sehr stark über den Rücken. Diese, auf starken Muskelkontraktionen beruhende Bewegung hat eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Heben der beiden Körperenden, welches während der normalen Vorwärtsbewegung ausgeführt wird, nur ist dieselbe in diesen Fällen übertrieben stark. Es scheint, als ob zugleich mit dem Entfernen des subösophagealen Ganglions auch ein Hemmungscentrum, welches die obenerwähnten Hebungen während der normalen Bewegung regelt, entfernt würde.

Alle obenangeführten Beobachtungen erlauben — allerdings nicht im Einklang mit den Ausführungen von Polimanti — den Schluß zu ziehen, daß im Unterschlundganglion ein Centrum (bzw. Centren) für koordiniertes Vorwärtsschreiten der Raupen sich befindet. Ohne dieses Centrum sind Bewegungen einzelner Muskelkomplexe möglich; trotzdem kommt es niemals zu einer koordinierten Nacheinanderbewegung einzelner Muskelgruppen, welche eine normale Fortbewegung bedingen. Das Gehirn könnte als ein Organ aufgefaßt werden, welchem eine bedeutende Rolle bei der Orientation des Tieres während der normalen Bewegung zukommt. Sogar das Überschreiten oder Umgehen der Hindernisse durch die gehirnlosen Tiere läßt sich mit der obigen Auffassung leicht in Einklang bringen. Die Bewegungen der gehirnlosen Raupen sind überhaupt sehr unsicher und scheinbar unwillig, bei dem Überschreiten der Hindernisse werden viele tastende und unbehilfliche Bewegungen ausgeführt, bis endlich, scheinbar mit großer Mühe, der Weg gefunden wird; es scheint, daß die Tiere in diesem Falle, nach dem Ausschalten des Gehirns, mittels des Empfindungsvermögens der ganzen Haut sich orientieren. Die Kreisbewegung, welche als Folgeerscheinung der einseitigen Entfernung des Gehirns immer entsteht, kann dadurch erklärt werden, daß in diesem Falle die eine Körperhälfte auf die äußeren Reize stärker zu reagieren imstande ist als die andre.

Ich habe ferner das Verhältnis einzelner Teile der Bauchganglien-kette zu den Bewegungen der Segmente während des Vorwärtsschreitens der Raupen studiert. Die Entfernung irgend eines Thoracal- oder Abdominalganglions (vgl. das Schema, *e*), beziehungsweise die Durchtrennung oder das Ausschneiden der beiden Längscommissuren zwischen zwei benachbarten Ganglien (*f*) hat — im Einklang mit Polimanti — unmittelbar das Sistieren der koordinierten Gangbewegungen in dem, hinter der Operationsstelle gelegenen Körperteil zur Folge. Nur nach einer Reizung kommt es zu einer Kontraktion des ganzen, hinter der Durchtrennungsstelle sich befindenden Körperteils oder zu einer Bewegung der einzelnen dort liegenden Extremitäten. Im Falle, wenn die Operation nicht allzu nahe dem Vorderende ausgeführt wurde (also z. B. zwischen dem 4. und 5., oder 5. und 6. Abdominalsegment), kann das Tier sich vorwärts bewegen, indem es mit den vor der Wunde gelegenen Beinen normalerweise fortschreitet und den unbeweglichen hinteren Teil nachschleppt. Die Thoracalbeine werden normalerweise in Bewegung gesetzt, dann aber werden diejenigen Beinpaare bewegt, die unmittelbar vor der verwundeten Stelle sich befinden, und nachher geht eine normale Welle der Bewegung von denselben nach vorn. Auf Grund dieser Beobachtung läßt sich die von Polimanti aufgestellte Deutung des Mechanismus der Bewegung erweitern und ergänzen. Es zeigt sich nämlich, daß außer der vom Bewegungscentrum ausgehenden Bahn, die den Bewegungsreiz von vorn bis zum letzten Thoracalsegmente leitet, in den Raupen noch mehrere Bahnen sich befinden, die vom Centrum separat nach den einzelnen Abdominalsegmenten abgehen.

Die Durchtrennung von nur einer Längscommissur zwischen irgendwelchen zwei Ganglien der Kette, oder zwischen dem subösophagealen Ganglion und dem 1. Thoracalganglion (*g*), verursacht keine wesentlichen Störungen der Gangart und hat keinen bedeutenden Einfluß auf die Bewegungsrichtung. Die hinter der Durchtrennungsstelle gelegenen Beine, deren Bewegung zu einem normalen, in gerader Richtung ausgeführten Gange führen kann, erfahren jedoch eine Veränderung in ihrer Stellung. Sie werden namentlich auf diese Weise verschoben, daß eine, ihre Enden verbindende Linie nicht senkrecht zu der Längsachse der Tiere (wie bei normalen Larven), sondern schräg, und zwar mit Senkung nach der operierten Seite, verläuft. Eine Umbiegung der hinteren Körperhälfte nach der nicht operierten Seite, welche während des Anheftens der Nachschieber bei dem Fortschreiten zustande kommt, stellt auch eine charakteristische Folgeerscheinung der Durchtrennung einer von den Längscommissuren dar. Die trotzdem fast normale Bewegungsart zeigt, daß die Leitungsbahnen, die den Reiz von dem Unterschlund-

ganglion führen, in den Ganglien und sogar in dem unteren Schlundganglion, d. h. in dem Bewegungscentrum selbst, einer partiellen Kreuzung unterliegen.

Die Erforschung der Bedeutung des Nervensystems der Raupen für den komplizierten Vorgang der Nahrungsaufnahme ist recht schwierig, weil die Operationen des Gehirns in dem harten Chitinschädel immer mit dem Durchschneiden der mächtig entwickelten Kaumuskeln verbunden sind. Bei der Entfernung des Unterschlundganglions (während welcher die Muskulatur keine Läsionen erleidet) fällt die Bewegung der Mundteile gänzlich aus; hingegen nach der Entfernung des Gehirns, was immer nach einer Durchschneidung von mehreren Muskeln geschehen kann, bleibt ein, obwohl schwaches, Bewegungsvermögen der Mundteile erhalten. Das Bewegungscentrum für die Mundteile liegt demnach in dem Unterschlundganglion. Nur der Epipharynx, welcher von dem Gehirn die Nerven erhält, bewegt sich nach dem Ausschneiden des Unterschlundganglions, bleibt aber unbeweglich bei den gehirnlosen Tieren. Die starken Läsionen der Muskulatur — welche die Funktion der Kauwerkzeuge stören — erlauben keine sicheren Schlüsse betreffs der Funktion des Gehirns als Sitz der Freßlust oder der Erkennung der Nahrung zu ziehen; einige Beobachtungen, die wir hier nicht eingehender schildern wollen, scheinen jedoch dafür zu sprechen, daß sich im Gehirn das betreffende Centrum befindet.

Die Mechanik des Ausstoßens und der Formation der Kotballen hängt vorwiegend von dem letzten Nervenganglion ab. Ohne Kopfganglien (vgl. das Schema *c* und *d*), ohne ein (*e*) oder mehrere (*h*) Ganglien der Kette wird diese Funktion normalerweise ausgeführt. Nach der Entfernung des letzten Nervenknötens (*i*) werden die Kotballen nicht geformt, die Entleerungen kommen nicht zustande und die Raupen gehen bald zugrunde.

Die Erforschung des Einflusses des Nervensystems auf die Prozesse der Metamorphose bildete eine der Hauptaufgaben meiner Untersuchungen. Es hat sich gezeigt, daß die Prozesse der Häutung, der Verpuppung und endlich der Imagobildung bei den Tieren, denen einzelne Ganglien der Bauchkette entfernt wurden, ferner bei denjenigen, denen Commissuren zwischen irgendwelchen Ganglien, sei es den thoracalen oder den abdominalen durchschnitten wurden, und sogar bei den gehirnlosen und des unteren Schlundganglions entbehrenden Tieren gänzlich normalerweise verlaufen. Alle metamorphotischen Prozesse verlaufen in ganz normalen Zeitabständen und werden weder verlangsamt noch beschleunigt; es zeigt sich demnach, daß die Metamorphose der Schmetterlinge völlig unabhängig von der Funktion ihres Nervensystems ist. Einige Operationen, so z. B. das Ausschneiden der drei Thora-

calganglien, können rein mechanisch den sonst vollständig normalen Verlauf der Metamorphose verhindern. Die Schmetterlinge können nämlich im letzten Falle die Puppenhaut nicht selbständig verlassen, weil ihnen die Bewegung der Extremitäten unmöglich ist. Ein Hindernis bildet oft bei den nacheinanderfolgenden Häutungen das Blutgerinnsel, welches sich an der operierten Stelle bildet und das alte Integument fest mit dem neugebildeten verbindet.

Aus den operierten Raupen bilden sich normal aussehende und normal gefärbte Puppen aus, die jedoch trotz des Mangels irgendwelchen Teiles des Nervensystems mit dem Abdomen ebenso wie die normalen sich zu bewegen imstande sind. Sogar ohne drei Thoracalganglien, ohne Gehirn, oder ohne das untere Schlundganglion führen die Puppen pendelnde oder kreisförmige Bewegungen mit dem Abdomen oder mit dem Vorderkörper aus, je nachdem ob sie vorn oder hinten festgehalten werden.

Die recht seltsame Erscheinung, daß trotz des Mangels der einzelnen Teile des Nervensystems die Puppen doch ihre Bewegungsfähigkeit nicht einbüßen, läßt sich auf Grund zweierlei Annahmen verständlich machen. Zuerst scheint es möglich, daß die Muskelfasern, die ihre Irritabilität trotz Mangels der nervösen Centren behalten, mechanisch zu Kontraktionen gereizt werden, und zwar kommt hier als wichtiger Faktor die Steifheit des Puppenchitins in Betracht. Die in einem Segmente zustande kommende Kontraktion der Muskeln verursacht die Bewegung eines Segmentes. Dadurch wird aber ein Druck oder ein Stoß auf das Chitin des benachbarten Segmentes ausgeübt, wodurch seine Muskeln wiederum in den Zustand der Kontraktion versetzt werden. Durch diese nacheinander folgenden Anstöße, die sich von Segment zu Segment infolge der Steifheit des Chitins rasch propagieren, kommt schließlich die scheinbar regelmäßige und koordiniert verlaufende Bewegung des ganzen Puppenkörpers zustande.

Wohl möglich ist es aber, daß während der Metamorphose, im Momente, in dem sich die Bewegungsart des Tieres an einzelnen Stadien der Verwandlung verändert, zugleich nicht nur der Verlauf der Leitungsbahnen, sondern auch die Funktion der nervösen Centren einer wesentlichen Veränderung und Verlagerung unterliegt, und zwar daß in jedem Segment ein separates Centrum für die Bewegungen des betreffenden Körperteils existiere.

Für diese zweite Erklärungsweise spricht der Umstand, daß die Imagines, welche aus den, des unteren Schlundganglions entbehrenden Raupen sich entwickeln, zu normalen Bewegungen der Beine befähigt sind.

Im Moment der Publikation dieser vorläufigen Mitteilung sind

meine Beobachtungen noch nicht vollständig abgeschlossen, da aus den operierten Raupen noch nicht alle zu Schmetterlingen entwickelt sind. Ich hoffe erst in der definitiven Arbeit, in der auch die Literatur nähere Berücksichtigung finden wird, über alle Details ausführlicher zu berichten.

Vorliegende Untersuchungen wurden im Zoologischen Laboratorium der Jagellonischen Universität zu Krakau ausgeführt; Herrn Prof. M. Siedlecki will ich hiermit meinen aufrichtigen Dank für das rege Interesse an meinen Untersuchungen aussprechen.

2. Zur Kenntnis der Regenerationsfähigkeit der Puppenflügelanlagen von *Tenebrio molitor* und einige Bemerkungen über die theoretische Bedeutung der Befunde.

Von Jar. Kříženecký in Kgl. Weinberge, bei Prag.

(Mit 3 Figuren.)

eingeg. 6. August 1912.

Über die Regenerationsfähigkeit der Insektenflügel haben wir bisher nur spärliche Nachrichten. Die erste diesbezügliche, von Tornier (1901a) unternommene Arbeit, betrifft mehr die Teratologie als Regeneration. Bedeutungsreichere Untersuchungen unternahmen Megušar, Werber, Kammerer, Meisenheimer und Janda.

Megušar (1907) und Meisenheimer (1908) stellten die Regenerationsfähigkeit der schon in den frühesten Stadien abgenommenen Flügelanlagen bei den Holometabolen fest, nach ihnen Janda (1910) für die Hemimetabolen; alle drei Forscher stimmen darin überein, daß auch die total exstipierten Anlagen regenerieren, und zwar, daß sie ein Regenerat ausbilden, welches, die einzelnen Elemente betreffend, ganz einem normalen gleich ist und von diesem nur in der Größe abweicht. Außerdem stellten die Beobachter fest, daß die Größe des Regenerats proportional ist der Zeit zwischen Operation und dem Ausschlüpfender Imago; Meisenheimer und Janda bestätigten noch, daß die Klarheit und die Differenzierung der Strukturen mit der Distallänge von der Insertion sich vermindert. Megušar konnte diesen Umstand nicht untersuchen, weil er mit *Tenebrio*-Larven experimentierte: bei deren Imagines gibt es keine große Flügeloberfläche, und außerdem ist diese von einer sehr einfachen Struktur, während die beiden vorigen Autoren Objekte hatten, die zu solchen Untersuchungen geradezu herausforderten — Janda *Aeshna cyanea* (Odonata) und Meisenheimer *Oeneria dispar* (Lepidoptera); Megušar beobachtete aber eine Erscheinung, die wieder die zwei vorigen Forscher nicht gefunden hatten, das heißt eine «kompensatorische Regulation» zwischen dem operierten Flügel und dem entsprechenden Fuße.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [40](#)

Autor(en)/Author(s): Kopec Stefan

Artikel/Article: [Über die Funktionen des Nervensystems der Schmetterlinge während der successiven Stadien ihrer Metamorphose. 353-360](#)