

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. E. Selenka**

Professoren in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXI. Band.

15. Oktober 1901.

Nr. 20.

Inhalt: v. Linden, Die Flügelzeichnung der Insekten. — Rabes, Ueber Transplantationsversuche an Lumbriciden. — Plateau: Nouvelles recherches sur les rapports entre les Insectes et les fleurs. — Reinke, Grundzüge der allgemeinen Anatomie.

Die Flügelzeichnung der Insekten.

Von **Dr. Gräfin v. Linden.**

Mit besonderer Berücksichtigung der Zeichnung der Lepidopteren. Ihre Entwicklung, ihre Ursachen und ihre Bedeutung für den verwandtschaftlichen Zusammenhang der Arten.

Die Untersuchungen, welche den Gegenstand dieser Abhandlung bilden, werden in den Annales des sciences naturelles zur Veröffentlichung kommen und ich beschränke mich darauf, hier nur die Zusammenfassung der Hauptergebnisse mitzuteilen.

Der größere Teil dieser Arbeit beschäftigt sich mit der Entwicklung der Flügelzeichnung der Schmetterlinge in der Puppe: mit der Ontogenese der Zeichnung. Vorarbeiter auf diesem Gebiet waren C. Schäffer, van Bemmelen, Erich Haase und Urech, die es sich zur Aufgabe gemacht hatten, festzustellen, ob die Flügelzeichnung der Falter während des Puppenlebens allmählich entstehe, oder plötzlich auftrete und sich bis zum Ausschlüpfen der Imago unverändert erhalte. Die Ergebnisse dieser ersten Untersuchungen waren sehr verschieden, so dass die Frage offen blieb. Meine ersten Studien über Schmetterlingszeichnung bestätigten indessen die Ansicht van Bemmelen's, denn es ergab sich, dass bei einer Reihe von Lepidopteren (*Papilio podalirius*, *machaon*, *Thais polyxena*, *Vanessa levana*, *urticae*, *polychloros*) die Puppenzeichnung bei ihrem ersten Auftreten in wesentlichen Punkten von derjenigen des ausgefärbten Falters abweicht. Dasselbe wurde gleichzeitig für die Entwicklung der Zeichnung von *Callosamia prometha* L. und *Danais plexippus* Fab. durch A. G. Mayer festgestellt.

Es hatte sich ferner auf Grund meiner ersten Untersuchungen ergeben, dass die Aufeinanderfolge der verschiedenen Zeichnungstypen, wie wir sie in der Schmetterlingspuppe beobachten, für den phylogenetischen Zusammenhang der Formen von Bedeutung ist, und ich kam zu der Ueberzeugung, dass der Falter während seines Puppenlebens bezüglich seiner Flügelzeichnung ein Stück Stammesgeschichte durchläuft. Damit aber wurde für die Schmetterlinge bewiesen, was für höhere Tiere schon längst feststehend war, dass das biogenetische Grundgesetz auch in der Entwicklung der Tierzeichnung zur Geltung gelangt. Mit dem biogenetischen Grundgesetz fand gleichzeitig das Eimer'sche Zeichnungsgesetz seine Bestätigung, denn es ergab sich übereinstimmend, dass die Zeichnungselemente nur an ganz bestimmten Stellen im Flügel aufzutreten pflegen, dass dieselben bei ihrem ersten Erscheinen stets eine zur Körperaxe parallele Lage einnehmen und die Neigung besitzen, sich von hinten nach vorne zu verkürzen. Seitliche Verschmelzungen der primären Längsstreifen zu breiteren Bändern, Flecken, oder deren Umbildung zu quer verlaufenden Binden, stellen sich auch während der Ontogenie als sekundäre Erscheinungen dar. Ebenso wie die Art so durchläuft der einzelne Schmetterling in mehr oder weniger charakteristischer Weise den Cyclus, der von Längsstreifung ausgehend zur Fleckung, zur Querstreifung und schließlich zur Einfärbigkeit führt.

Eimer hatte ferner darauf aufmerksam gemacht, dass bei dem ausgewachsenen Falter nicht immer alle Flügelflächen bezüglich ihrer Zeichnung auf derselben Entwicklungsstufe stehen. Er hatte gefunden, dass die Oberseite beider Flügelpaare der Unterseite gegenüber häufig weiter fortgeschritten ist, und dasselbe ergab sich für die Hinterflügel im Vergleich zu den Vorderflügeln. Auch ich fand schon in meinen ersten Untersuchungen, dass die Hinterflügel in ihrer Entwicklung während des Puppenlebens oft viel schneller vorausziehen als die Vorderflügel, um so schneller, je größer die Unterschiede in der Gestalt beider Flügel sind. Auch die Zeichnung der Flügeloberseiten pflegte die der Unterseiten zu überholen und selbst die verschiedenen Teile der Fläche eines und desselben Flügels verhielten sich, was die Wachstumsschnelligkeit der sie bedeckenden Zeichnungselemente betraf, verschieden, und zwar stimmten alle bis dahin untersuchten Formen darin überein, dass sich der Flügelvorderrand und die Flügeladern zu allerletzt ausfärbten. Auch bezüglich der Farbenfolge war ich zu gleichen Resultaten gekommen wie Eimer. Zuerst sah ich auf den Flügeln blassgelbe, gelbe und orangefarbene Töne auftreten neben dem Karmin der *Thais polyxena*, dann folgten rot, rotbraun, schwarz und schließlich blau und grün, beides sehr häufig optische Farben. Es machten sich somit nicht nur bei der Umbildung des Zeichnungsmusters, sondern auch bezüglich des zeitlichen Auftretens

der verschiedenen Farben selbst ganz bestimmte Entwicklungsrichtungen geltend, was übrigens schon früher von Urech beobachtet worden war.

Meine ersten Untersuchungen hatten also gezeigt, dass die Puppenzeichnung des Schmetterlingsflügels veränderlich ist, dass sie sich nach ganz bestimmten Richtungen umbildet, dass diese Entwicklungsrichtungen dieselben sind, die in der phylogenetischen Entwicklung der Zeichnung zum Ausdruck kommen, dass also der Entwicklungsgang der Flügelzeichnung eines Schmetterlings während seines Puppenlebens für seine systematische Stellung von Bedeutung ist, nach Maßgabe des phylogenetischen Grundgesetzes. Ich hatte aber meine Zeichnungsstudien mit einer verhältnismäßig kleinen Zahl hochstehender Formen begonnen, und es war immerhin fraglich, ob der ontogenetische Entwicklungsgang der Zeichnung bei den Angehörigen anderer den Papilioniden und Vanessen fernstehender Familien und Gattungen dieselbe Gesetzmäßigkeit zum Ausdruck bringt. Hierüber konnten nur weitere Untersuchungen entscheiden. Außerdem schien es mir wahrscheinlich, dass durch den Vergleich der Zeichnungsentwicklung einer größeren Anzahl besonders ursprünglicherer Formen auch Anhaltspunkte für die morphologische und physiologische Grundlage der Zeichnung gewonnen werden müssten. Dies war in der That der Fall, aber es ergab sich sehr bald, dass wir das richtige Verständnis für die bei der Untersuchung von Schmetterlingen beobachteten Erscheinungen erst dann bekommen, wenn wir sie mit den Resultaten vergleichen, die sich aus der Prüfung der Zeichnungsmerkmale niederer Insekten ergeben. Es war also notwendig, den ontogenetischen Studien eine vergleichende Untersuchung der Zeichnungsanlage der niedersten Insekten anzureihen. Dies ist im zweiten Teil dieser Arbeit geschehen, und gestützt auf die übereinstimmenden Ergebnisse, die sich in der Zeichnung aller Insekten offenbaren, habe ich, wie wir sehen werden, versucht, in einem dritten Teil den schwierigen Fragen der morphologischen und physiologischen Grundlage der Insektenzeichnung näher zu treten. Die Bedeutung der Zeichnung für die Systematik der Insekten, besonders für die der Schmetterlinge, findet sich im ersten und zweiten Teil und in der zusammenfassenden Uebersicht erörtert, die den Schluss der Arbeit bildet.

Zusammenfassung der Ergebnisse über die ontogenetische Entwicklung der Schmetterlingszeichnung.

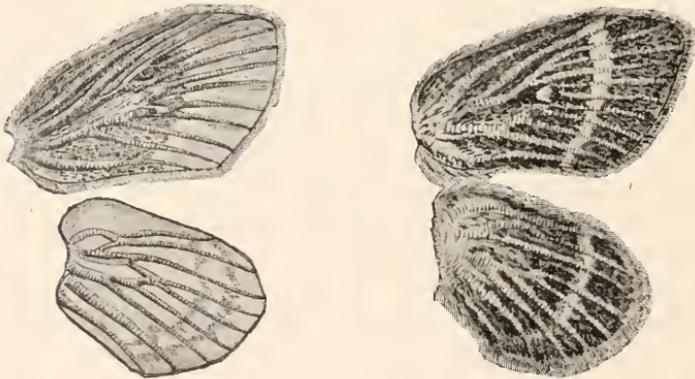
Die Entwicklung der Flügelzeichnung der Schmetterlinge habe ich bis jetzt, wenn ich meine früher schon veröffentlichten Untersuchungen einschließe, an folgenden Formen studiert:

A. *Rhopalocera*: *Thais polyxena* L., *Th. rumina* L., *Papilio podalirius* L., *P. machaon* L., *Thekla quercus* L., *Limenitis sibilla* L., *Vanessa levana*, *V. urticae*, *V. io*, *V. atalanta* L., *Argynnis paphia* L.

B. *Heterocera*: *Deilephila porcellus* L., *Hylophila prasinana*, *Gastropacha quercus* L., *Gastropacha neustria*, *Lasiocampa potatoaria* L., *Platysamia cecropia*, *Drepana falcataria* L., *Harpyia vinula* L., *Notodonta tremula* Cl., *Thyatira batis* L., *Gonophora derasa* L., *Zonosoma linearia* Hb., *Abraxas grossulariata* L., *Rumina luteolata* L., *Eupithecia tamarisciata* Far. Bei allen Schmetterlingen sind die Flügelmembranen zu allererst farblos und durchsichtig und der Flügel selbst zeigt die Farbe des ihn erfüllenden Blutes, er erscheint danach gelblich oder grünlich. Gelb gefärbt sind die Mehrzahl der Rhopaloceren und auch



Eupithecia tamarisciata.



Gastropacha quercus.

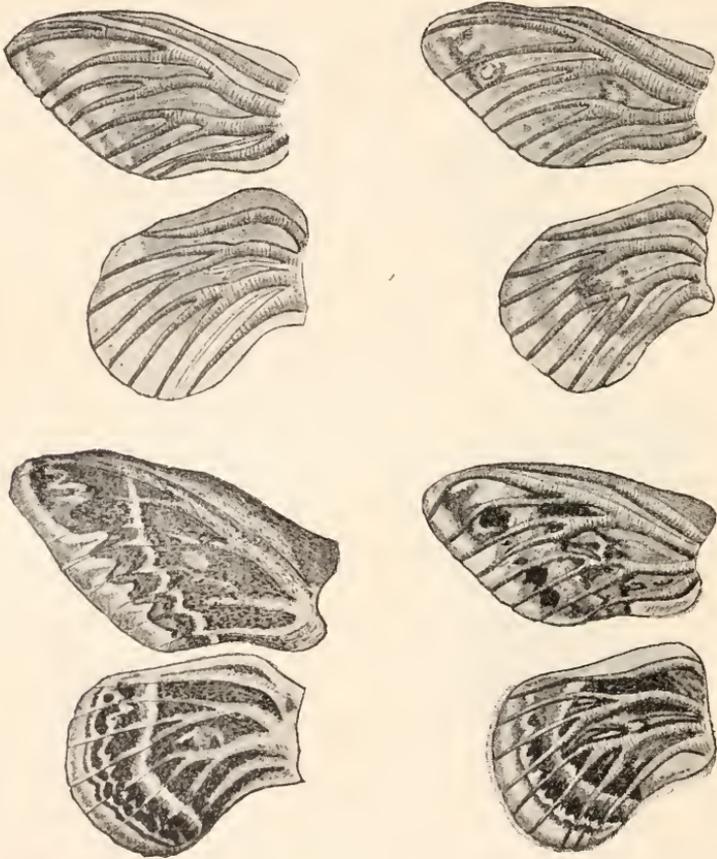
sehr viele Heteroceren, grünes Blut enthalten die meisten Spanner. Sehr bald füllen sich indessen die Epithelzellen, die die Flügelmembranen bilden, mit kleinen zuerst farblosen oder leicht gelbgrünlich getönten Körnchen an, die durch ihr sehr starkes Lichtbrechungsvermögen auffallen und aus denen ich bei *P. podalirius* durch Behandlung mit konzentrierter Salzsäure typische Harnsäurekrystalle erhalten habe. Diese ein harnsaurer Salz (harns. Ammoniak) darstellenden Körnchen; befinden sich indessen nicht nur in den Zellen des Flügels, auch das übrige Körperepithel ist von ihnen erfüllt und es sei schon jetzt darauf hingewiesen, dass neben den Flügelzellen die Körperepithelzellen in der Umgebung der Stigmen am dichtesten von ihnen besetzt sind. Je

weiter die Puppe sich entwickelt, desto mehr nehmen die Körnchen einen entschiedenen Farbenton an, der sich in allen Abstufungen von grüngelb nach gelb, gelbgrau, gelbbraun, braunschwarz, rosa, karminrot, zinnberrot vorfindet. Die Färbung, die der Flügel durch diese meist immer noch im einzelnen sehr hell pigmentierten Körnchen erhält, wird öfters noch dadurch verstärkt, dass auch die Membran des Flügels, und wenn schon Schuppen vorhanden sind, deren Stiele selbst den Farbstoff in diffuser Verteilung enthalten. Die Schuppen selbst sind zuerst stets farblos und durchsichtig, aber nach kurzer Zeit sehen wir auch in ihnen dieselben lichtgelben Pigmente auftreten, die zuerst nur den Inhalt ihrer Mutterzelle bildeten. Die Körnchen sind in den Schuppen anfangs nur dünn verteilt, die Schuppe erscheint dann hell gefärbt, je größer indessen ihre Zahl wird, um so tiefer wird der Farbenton der Schuppe. Auch die Schuppenhaut kann wie die Flügelmembran außerdem noch diffus gefärbt sein, so dass die Gesamtfärbung noch dunkler erscheint.

Bei den niederen Formen, wie z. B. verschiedenen Spannern, *Rumina luteolata* L., *Eupithecia tamarisciata*, färben sich sämtliche Schuppen gelb, ehe eine Zeichnung sichtbar wird. An manchen Stellen der Flügel treten indessen schon frühzeitig dunklere Schattierungen auf, so besonders am Flügelvorderrand, in der Umgebung der Adern, ohne dass indessen dadurch immer eine deutliche und bleibende Zeichnung zu stande käme. Was bei den niederen Formen sehr häufig beobachtet wird, ja vielleicht die Regel ist, kommt aber auch ab und zu bei höher differenzierten Arten, z. B. bei *P. podalirius*, bei verschiedenen Bombyciden etc. vor. Auch hier finden wir, dass die Flügel auf früherer Entwicklungsstufe vollkommen gleichartig pigmentiert sind.

Indem nun ein Teil dieser erst gelb gefärbten Schuppen einen dunkleren Ton annimmt, entsteht eine Zeichnung, eine Musterung der Flügelfläche. Bei den Spannern können wir diesen Uebergang der ursprünglichen Grundfarbe in die Farbe der Zeichnung besonders gut verfolgen. Die Binden erscheinen hier zuerst dunkelgelb, werden hierauf bräunlich und schließlich schwarzbraun. Bisweilen nehmen sie auch einen mehr grauen und dann grauschwarzen Ton an. Da sich innerhalb dieser Heterocerengruppe die Verfärbung ziemlich langsam vollzieht, so lässt sich der Prozess leicht von Stufe zu Stufe verfolgen. Am dunkelsten sind stets die Spitzen der Schuppen, es folgen dann ihre mittleren und schließlich ihre basalen Teile. Die Zeichnungsfarbe der meisten Spanner ist braun, die Grundfarbe gelb bis gelbbraun; dunkelt diese erheblich nach, so geht sie unter Umständen in die Zeichnungsfarbe über und kann auf diese Weise bei dem einen oder andern Falter Zeichnungselemente, die für gewöhnlich getrennt sind, zum Verschmelzen bringen.

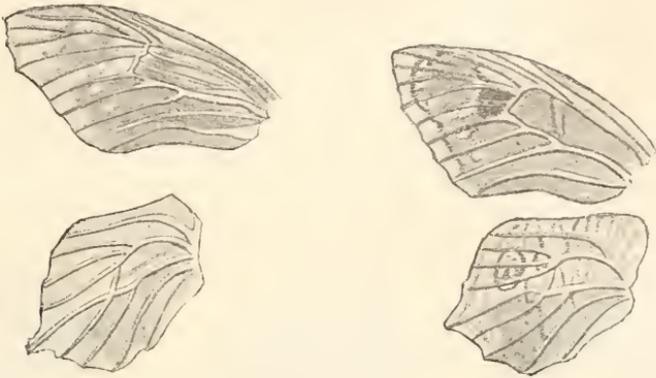
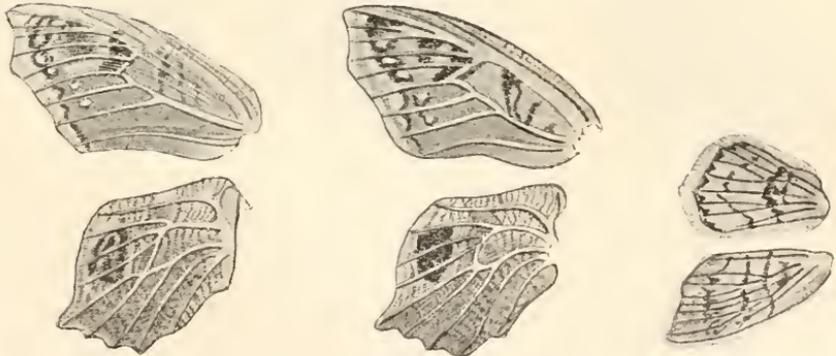
Bei den höher stehenden Schmetterlingen treffen wir im Gegensatz zu dem, was bei den niedersten Gruppen Regel ist, meistens graue und schwarze Töne als Zeichnungsfarbe an, die sich dann von einem hellgelben, roten, bis rotbraun gefärbten Grund abheben. Eine große Anzahl der Spinner verhält sich bezüglich ihrer Färbung und Zeichnung wie die Spanner und meistens besitzen diese Formen dann auch grünes Blut. So beobachten wir z. B. bei *G. quercus* und *L. potatoia*,



Platisamia cecropia.

dass die bräunlichen Binden der Zeichnung direkt aus der Grundfarbe hervorgehen. Anders ist es beim Segelfalter, der ja bezüglich seiner anfänglich sehr gleichmäßigen Gelbfärbung auch an niedere Formen erinnert: hier schlagen die Schuppen an den Stellen, wo Bänder auftreten, ziemlich plötzlich von lichtgelb in grau um, ohne Zwischentöne zu durchlaufen. Der Falter giebt uns ein sehr gutes Beispiel für abgekürzte Entwicklung. Noch viel auffallender tritt uns diese Erscheinung entgegen bei der Entwicklung der Vanessen-, Thais- und Argynnis-

Zeichnung, auch schon bei *P. machaon*. Hier treten nicht nur die Farben der dunkeln Binden ganz plötzlich auf einem gleichmäßig gefärbten Grund hervor, hier erfahren auch die Schuppen selbst, die die Zeichnungsfarbe tragen, eine erhebliche Abkürzung ihres Entwicklungsganges. Dadurch aber, dass die Schuppen der Zeichnung sich hier später zu entwickeln beginnen als die der Grundfarbe, und dass sie bis in die letzten Stadien des Puppenlebens auf niedriger Farben-

*Vanessa io.**Vanessa io.**Zonosoma linearia.*

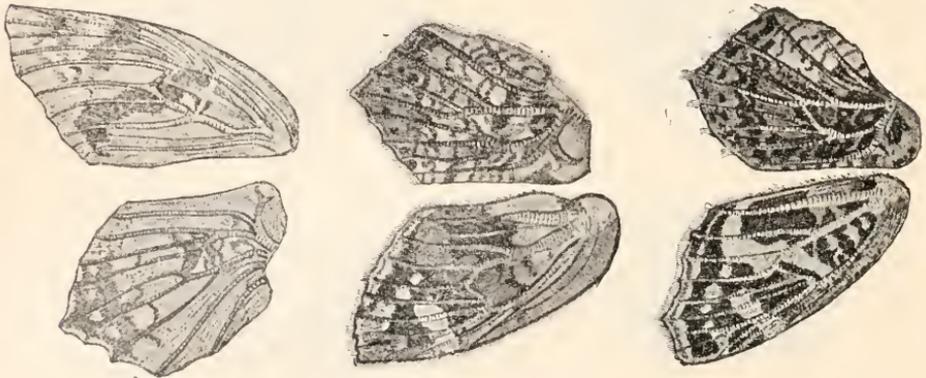
stufe stehen bleiben, entsteht schon sehr früh eine Musterung des Flügels, aus der sich die spätere Zeichnung des Falters erkennen lässt.

Auf allen Schmetterlingsflügeln, die mehrere Farben tragen, sehen wir die helleren Töne den dunkleren vorangehen, so folgen sich z. B. bei *Thais*arten: gelb, orange, karmin, schwarz; bei *Vanessen*: gelb, rotgelb, rot, rotbraun, schwarz; und es gilt sowohl für die orange-, zinnober- und karminroten Schuppen als auch für die schwarzen, dass sich die dunkleren Töne von der Schuppenspitze nach der Schuppenbasis verbreiten. Dieses Fortschreiten der Flügelfärbung von helleren

Tönen zu dunkleren ist so regelmäßig, dass wir die Färbung geradezu als einen Maßstab für die Entwicklungsstufe des Schmetterlings betrachten können.

Würden alle Schuppen eine und dieselbe Entwicklungsstufe in ihrer Färbung erreichen, so entstünden einfärbige Flügel, bunt gezeichnete Flügel kommen nur dadurch zu stande, dass ein Teil der Schuppen in seiner Entwicklung stehen bleibt, während andere noch weiter fortschreiten. Die verschiedenstufige Entwicklung, die Heterepistase, ist somit auch hier wieder der Grund so vieler Mannigfaltigkeit.

Wir haben nun die Regeln kennen gelernt, nach welchen sich die erste farbige Differenzierung der Flügeloberfläche bei Schmetterlingen vollzieht und werden zunächst zu erörtern haben, in welchen Zeichnungsformen sich die gefärbten Elemente, die bunten Schuppen auf dem Lepidopterenflügel anzuordnen pflegen. Als erste Stufe einer Flügel-



Vanessa atalanta.

zeichnung finden wir, je nachdem der Schmetterling einer höher oder tiefer stehenden Form angehört, schmalere oder breitere Längsbinden, oder längs verlaufende Fleckenbinden. Nur in seltenen Fällen stoßen wir in frühen Entwicklungsstadien der Flügelzeichnung auf den Adern folgende Querbinden oder Querstreifen. Durch sehr schmale und zahlreiche Längsbinden zeichnen sich hauptsächlich die Puppenflügel der Spanner aus, breitere Binden beobachten wir bei den Spinnern, Schwärmern, Fleckenbinden und zu größeren Flecken verkürzte Binden bei dem hoch differenzierten *P. machaon*, den Vanessaarten, bei *Limenitis sibilla* und *Argynnis paphia*. Bei Spannern, den weniger hoch entwickelten Spinnern und auch bei *P. podalirius* begegnen wir mit dem ersten Auftreten einer deutlichen Zeichnung meist für das bloße Auge ganz zusammenhängenden Längsbinden. Je stärker sich indessen die Adern des Flügels entwickeln und je später die Schuppen an deren Grenzen auftreten, um so öfter

beobachten wir eine durch die Adern in Flecken zerlegte Zeichnung (*Platysamia cecropia*). Im späteren Wachstum vereinigen sich diese Fleckenbinden in kontinuierlichen Längsbinden von geradem oder zackigen Verlauf und eine solche Bindenbildung schildert auch A. G. Mayer als eine sehr häufige Erscheinung in der Puppenentwicklung der Heliconier-Zeichnung.

Bei allen Schmetterlingen, deren Puppenentwicklung ich verfolgt habe, treten die Längsbinden nur selten von Anfang an in ihrer ganzen Länge auf. Sie sind zuerst weit kürzer (*Eupithecia tamarisciata*), wachsen in die Länge, werden aber am Schluss der Puppenentwicklung sehr häufig durch Schuppen der Grundfarbe an ihrem hinteren Ende verkürzt.

Überall besitzen die Längsbinden die Neigung breiter zu werden und seitlich zu verschmelzen, so dass sehr breite Binden, Eimer nannte sie Bandbinden, zu stande kommen (*Platysamia cecropia*). Belege für diese Entwicklungsrichtung finden wir in allen Gruppen sowohl der Tag- als auch der Nachtschmetterlinge.

Schließlich entstehen auf diese Weise einfarbige Formen oder nahezu einfarbige, wie uns die Entwicklung von *Platysamia cecropia* und noch deutlicher diejenige von *Samia promethea* erkennen lässt.

(Fortsetzung folgt.)

Ueber Transplantationsversuche an Lumbriciden.

Von Otto Rabes.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Seit längerer Zeit mit Transplantationsversuchen an Regenwürmern beschäftigt, möchte ich mir erlauben, über diese Versuche, sowie über die ihnen vorangehenden anderer Autoren zu berichten. Was die Benennung „Transplantationsversuche“ betrifft, so wird dieselbe zwar von den Chirurgen für gewöhnlich in engerem Sinne gebraucht, doch erscheint sie auch für die hier vorgenommenen Verwachsungsversuche so bezeichnend, dass ich sie für dieselben beibehalten möchte.

Transplantationsversuche mit größeren Teilstücken von Tieren wurden zuerst von Born an Larven von *Rana*, sodann von Wetzell an *Hydra* angestellt. Im ersteren Falle handelte es sich dabei um Larven, die auf einem sehr frühen Entwicklungsstadium vereinigt wurden, im andern um höchst einfach organisierte Coelenteraten. Auf Anregung Professor Korschelt's führte Joest¹⁾ in umfang-

1) E. Korschelt. Bericht über die von E. Joest angestellten Transplantationsversuche an Regenwürmern. Sitzungsber. d. Ges. zur Beförderung d. ges. Naturw. z. Marburg 1895. — E. Joest. Transplantationsversuche an Lumbriciden. — Morphologie und Physiologie der Transplantationen. Arch. f. Entw. d. Organismen, 1897.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1901

Band/Volume: [21](#)

Autor(en)/Author(s): Linden von Maria

Artikel/Article: [Die Flügelzeichnung der Insekten. 625-633](#)