

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.

(Schluss.)

II.

Die Zeichnung der Neuropteren, Orthopteren, Lomopteren und Dipteren und ihre Beziehungen zur Zeichnung der Schmetterlinge.

Wie verhält sich die Zeichnung der Schmetterlinge zu den Flügelzeichnungen anderer Insekten? Die Erörterung dieser Frage bildet den Inhalt des im folgenden referierten Abschnitts meiner Arbeit und bringt uns, wie mir scheint, dem Verständnis morphologischer Ursachen der Insektenzeichnung im allgemeinen wesentlich näher.

Von den Lepidopteren ausgehend, werden uns in erster Linie die Trichopteren interessieren, deren Flügelzeichnung durch verschieden gefärbte Flügelhaare hervorgerufen wird. Die Flügelhaut pflegt hier farblos bis lichtgrau, die Haare lichtgelb bis goldgelb, braungrau, grau oder weiß zu sein. Es kommen somit nur Töne vor, die wir auch bei Mikrolepidopteren und Spannern am häufigsten finden und als niedere Farben bezeichnet haben. Aus diesem Grund finden sich bei den Trichopteren auch nur wenig in die Augen fallende Zeichnungen. Am häufigsten beobachten wir feine Längsstreifung, da die von der Flügelhaut abstechenden Härchen in Längsreihen angeordnet sind; nicht selten kommt indessen auch durch Zusammenfließen der Streifen Fleckung zu stande. Bei der Gattung *Rhyacophila* ist die Neigung zur Fleckenbildung individuell sehr verschieden und überwiegt stets beim Männchen dem Weibchen gegenüber. Sehr variabel ist die Zeichnung der Hydropsychearten, sie durchläuft alle Stufen von der Streifung und Fleckung zur Netzzeichnung und Einfärbigkeit und es giebt Fälle, wo wir alle Uebergangsstufen auf einem und demselben Flügel beobachten können, so dass z. B. auf Flügelwurzel und Flügelmitte Streifung und Fleckung, am Seitenrand dagegen Netzzeichnung und Einfärbigkeit vorherrscht. Vereinzelt kommt auch die Bildung breiterer Binden, *H. lepida* M.-Sch., vor. Bei *Anabolia pantherina* entsteht im Vorderflügel dadurch eine Querzeichnung, dass in der *cella thyridii* und in der Mitte anderer Flügelzellen helle, haarlose Streifen auftreten. Durch gleichmäßige Netzzeichnung zeichnet sich *Limnophilus hirsutus* aus.

Ganz dieselben Zeichnungstypen beobachten wir indessen auch bei denjenigen Formen, die unbehaarte Flügel haben, bei denen die verschiedenfarbigen Pigmente in der Flügelhaut selbst eingelagert sind.

Neben diesen einfachen Zeichnungsformen finden sich indessen auch solche, die unter den Schmetterlingen nur bei recht hochentwickelten Arten aufzutreten pflegen. Als Beispiel nenne ich *Halesus flavipennis*. Die Flügel dieser Phryganeidenart sind lichtgelb oder farblos, an beiden Seiten jedoch von bräunlichgelben Streifen eingefasst. Auch in der Mittellinie einer jeden Seitenrandzelle verlaufen dunkle Querstreifen, die aus zusammengeflossenen Längsstreifen entstanden sind. Wir können diesen Zeichnungstypus geradezu als Fächerzeichnung dem „Lyratypus“ (Eimer) der Schmetterlinge an die Seite stellen, wenn auch bei den Trichopteren die Umwandlung der Längsstreifen in breitere Querstreifen noch keine so vollkommene ist, wie bei den Lepidopteren. Es ist eine sehr wichtige Erscheinung, dass wir sowohl bei den Trichopteren mit behaarten als auch bei denen mit unbehaarten Flügeln feine Längsstrichelung als ursprünglichste Zeichnung antreffen. Diese Strichelung bildet die Grundlage, auf der sich alle übrigen Zeichnungsformen entwickeln. Durch Verschmelzung dieser Zeichnungselemente erhalten wir breitere Binden, Flecken, Querstreifen, durch Vereinigung der Flecken Netzzeichnung und schließlich einfärbige Flügel. Bisweilen sind die verschiedensten Stufen auf ein und demselben Flügel vertreten, überhaupt macht die Trichopterenzeichnung den Eindruck, noch viel veränderlicher zu sein wie die der Lepidopteren. Diese Variabilität scheint mir von der Zahl der die Zeichnung zusammensetzenden Elementen abhängig zu sein, wenigstens beobachten wir auch bei Mikrolepidopteren mit der Zunahme der Zeichnungselemente größere Veränderlichkeit der Zeichnung, so dass diese Gruppe auch hierin einen ganz hübschen Uebergang zu den Trichopteren bildet. Auf derselben Ursache beruht wohl auch die unvollkommene Symmetrie in der Zeichnung und Aderung der Trichopteren, gegenüber der gleichmäßigen Verteilung der Zeichnungselemente auf den Flügeln der Schmetterlinge.

Während wir bei den Trichopteren fast durchweg höchst unscheinbare, wenig in die Augen fallende Zeichnungen antreffen, beobachten wir bei den Planipenniern neben Gruppen mit nahezu ungefärbten glashellen Flügeln, solche, deren Vertreter in Bezug auf den Farbkontrast ihrer Zeichnung gut den Vergleich mit Großschmetterlingen aufnehmen können. Die Farbstoffe liegen hier überall in der Flügelhaut selbst, ihre Wirkung wird jedoch nicht selten durch gleich pigmentierte der Flügelhaut aufsitzende Borsten und Härchen verstärkt. Neben düsteren heller- oder dunkler braunen Tönen finden wir hier auch leuchtendes gelb und gelbbrot. Sehr unscheinbar gezeichnet sind die Sialiden und Chrysopaarten. Die Pigmentierung beschränkt sich hier fast ganz auf die Flügeladern, besonders auf die Queradern des Flügels. Aber auch alle übrigen Zeichnungsformen, die wir bei den Planipenniern antreffen und die entweder aus feinen kurzen Längs-

streifen, oder aber aus längeren Binden bestehen und ebenfalls größere oder kleinere Fleckchen bilden können, lassen sich auf Pigmentstreifen zurückführen, die auf Queradern oder in deren nächster Umgebung entstanden sind. Diese Strich-Binden oder Fleckzeichnungen sind daher immer zuerst in der Umgebung, d. h. an den Begrenzungen der Adern, am dunkelsten gefärbt. Der Farbstoff, der bei denjenigen Formen, bei welchen nur die Adern selbst gefärbt erscheinen, die

Fig. 1.

Fig. 2.

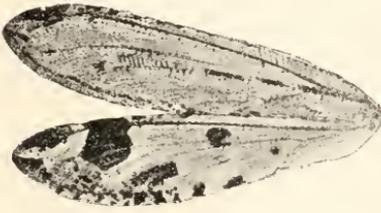


Fig. 3.

Fig. 4.

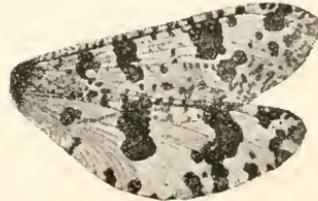


Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 7.



Epithelzellen ihrer Wandungen erfüllt, nimmt bei den reicher gezeichneten Formen auch die benachbarten Epithelien der Flügelmembran ein und verbreitet sich oft bis in die Mitte der Flügelzellen. Nun beobachtet man aber merkwürdigerweise ziemlich häufig, dass, je mehr die Zellen des Flügelepithels pigmentiert werden, die Adern selbst desto mehr an Intensität der Färbung verlieren, so dass wir schließlich statt dunkler Adern auf hellem Grund, helle Adern finden, die durch

schwarzbraune Striche oder Flecken begrenzt sind. Die in der Umgebung oder an Adersehnittpunkten entstandenen Striche oder Flecken werden häufig der Ort größerer Pigmentanhäufungen, und indem sich diese ausdehnen und mit benachbarten Flecken verschmelzen, entstehen aus den Längsstreifen und Fleckchen erster Ordnung breitere Binden oder größere Flecken. Nicht allen Epithelzellen des Flügels kommt indessen in gleichem Maß die Fähigkeit zu, Farbstoff in sich aufzuhäufen. An einzelnen Stellen des Flügels dehnen sich daher die pigmentierten Flecke sehr schnell aus, an anderen teilt sich dagegen der Farbstoff den die Adern begrenzenden und umgebenden Zellen nur langsam mit und wir beobachten, dass auch große Pigmentanhäufungen an einer Stelle des Flügels, das Schwinden der Zeichnung an anderen Stellen nach sich zieht, oder vielleicht richtiger gesagt, mit dem Schwinden der Zeichnung an anderen Stellen Hand in Hand zu gehen pflegt. Sehr geeignete Objekte um diese Verhältnisse zu studieren, bietet uns die Gattung *Myrmeleon*, in der sowohl ganz ursprünglich gezeichnete als auch weit fortgeschrittene Arten vertreten sind (vergl. die Figuren 1—6). Die Verteilung der Binden auf den Flügeln der Myrmeleonen ist durchaus nicht weniger bestimmt als bei den Schmetterlingen. Am häufigsten treten die Binden in der Vierzahl auf. Von diesen vier Binden steht die erste am Seitenrand des Flügels und entspricht ihrer Lage nach der I. und II. Binde der Schmetterlinge. Die zweite befindet sich über der Gabelungsstelle der Radiisektoren und ist durch dieses Verhalten identisch mit V und VI der Schmetterlinge, die dritte liegt auf den Queradern, die die Gabelungspunkte der Cubitaläste verbinden und wird wohl am besten mit Binde VII der Lepidopteren verglichen werden können. Die IV. Binde bildet sich am Gabelungspunkt des ersten Cubitalastes und verlängert sich, indem sie dem Lauf dieses Astes folgt, bis zum Hinterrand des Flügels. Sie entspricht durch ihr Verhalten am meisten der VIII. Binde der Schmetterlinge. Bisweilen finden sich bei Myrmeleonen auch nur zwei Binden (Fig. 5 und 6), in beiden Fällen betrifft die Reduktion die näher der Flügelwurzel stehenden Binden IV und III. Sehr schöne, vollkommen schmetterlingsähnlich gezeichnete Flügel besitzt *Nemoptera cora* (vergl. Fig. 7). Dieselben bilden sich indessen auf die nämliche Weise wie die Binden der Myrmeleonen, treten ebenfalls in der Vierzahl auf und unterscheiden sich nur dadurch, dass sie enger zusammengedrängt sind und einen zackigen Verlauf haben, was indessen beides durch die Größe und Gestalt der Flügel und Flügeladern bedingt wird. Der Vorderflügel von *N. cora* macht den Eindruck eines von der Spitze nach der Wurzel zu zusammengedrückten Myrmeleonflügels, dessen Spitze gleichzeitig etwas nach abwärts gezogen erscheint. Dadurch erhält der Flügel eine gedrungene Gestalt und die vorher leicht gekrümmt verlaufenden Längsadern werden peitschenartig gebogen und

beeinflussen die Lage der Queradern und damit auch den Verlauf der Binden.

Die Verminderung der Bindenzahl durch Verschmelzung von Grundbinden ist charakteristisch für die Gattung *Ascalaphus*, und zwar schreitet die Zeichnung der Hinterflügel in dieser Richtung schneller voran als die der Vorderflügel.

Auch die Flügelzeichnung der Orthopteren hat sowohl, was ihre erste Anlage betrifft, als auch in ihrer Umbildungsweise sehr viel Ähnlichkeit mit derjenigen der Planipennier. Wir finden, dass auch hier und zwar ebenso bei den besonders lebhaft gezeichneten Gruppen der *Orthoptera genuina* wie bei den düster gefärbten *Pseudoneuroptera* pigmentierte Queradern den Ausgangspunkt für alle Zeichnung bilden. Es wird auch hier kürzere oder längere Längsstreifung als die primitivste Zeichnung beobachtet. Die Abhängigkeit der Zeichnung von der Verteilung und Anordnung der Queradern ist besonders auffallend bei den *Saltatoria* und gleich deutlich bei den *Acerididae* wie bei den *Locustilidae* und es kommt vor, dass wir bei den Angehörigen der genannten Familien alle Zeichnungsstufen auf einem Flügel beisammen finden, von der Längsstreifung bis zur Einfärbigkeit. In erster Linie scheinen die Queradern erster Ordnung den Ablagerungsplatz für die Pigmente zu bilden, es folgen in der Ausfärbung die Queradern zweiter Ordnung und die Längsadern, so dass wir allmählich ein Netz von kleinen dunklen Strichen erhalten. Schließlich dehnt sich die Pigmentierung auch auf die von den Arten begrenzten Flügelzellen aus und kann dann zu vollkommener Einfärbigkeit führen. Man beobachtet aber bisweilen auch, dass, sobald in der Mitte der Flügelzellen Pigmentflecke entstehen, die die Adern unmittelbar begrenzenden Teile ihren Farbstoff verlieren und aus einem dunklen Netz mit hellen Maschen verwandelt sich die Flügelfläche in ein helles Netz, dessen Maschen dunkel erscheinen. Auch bei den Orthopteren finden wir, dass die einen Teile der Flügelfläche mehr, die anderen weniger zur Pigmentanhäufung neigen. So entstehen auch hier durch hellere Zwischenbänder getrennte dunkle Binden oder Flecke, die erst durch gegenseitiges Verschmelzen zu einfärbigen Formen zu führen pflegen. Durch die Vereinigung solcher sekundärer Binden entsteht z. B. die Zeichnung der Vertreter der Gattung *Oedipoda*. Es ist indessen nicht ausgeschlossen, dass auch einfärbige Formen, bei besonders gleichmäßiger und intensiver Pigmentbildung, durch Verschmelzen der ursprünglichen Strich- oder Netzzeichnung entstehen können. Die breiteren, sekundären Binden der *Saltatoria*, deren Erscheinen, wie schon erwähnt, auch hier mit dem Auftreten hellerer Bänder Hand in Hand zu gehen pflegt, sind nie so deutlich abgegrenzt, wie die Binden der Planipennier, da bei den ersteren die Elemente der Zeichnung auf den helleren Zwischenbändern viel weniger vollkommen

schwinden, als es bei letzteren der Fall ist. An den Schnittpunkten der Queradern bleiben gewöhnlich dunkle Flecke erhalten, so dass sich die Bänder meist nur undeutlich abheben. Es ist aus diesem Grund auch viel schwieriger, die Heuschreckenzeichnung auf das Schema der Schmetterlingszeichnung zurückzuführen. Die Pigmentbildung ist überhaupt bei den *Saltatoria* viel reicher, die Zahl der Zeichnungselemente ist größer und wir beobachten auch hier, wie sich die Variationsfähigkeit der Zeichnung im selben Maß steigert. Zahl und Lage der Binden ist deshalb ziemlich großen Veränderungen unterworfen, doch stehen sie am häufigsten an der Flügelwurzel (wahrscheinlich Binde X und XI der Schmetterlinge), in der Mitte des Flügels im Bereich der Sektorenverzweigungen (V, VI der Schmetterlinge) und an der Flügelspitze, an den Gabelungspunkten der Sektoren

Fig. 8.



Fig. 9.



Fig. 10.



Fig. 11.



Fig. 12.



Fig. 13.



Fig. 14.



(wahrscheinlich Binde III der Schmetterlinge). Deutlicher als die Beziehungen zwischen Heuschrecken- und Schmetterlingszeichnung sind die, welche zwischen der Zeichnung der Ephemeriden und Schmetterlinge bestehen. In keiner Insektengruppe sehen wir außerdem deutlicher, wie die Zeichnung von den Queradern ausgehend, sich auf die Flügelzellen verbreitet und allmählich auch die Queradern zweiter Ordnung und die Längsadern ergreift, in keiner Familie wird die Abhängigkeit der Zeichnung von der Aderung so deutlich wie bei den Eintagsfliegen. Sehr schön finden wir diese Verhältnisse in Pictets Werk über Ephemeriden veranschaulicht und ich verweise im folgenden auf die Abbildungen, welche ich zum größten Teil diesem Werk entnommen habe. Wir ersehen aus denselben, dass die Verteilung der Binden auf der Flügelfläche bei den Ephemeriden nicht weniger bestimmt ist als bei den Schmetterlingen, wir beobachten indessen auch,

dass die Veränderungen, welche sich während der Metamorphose dieser Insekten in der Zeichnung vollziehen und dass die Geschlechtsdimorphismen im wesentlichen dieselben sind wie dort. Wir sehen z. B. in Fig. 8 eine Imago von *Potamenthus castaneus*. Durch die dunkel gefärbten Queradern erscheint fast die ganze Flügeloberfläche längsgestreift, nur in der Mitte des Flügels fehlen an einer Stelle die Queradern, und hier beobachten wir auch kein Pigment, es ist hier ein helles Band entstanden. Eine ähnliche Abhängigkeit der Zeichnung von der Aderung können wir auch auf den Flügeln des *Subimago* ♂ von *Baëtis fluminum* (Fig. 9) feststellen, und zwar ist es hier die Flügelwurzel, auf der diese Verhältnisse besonders hervortreten. Dieselbe Art zeigt uns, welche Verschiedenheiten zwischen der Zeichnung der männlichen und weiblichen *Subimago* bestehen können. Das Weibchen ist hier einfach längsgestreift oder gestrichelt, während bei dem Männchen bereits die Bildung breiterer Binden begonnen hat und zwar zählen wir auf den Vorderflügeln des ♂ sechs deutliche Längsbinden (Fig. 10). Dem entsprechend ist auch die Verteilung der Queradern bei beiden Geschlechtern eine verschiedene, und zwar so, dass die hellen Zwischenbänder, welche beim Männchen die dunkeln Binden voneinander trennen, der Queradern fast völlig entbehren. Wie bei Schmetterlingen, so beobachten wir auch bei Ephemeriden männliche Präponderanz, wenn es sich um die Entwicklung höherer Zeichnungsmerkmale handelt. Ob diese Erscheinung hier so allgemein ist wie bei den Schmetterlingen, kann nicht entschieden werden, ohne großes Material studiert zu haben.

Gefleckte Flügel finden wir bei *E. guttulata* (Fig. 11), eine dem *Papilio podalirius* nicht unähnliche aus breiteren Bändern bestehende Zeichnung bei der brasilianischen Form *Cloë fasciata* (Fig. 12), eine quergestreifte Art ist uns in *Cloë undata* (Fig. 13) erhalten.

Unter den Perliden und Libelluliden ist die Bildung wenig zahlreicher, breiterer Binden die vorherrschende Entwicklungsrichtung der Flügelzeichnung. Die bevorzugten Stellen für die Ansammlung des Farbstoffes sind Flügelwurzel, Flügelmitte und Flügelspitze (vergl. Fig. 14). Die Wurzelbinde der letzteren entspricht dann in ihrer distalen Portion der vierten Binde der Myrmeleonen, und es scheint mir wahrscheinlich, dass ihr proximaler Teil als eine sekundäre Verbreiterung dieses Bandes aufzufassen ist. Die in der Flügelmitte gelegene, den Nodus bezeichnende Binde entspricht der zweiten Binde von *Myrmeleon* und dem Bindenkomplex V, VI der Schmetterlinge. Die Binde auf der Flügelspitze der Libellen ist identisch mit der ersten Binde von *Myrmeleon* und mit den Binden II oder I, II der Schmetterlinge. Diese erste Binde kann sich bei Libellen bis zum Seitenrand verbreitern.

Wir haben gesehen, dass bei den Schmetterlingen die Zeichnung

auf Vorder- und Hinterflügel desselben Falters sehr verschieden sein konnte. Bei Myrmeleonen ist nun, wie wir bereits erwähnt haben, der Hinterflügel in seiner Entwicklung dem Vorderflügel voraus gewesen, bei Ephemeriden entbehrt er gewöhnlich jeder Zeichnung, bei den Libellen sind beide Flügel identisch gezeichnet. Dieser Uebereinstimmung in der Zeichnung entspricht hier aber eine ebenso große Uebereinstimmung der Gestalt und der Aderung beider Flügel. In diesem ähnlichen Bau der Flügel haben wir wohl überhaupt die Ursache für die ähnliche Zeichnung derselben zu suchen. Entsprechend der geringen Anzahl von Zeichnungselementen ist die Zeichnung der Libellenflügel sehr wenig veränderlich. Wir finden nur zwei Variationsrichtungen: Verschmelzen von Binden durch seitliche Verbreiterung der erwähnten Grundbinden, so dass nahezu einfärbige Formen entstehen und Bindenreduktion, die vollkommen glashelle Flügel zur Folge haben kann. Diese geringe Variabilität der Libellenzeichnung, ihr äußerst bestimmtes Auftreten an denselben Stellen der Flügelfläche in Gestalt einzelner breiterer Binden oder Bindenflecke lässt darauf schließen, dass wir es in der Gruppe der Pseudoneuropteren mit Formen zu thun haben, die auf einer viel höheren Entwicklungsstufe stehen, als es z. B. bei den Ephemeriden der Fall ist.

Bei allen bisher betrachteten Insektengruppen haben wir gesehen, wie sehr die Bildung von Längsstreifung von dem Vorhandensein der Queradern abhängig ist. Unter den Homopteren geben uns indessen die Cicaden ein Beispiel, aus dem wir schließen müssen, dass Zeichnungen, die bei ihrem ersten Auftreten an die Gegenwart von Adern gebunden waren, bestehen bleiben können, selbst wenn die sie ursprünglich bedingenden Adern im Flügel der *Imago* rückgebildet und verschwunden sind. Bei den Fulgorinen finden wir noch zahlreiche Queradern und gleichzeitig, wie es bei ursprünglichen Formen zu erwarten ist, eine aus kürzeren oder längeren mehr oder weniger zu Binden vereinigten Strichen bestehende Zeichnung (Fig. 15). Bei den Cicadinen schwinden die Queradern bis auf wenige ganz und hinterlassen nur kleine Querfältchen auf den Flügeln der Imagines. Die Elemente der Zeichnung, die bei den Fulgorinen noch den Queradern entsprachen, stehen hier in gleicher Beziehung zu den Flügelfalten. So bleibt z. B. bei der abgebildeten *Platypleuraspecies* (Fig. 16) sehr schön die aus schmalen Längsstrichen bestehende Zeichnung erhalten. Bei dieser Form tritt aber auch schon die sehr ausgesprochene Neigung zur Bindenbildung hervor an bestimmten Stellen des Flügels, d. h. da, wo Queradern auch im Flügel der *Imago* erhalten bleiben. Von diesen Binden liegt die erste (I der Schmetterlinge) auf dem Seitenrand des Flügels und setzt sich aus einer Reihe dunkler Flecken zusammen, die sich an den Endpunkten der Längsadern befinden. Die zweite Binde wird in ihrer Lage durch eine Reihe von Queradern bestimmt,

die die Seitenrandzellen nach innen begrenzen. Sie ist sehr beständig in ihrem Auftreten und erinnert darin, wie auch in ihrer Lage, an Binde III der Schmetterlinge. Die dritte Binde, die wir wohl mit V, VI der Schmetterlinge vergleichen können, verläuft wie auch meistens die zweite Cicadenbinde im Zickzack und liegt über den durch Queradern verbundenen, eine gebrochene Linie darstellenden Aesten der Radialader. Wie bei den Libellen, so finden wir, dass sich auch die

Fig. 15.



Fig. 16.

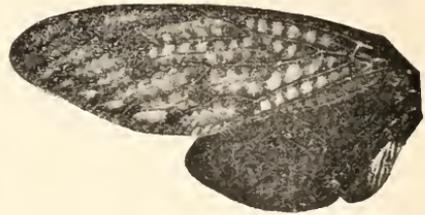


Fig. 17.

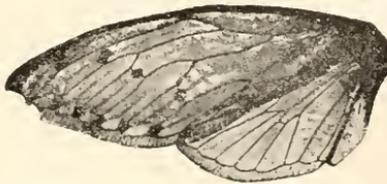


Fig. 18.



Fig. 19.



Zeichnung der Cicaden nach zwei entgegengesetzten Richtungen entwickelt. Auf der einen Seite entstehen nahezu vollkommen einfarbige Formen (*Tosena*, *Tacua*, *Topha* [Fig. 17—19]), auf der anderen finden sich Arten, deren Flügel farblos und durchscheinend werden. Am längsten erhält sich das Pigment bei den Angehörigen dieser letzteren Reihe auf den für die Bindenbildung günstigen Stellen, besonders an Gabelungspunkten und an Endpunkten von Adern.

Unter den Dipteren finden wir verhältnismäßig nur wenige, die eine deutliche Flügelzeichnung aufweisen. Die am häufigsten vor-

kommenden Zeichnungen bestehen bei allen Fliegen aus einer Pigmentierung der Queradern und der Flügelhaut in deren nächster Umgebung. Daraus folgt, dass die Zeichnungselemente hier gewöhnlich nur wenig zahlreich sind, entsprechend der Reduktion des Flügelgeäders. Es kommen indessen, ähnlich wie ich es für die Cicaden erwähnt habe, auch innerhalb von Flügelzellen pigmentierte Flecke an Stellen vor, wo jetzt für gewöhnlich beim fertigen Insekt keine Queradern mehr zu beobachten sind. Wenn wir aber eine größere Anzahl von Individuen vergleichen, so zeigt es sich, dass bei dem einen oder anderen Insekt gerade da, wo die Pigmentflecke auftreten, noch Rudimente von Queradern erhalten sind, die uns wieder beweisen, dass die Zeichnung auch hier einst mit der Aderung in enger Beziehung gestanden hat und wahrscheinlich auch jetzt noch auf einer früheren Stufe der Ontogenie mit ihr in Beziehung steht. Außer im Bereich von Queradern lagert sich der Farbstoff mit Vorliebe an den Enden der Längsadern und an den Verzweigungsstellen von Adern ab, ein Verhalten, was dem bei den anderen Insekten beobachteten vollkommen entspricht. Den größten Teil der gezeichneten Arten bilden Fliegen, bei denen die Längsstreifung (Queraderzeichnung) vorwiegt. Da, wo die feineren und kurzen auf Queradern angelegten Längsbinden miteinander verschmelzen, erhalten wir im Maximum fünf breitere Längsbinden, die ihrer Lage nach in folgender Weise auf das Schema der Schmetterlingszeichnung zu beziehen sind. Die erste Binde verläuft am Seitenrand des Flügels und entspricht je nach ihrer Ausdehnung den Binden I oder III der Schmetterlinge. Die zweite beginnt an der Gabelungsstelle der ersten Rand- oder Subcostalader, ist in der zweiten Cubitalzelle und ersten Hinterrandzelle unterbrochen, um sich an den die Discoidalzelle nach außen begrenzenden Queradern fortzusetzen. Die Binde reicht manchmal bis zum Endpunkt der fünften Längsader und entspricht wohl der Binde III der Schmetterlinge. Die dritte Binde bildet die beiderseitigen Begrenzungen der die Basalzellen abschließenden Queradern, sie verläuft im Zickzack, um ebenfalls am Ende der fünften Längsader zu endigen und entspricht ihrer Lage nach den Binden V, VI der Schmetterlinge. Die vierte Binde beginnt über der Querader, welche die Verbindung der Subcostalis und des Radius darstellt, sie ist in der hinteren Basalzelle unterbrochen, wird aber in der vierten Hinterrandzelle durch einen grauen Fleck, der fast bis zum Endpunkt der sechsten Längsader reicht, angedeutet. Die vierte Binde wird durch einen Fleck über der hinteren Querader und einen weniger dunkeln über dem Endpunkt der siebenten Längsader bezeichnet. Dieses Schema gilt für die Zeichnung der meisten *Tipulae rostratae*, soweit keine zu großen Verschiebungen im Geäder vorkommen. Bei *Tipula maculata* sind nur noch drei Binden vorhanden, weil das die Basalzellen und die Discoidalzelle abschließende Queradersystem

soweit nach außen geschoben ist, dass an der Flügelspitze ein drei Binden umfassender Pigmentfleck entsteht. Hier ist außerdem der ganze Vorderrand einfarbig geworden, was wahrscheinlich darauf zurückzuführen ist, dass Costalis und Subcostalis durch zahlreiche kleine Fältchen, Reste früherer Queradern, verbunden sind. Sehr häufig beobachten wir auch Bindenverkürzungen und Schwinden der Zeichnung bis auf ein am Ende der Subcostalis gelegenes der dritten Binde entsprechendes Randmal. Wir sehen nur in wenigen Fällen, dass der Farbstoff größere Teile der Flügelfläche einnimmt. Eigentümlich ist die Augfleckbildung bei *Limnobia picea*. Statt fünf Längsbinden stehen hier im Flügel ebensoviele Reihen von Augflecken. Sie bilden sich stets am Gabelungspunkt der Adern und stellen meist einen Kreis mit dunkeln Fleck oder Strich als Centrum dar. Die Augfleckbildung beginnt gewöhnlich am Flügelvorderrand über dem Endpunkt oder dem Gabelungspunkt der Subcostalis. Dadurch, dass der Flügelvorderrand durch Zusammenfließen der Binden dunkel pigmentiert wird, während sich gleichzeitig die ganze fünfte Längsader färbt und Binde III erhalten bleibt, entsteht die Zeichnung von *Limnobia rivosa* L., die aus einem hellen dunkelumränderten Dreieck besteht.

Aber auch bei den *Brachycera* und *Muscariae* sind alle vorkommenden Zeichnungsformen auf ein aus 4—5 Binden bestehendes Schema zurückzuführen; sehr schöne Uebergänge, um dies nachzuweisen, finden sich in den Gruppen der *Sciomyzinae* und *Tetanocerinae*. Die Verschiedenheiten in der Zeichnung der Mücken und Fliegen kommen nur dadurch zu stande, dass bei den Fliegen die Pigmentproduktion eine größere ist als bei den Mücken, daher finden wir dort Netzzeichnung, breitere Bänder und sogar einfarbige Flügel, während die Mückenzeichnung aus feinen Streifen oder nur aus Flecken besteht. Wichtig ist aber, dass sich in beiden Gruppen die Zeichnungsmerkmale auf schmale Längsstreifen zurückführen lassen, die ursprünglich über Queradern entstanden sind. Die Pigmentierung der Längsadern ist eine sekundäre Erscheinung, ebenso die Verkürzung der Binden, die oft mit einer Verschmelzung derselben am Vorderrand Hand in Hand geht.

Bei der Mehrzahl der Dipteren wird die Zeichnung allein durch Färbung der Flügelhaut hervorgerufen, nur in einem Fall fand ich, dass dunkelgefärbte Haare die Zeichnung des Flügels verursachen. Die Farben, die ich bei Dipteren beobachtet habe, waren: grau, graubraun, braun und braunschwarz. Wie bei den Trichopteren, so bilden sich die Farben in der Flügelhaut auch bei den Dipteren erst nach dem Ausschlüpfen, unmittelbar nach der Verwandlung pflegen die Imagines weißliche oder lichtgraue Flügel zu haben.

Die ursprünglichste Zeichnung, die bei den Dipteren angetroffen wird, unterscheidet sich von der Neuropteren- und Orthopterenzeichnung besonders dadurch, dass entsprechend dem reduzierten Zwischengeäder dieselbe aus viel weniger Elementen gebildet wird.

Die Dipteren schließen sich darin am meisten den höheren Formen der Homopteren, den Cicaden an. Im übrigen verläuft die Umbildung dieser primitiven Zeichnungen bei den Zweiflüglern in denselben Bahnen wie bei den übrigen Insektengruppen. Die Vereinigung der Längsstreifchen zu Netzzeichnungen, die Bildung von Pigmentanhäufungen innerhalb dieses Netzwerkes, das Zustandekommen breiterer Binden an den Stellen reichster Aderverzweigungen, das Verschmelzen der Binden und die Bildung einfärbiger Formen, oder die Verkürzung von Binden sind Erscheinungen, die wir in jeder der genannten Ordnungen verfolgen können. Dabei ist aber keineswegs für alle Insektengruppen ein und derselbe Zeichnungstypus gleich charakteristisch. So begegnen wir bei den durch Flügelform und Aderung sehr ursprünglichen Ephemeriden am häufigsten der feinen Längsstreifung, und zwar scheint der einfachste Typus dadurch gekennzeichnet zu sein, dass sich die Queradern und mit ihnen die Längsstreifen in fortlaufenden Linien vom Vorderrand des Flügels bis zu dessen Hinterrand erstrecken. Breitere Längsbinden treffen wir viel seltener und dann besonders beim männlichen *Imago*. Viel häufiger als bei den Ephemeriden kommen breitere Längsbinden bei den Perliden vor, deren Flügelgeäder dementsprechend ebenfalls eine bedeutend höhere Differenzierung zeigt. Auch für die Libelluliden sind breite Flügelbinden charakteristisch. Mehr als die Zeichnung der Odonaten erinnert die der Saltatorien an den bei Ephemeriden vorherrschenden Typus, obwohl hier viel häufiger statt einfacher Längsstreifung Netzzeichnung auftritt. Unter den Neuropteren sind namentlich die Trichopteren häufig ephemeridenähnlich gestreift. Auch bei den Planipennien ist Längsstreifung, wenn auch unregelmäßige, vorherrschend, wir finden indessen auch Neigung zur Bildung von Binden, seltener von Bandbinden. Unter den Homopteren erinnern uns die ursprünglichsten Formen, die Fulgorinen in ihrer Flügelzeichnung an die Ephemeriden. Bei den Cicaden tritt dagegen eine Verminderung der Binden ein, ein Verhalten, das, wie wir sahen, auch für die Dipteren charakteristisch ist.

Wir beobachten somit, dass bei allen hier betrachteten Insekten, die ursprünglicheren Formen durch längsgestreifte Flügel ausgezeichnet sind, und es ist danach nicht erstaunlich, dass wir auch bei den Schmetterlingen diese Zeichnungsform am Anfang der ontogenetischen und phylogenetischen Entwicklung anzutreffen pflegen. Die Abhängigkeit der Längsstreifung von dem Queradersystem ist allerdings bei Lepidopteren nicht mehr so deutlich nachzuweisen.

Die morphologischen und physiologischen Ursachen der Insektenzeichnung, im Besonderen der Zeichnung und Färbung der Schmetterlinge.

Die überraschende Analogie in der Anlage und Umbildungsweise der Flügelzeichnung der verschiedensten Insektengruppen legt den Gedanken nahe, ob die Ursache dieser auffallenden Uebereinstimmung nicht in einer überall ursprünglich ähnlichen Organisation der Flügelorgane, vielleicht in der Flügeladerung zu suchen sei. Das Studium der Flügelzeichnung niederer Insekten hat uns auch deutlich gezeigt, in welcher naher Beziehung die Verteilung, die Anordnung der pigmentierten Elemente zu dem Zwischengeäder stehen, und wir werden uns die Frage vorlegen müssen, ob überall, auch da, wo wir jetzt im Flügel der *Imago* keine Aderung nachweisen können, diese Organe vielleicht auf einer früheren Entwicklungsstufe die Ursache zur Bildung von Streifen oder Flecken gewesen sind. Sollten die Adern im Insektenflügel in einer ähnlichen Beziehung zu der Zeichnung stehen, wie die Blutgefäße bei Wirbeltieren und vielen Wirbellosen? Eine solche Abhängigkeit wäre physiologisch begründet, wenn die Adern hier wie dort Blutbahnen, nicht nur Luftkanäle darstellen würden. Nach den Beobachtungen Redtenbacher's, Adolph's und Spuler's sind die Flügeladern der Insekten thatsächlich auch Zirkulationsorgane, und auch meine eigenen Untersuchungen haben diese Angaben vollkommen bestätigt. Sehr gut können wir diese Verhältnisse auf dem Querschnitt eines Orthopterenflügels verfolgen. Das Flächenbild eines Heuschreckenflügels zeigt uns z. B. deutlich, wie sich auf der hellgrüngefärbten Flügelmembran ein Netz dunklerer Aderstränge abhebt, in denen sich oft sehr deutlich amöboide Zellen und Fettzellen erkennen lassen. Aus der Anwesenheit dieser Zellen sehen wir schon, dass die Adern mit Blut erfüllt sind. Bei jungen Larvenflügeln beobachten wir außerdem, wenn wir dieselben in Glyceringelatine einlegen, dass in diesem Adernetz überall bis in die feinsten Verzweigungen hinein Tracheen verlaufen, die noch mit Luft erfüllt, als hellglänzende Fäden zu erkennen sind. Die Adern sind somit auch die Bahnen für den Luftstrom und auf jedem Querschnitt können wir erkennen, dass die Tracheen vom Blut umspült werden. Bei näherer Betrachtung des jungen Larvenflügels zu einer Zeit, ehe die eigentlichen Flügeladern gebildet sind, stellen sich die Blutbahnen als helles Netz dar, dessen Fäden dunkler gefärbte Zellgruppen umspinnen. Die Zellgruppen gehören dem Epithel des Flügels an und sind durch äußerst feine Membranen voneinander abgegrenzt, die gleichzeitig die Wandungen der verschiedenen weiten Blutkanäle darstellen. Dieses Gefäßnetz des Orthopterenflügels erinnert lebhaft an die Verteilung der Gefäßbündel im Blatt dicotyler Pflanzen. Es wird im fertigen Orthopteren- oder Neuropterenflügel zum Adernetz. Während sich auf der ganzen übrigen Flügelfläche die Flügelmembranen

eng zusammenschließen, bleiben hier Hohlräume erhalten, die sehr oft durch besonders hohes Epithel mit kräftiger Kutikula ausgezeichnet sind, dessen Zellen sich aber am längsten dem Chitinisierungsprozess entziehen, der im ausgewachsenen Flügel die übrigen Epithelzellen in eine mehr oder weniger tote Masse verwandelt. Dagegen häufen sich in den die Wandungen der Adern bildenden Zellen meist reichlich Farbstoffe an. Nur die kleinsten Aderverzweigungen bleiben bisweilen unpigmentiert und wir beobachten dann, dass auch hier die Epithelien der Chitinisierung anheimgefallen sind. Ganz ähnlich wie bei den Orthopteren sind auch die Blutbahnen im Flügel der Neuropteren, Homopteren, Dipteren und Lepidopteren beschaffen und verteilt. Auch hier stellen die Flügeladern die Bahnen dar, auf welchen Blut und Luft in den Flügel gelangen kann und gelangt. Nur in der Art und Weise, wie sich das Gefäßnetz während der ontogenetischen Entwicklung der verschiedenen Insekten umgestaltet, machen sich Unterschiede bemerkbar. Bei den Orthopteren entspricht das Adersystem, welches wir im Flügel der *Imago* vorfinden, in allen wesentlichen Punkten dem System von Blutkanälen, das wir schon in früheren Larvenstadien wahrnehmen. Eine derartige Uebereinstimmung der larvalen und imaginalen Adernetze vermischen wir bei höheren Insekten, und zwar ist die Verschiedenheit beider Kanalsysteme um so größer, je mehr die Aderzahl im Flügel des ausgebildeten Insekts reduziert ist. Diese interessanten und entwicklungsgeschichtlich sehr wichtigen Verhältnisse sind meines Wissens in keiner der morphologischen Arbeiten über den Insektenflügel berührt worden. Es wurde allerdings auf Grund phylogenetischer Betrachtungen darauf hingewiesen, dass in dem Flügel höherer Insekten viele Adern, hauptsächlich die Queradern zurückgebildet sind, oder überhaupt nicht mehr zur Entwicklung kommen, die bei den niederer stehenden Vorfahren vorhanden waren und bei weniger hoch entwickelten Gruppen auch heute noch der *Imago* erhalten sind. Es ist indessen vollkommen übersehen worden, dass eine ausgedehnte Umbildung des komplizierteren primitiven Geäders zum scheinbar einfacheren auch heute noch während des Larvenstadiums stattfindet. Vermutungsweise wird allerdings an eine solche Umbildung gedacht, so hält es Spuler z. B. für sehr wahrscheinlich, dass die feinen Verzweigungen des Tracheensystems der Schmetterlingsflügel Ueberreste von Queradern seien. Mir selbst ist bei Betrachtung einer *P. podalirius*-Gruppe zum erstenmal der Gedanke an das Vorhandensein eines primären Adernetzes bei diesem Schmetterling gekommen. Flächenschnitte durch den Flügel zeigen auch in der That, dass dem aus erhabenen Leisten bestehenden Adernetz der Puppenhülle ein ganz ähnliches Kanalsystem im Innern des Flügels entspricht. Bei den meisten Schmetterlingen sind nur die Längsadern als Relief auf der Puppenhülle sichtbar und *P. podalirius* ist der einzige Schmetter-

ling von allen, deren Puppen ich bisher gesehen habe, der davon eine Ausnahme macht und dessen Puppenhülle einen solchen Reichtum von Adern aufweist, dass man glauben könnte, einen Neuropteren- oder Orthopterenflügel vor sich zu haben. Die Untersuchung lehrt indessen, dass, wenn auch bei den anderen Schmetterlingen kein Adernetz auf der Puppenhülle abgedrückt ist, dennoch eine Zeit besteht, wo der Flügel von einem solchen durchzogen wird. Diese Verhältnisse kommen am deutlichsten in dem Augenblick zum Ausdruck, wenn die Raupe eben zur Puppe geworden ist. Auf dem in Glyceeringelatine oder Canada-balsam eingeschlossenen Flügel-Präparat sehen wir ein Netz von dunkeln und helleren Kanälen, je nachdem in ihnen geronnenes Blut enthalten ist oder nicht. Es unterscheidet sich nicht wesentlich von dem Adernetz im jungen Neuropteren- oder Orthopterenflügel, er scheint aber insofern etwas weiter differenziert, als sich die die Kanäle begrenzenden Membranen hier deutlicher abheben wie dort, was dazu beiträgt, dass der Verlauf der Aderzüge leichter zu unterscheiden ist. In diesem primären Adernetz der Schmetterlingspuppen entsprechen die breitesten Kanäle den bleibenden Adern, die engeren den später reduzierten Längs- und Queradern. Histologisch sind sowohl die bleibenden als die verschwindenden Kanäle jetzt noch gleich beschaffen. Bisweilen gelingt es, den Puppenflügel in Glyceeringelatine so einzuschließen, dass die Luft in den Tracheen eingepresst bleibt, so dass ihr Verlauf bis in die feinsten Verzweigungen deutlich wird. Auf solchen Präparaten sehen wir dann, dass sowohl die Hauptkanäle der Blutbahnen, als auch die feineren Queranastomosen von Tracheen durchzogen sind. Die Anzahl der Queranastomosen oder Queradern ist auf den einzelnen Regionen der Flügelfläche verschieden, sie ist auf der Flügelwurzel kleiner als am Seitenrand, sie wächst mit der Größe der von den Hauptaderstämmen eingeschlossenen Flügelzellen. Ganz wie im Blatt dicotyler Pflanzen, so ist also auch die Verzweigung der Adern im Insektenflügel eine reichlichere in den peripheren als in den centralen Teilen desselben. Dieses primäre Adernetz bleibt indessen mit seinen Hauptstämmen erhalten. An die Stelle der Queradern treten im fertigen Flügel feine Kanäle, die unter den Schuppenreihen verlaufen und scheinbar durch eine Faltung der Flügelmembran gebildet werden. Diese Kanäle führen Blut und stellen die Querverbindungen zwischen den Längsaderstämmen her. Inwieweit dieses sekundäre Kanalsystem mit dem primären in Zusammenhang steht, habe ich noch nicht entscheiden können.

Wir haben gesehen, wie sehr die Zeichnung der Orthopteren, Neuropteren, Homopteren und Dipteren von der Aderung des Flügels abhängig ist, und zwar waren es besonders die Queradern, die sich als günstige Bildungs- oder Ablagerungsstätten für die Farbstoffe erweisen. Auch im Schmetterlingsflügel treten, wie wir sehen, die Ele-

mente der Zeichnung sehr konstant an Queradern oder Aderverzweigungspunkten auf, es war indessen nicht möglich, alle Merkmale der Zeichnung mit dem Flügelgeäder der *Imago* in Beziehung zu bringen. Sollten für diese letzteren das primitive Flügelgeäder der Puppe maßgebend sein? Ist es denkbar, dass Zeichnungsmerkmale an Stellen auftreten, an denen nur in frühen Stadien des Puppenlebens die sie bedingenden den Stoffwechsel vermittelnden Kanäle bestehen? Die Befunde, welche uns das Studium der Ephemeridenzeichnung geben, sprechen entschieden dagegen, denn wir sehen, dass die Flügel an

Fig. 20.



Fig. 21.

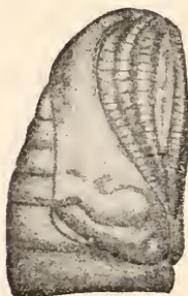


Fig. 22a.



Fig. 22b.



Fig. 22c.



Stellen, wo Queradern fehlten, stets unpigmentiert waren. Anders verhält es sich bei den Cicaden, wo wir an vielen Stellen Pigmentflecke antreffen, ohne Queradern zu beobachten. Allerdings zeigen die Cicadenflügel an solchen Stellen feine Falten, die darauf schließen lassen, dass hier vor nicht allzu langer Zeit Adern bestanden haben. Wie im Flügel der Schmetterlinge, so werden vielleicht auch bei den Cicaden an solchen Stellen Lücken zwischen den Flügelmembranen bestehen, die eine Zirkulation der Säfte gestatten, während bei den Ephemeriden überall, wo keine Adern vorhanden sind, die Membranen

des Flügels sich fest zusammenschließen. Um nun diese Frage zu lösen, ob die Zeichnung der Schmetterlinge in Beziehung steht zu der primitiven Aderung, ist die Puppe von *P. podalirius* ein sehr gut geeignetes Objekt, da bei ihr auf der Puppenhülle das ganze Adernetz erhalten bleibt (Fig. 20). In vollkommener Uebereinstimmung mit den bei allen übrigen Insekten gewonnenen Verhältnissen ergab sich, dass die pigmentierten Schuppen zuerst am Rand der Queradern auftreten und dass der Verlauf der Längsbinden durch den Verlauf und die Verteilung der Queradern bedingt ist. Ganz allmählich dringt aber auch das Pigment in die von den Maschen des Netzwerkes umspinnenen Bezirke ein, so dass die zuerst angelegten Teilbinden miteinander zu breiteren Binden verschmelzen. Gleichzeitig beobachten wir aber, dass, während sich an einzelnen Flügelzellen alle Queradern färben, dieselben in anderen Bezirken unpigmentiert bleiben. Bei *P. podalirius* sind es vier Regionen, die sich zur Pigmentierung besonders eignen. Am Hinterrand des Puppenflügels fallen diese pigmentreichen Stellen mit den Grenzlinien der ersten Hinterleibsringe zusammen. Bei frischen Puppen können wir uns leicht davon überzeugen, dass es, sobald sich dieselben bewegen, über der Trennungslinie der Körpersegmente im Flügel und auf der Puppenhülle Vertiefungen entstehen, und die Frage liegt nahe, ob vielleicht dadurch die Verteilung der Säfte im Flügel und durch diese die Zeichnungsanlage beeinflusst werden könnte. Bei vielen Schmetterlingen steht allerdings das Relief des Flügels in einem ganz offenbaren Zusammenhang mit der Verteilung dunkler und heller Binden auf seiner Oberfläche. Es entsprechen die vertieften Stellen in solchen Fällen den Grenzen der Hinterleibsringe, während in den Erhabenheiten die Wölbung der Ringe selbst zum Ausdruck kommt. Je nachdem nun die Ringe mehr oder weniger verwachsen sind, verlaufen auch die wulstartigen Erhöhungen und die Furchen mehr oder weniger parallel. Am häufigsten sind die Puppen, bei denen Wulste und Furchen nach dem Vorderrand des Flügels zu konvergieren. Bei Bombyciden sind die Beziehungen dieses Reliefs zu den Zeichnungsbinden besonders in die Augen fallend, wie bei der Puppe von *B. lanestrus* oder *Gastropacha quercus* leicht zu verfolgen ist (Fig. 22). Es entspricht hier die erste Furchen zwischen dritten und vierten Hinterleibsring dem schmalen weißen Bande, das Binde III und IV trennt, während über dem Vereinigungspunkt der beiden anderen Furchen der weiße Fleck am Eingang der Dicoidalzelle zur Ausbildung kommt. Die dunkeln Binden erscheinen jedesmal an den Rändern der Furchen. Bei *Saturnia pavonia* und ebenso bei *Vanessa io*, wie ich kürzlich beobachtet habe, entspricht die eigentümliche Anordnung der Erhabenheiten und Einsenkungen in auffallender Weise den Augfleckbildungen (Fig. 21) und zwar so, dass die hellen Schuppen auf vertieften, die dunkeln auf erhöhten Stellen zu beobachten sind, und wenn

wir die Schuppen von dem Puppenflügel der ausgefärbten *Vanessa* vorsichtig abziehen, so sehen wir, dass sich auch auf der Flügelmembran selbst erhabene und vertiefte Stellen vorfinden. Auch hier sind die im fertigen Flügel weiß gefärbten Stellen vertieft, die dunkeln Ringe erhöht. Auf diese Weise ließe sich auch verstehen, warum sich die Bildung von Bandbinden und besonderer Zeichnungen, wie Augflecke, nur an ganz bestimmten Stellen des Flügels vollzieht und die Beziehungen des Flügelreliefs zur Segmentierung des Hinterleibes würde auch die überwiegende Längsrichtung dieser sekundären Zeichnung erklären, während die primäre Zeichnungsanlage, die Entstehung der Teilbinden durch Richtung der Queradern des primitiven Adernetzes gegeben ist.

Im allgemeinen entstehen Querzeichnungen in der Umgebung der Längsaderstämme erst am Ende der Puppenentwicklung, es giebt indessen auch quer gezeichnete Formen, bei denen diese Querzeichnung einen viel ursprünglicheren Eindruck macht. Derartige Zeichnungen, die Eimer in den Lyratypus zusammenfasst, kommen bei Papilionen, aber besonders bei Danaiden vor. Nach Eimer soll auch hier die Querzeichnung vorausgegangen sein. Auch bei *Thais polyxena* beobachten wir etwas ähnliches. Ehe noch die dunkeln Binden auftreten, finden wir auf den Flügelunterseiten dieses Schmetterlings, zu beiden Seiten der Längsadern, die die Mittelzelle durchsetzen und später nur noch durch eine Falte in der Flügelhaut angedeutet werden, rote Schuppen und orange-gelb gefärbte an den Grenzen der die Seitenwandzellen trennenden Längsadern. Bei *Papilio xuthus* L. tritt eine ganz ähnliche Zeichnung, aber in schwarzer Farbe ebenfalls an der Flügelunterseite auf. Ein gleiches Zeichnungsmuster sehen wir bei allen Schmetterlingen, welche Eimer, wie schon erwähnt, in dem Lyratypus zusammengefasst hat, es steht überall in unmittelbarer Beziehung zu dem Verlauf von Längsadern. Am deutlichsten sind diese Verhältnisse bei *Hestia idea* und bei den danaidenähnlich gezeichneten Faltern ausgeprägt, von denen man vielfach angenommen hat, sie hätten aus Nützlichkeitsgründen das danaidenähnliche Kleid erworben. Bei *Hestia idea* und bei der zum Lyratypus gehörenden *Methonella caecilia* sind es indessen nicht nur die im Flügel der *Imago* vorhandenen Aderstämme, die von den Schuppen der Zeichnung begrenzt oder überdeckt werden, wir finden, dass ein zweites System von Querbinden auf den Mittellinien der Seitenwandzellen entstanden ist, obwohl hier weder Adern noch Tracheen vorhanden sind. Nur feine, vom Seitenrand bis zum Grund der Seitenrandzellen verlaufende, die Mittellinie andeutende Falten, erinnern uns an Verhältnisse, die wir viel häufiger auf den Flügeln der Cicaden antreffen. Dort, bei den Cicaden, entsprechen diese Fältchen rückgebildeten Ader- bzw. Tracheenstämmchen, und die Annahme liegt nahe, dass sie auch im

Schmetterlingsflügel einen ähnlichen Ursprung haben. Dass einzelne Flügelzellen thatsächlich in frühen Entwicklungsstadien durch Tracheen halbiert werden, die sich später zurückbilden, können wir an den verschiedensten Beispielen sehen. Ich erinnere nur an die von Mediana und Submediana eingeschlossene Flügelzelle, die bei allen Schmetterlingen, die ich untersucht habe, im Puppenflügel von einer Trachee durchzogen wird. Im fertigen Flügel pflegt diese Trachee durch eine konkave Falte angedeutet zu sein, die oft, wie z. B. bei *Dinia Auge* grau gefärbt ist. Untersuchen wir indessen die Flügel der *Dinia Auge* noch näher, so sehen wir, dass bei diesem Schmetterling sämtliche Seitenrandzellen dieselben Reste zurückgebildeter Längsadern in mehr oder weniger deutlicher Weise zeigen. Wir werden danach mit vollem Recht mit Adolph und anderen annehmen dürfen, dass auf einer bestimmten phylogenetischen Entwicklungsstufe die Schmetterlinge durch ein System von Adern ausgezeichnet waren, welches zwischen demjenigen eingeschaltet war, das heute noch erhalten ist. Die Falten in der Mittellinie der Seitenrandzellen sind identisch mit den „Konkavadern“ Adolph's, nur kann ich dessen Annahme nicht beipflichten, dass diese den Konkavadern nicht homologe Bildungen waren. Ich trete vielmehr der Spuler'schen Anschauung bei, der einen wesentlichen Unterschied zwischen Konkav- und Konkavadern bestreitet, da ich stets gefunden habe, dass im jugendlichen Puppenflügel beide Adersysteme, soweit sie erhalten, morphologisch gleichwertig sind. Bei allen Schmetterlingen finden wir, dass von den die Seitenrandzellen des Puppenflügels halbiierenden Konkavadern, diejenigen Teile, welche dem Seitenrand zunächst liegen, am längsten erhalten bleiben, und zwar in Form von schmalen Kanälen, die die zahlreichen von den Hauptstämmen abgehenden Queradern in sich aufnehmen. Auf der Puppenhülle von *Papilio podalirius* sind die Verhältnisse sehr deutlich ausgeprägt. Wir sehen somit, dass die Querzeichnungen, die den Mittellinien von Seitenrandzellen entsprechen, ebenfalls ursprünglich an Längsadern gebunden sind, und es erscheint mir wahrscheinlich, dass die Vollständigkeit dieser Zeichnungen auf den Grad und die Zeit der Rückbildung der primitiven Adern schließen lässt. Viel häufiger als Querstriche finden wir in der Mittellinie der Seitenrandzellen gelegene Flecke, die sich als Reste ursprünglicher Längsbinden darstellen, ich verweise nur auf die zahlreichen Meliteen und Argynnisarten, wo diese Verhältnisse sehr schön zum Ausdruck kommen. Wir können überhaupt ganz allgemein die Regel aufstellen, dass sich, wenn Bindenreduktionen stattfinden, die Elemente der Zeichnung am längsten in der Mittellinie der Seitenrandzellen erhalten. Eine ähnliche Rolle spielen die Schnittpunkte der Binden mit den Flügeladern und die Endpunkte der Adern. Auch hier bleiben sehr häufig dunkle Flecken bestehen, wenn die Zeichnungsfarbe zwischen Mittellinienfleck

und Aderfleck längst geschwunden ist. Die so entstehenden Mittellinien und Aderflecke sind unpaar oder paarig angelegt. Im ersten Fall liegt der Fleck auf der Mittellinie bezw. Ader, im zweiten Fall werden die dunkeln Schuppen der Zeichnung durch die Flügelfalte oder Ader in zwei symmetrische meist gleich große Flecke geteilt. Aehnliches beobachten wir bei Neuropteren und Orthopteren, wo entweder die Flügeladern selbst pigmentiert erscheinen oder selbst ungefärbt von dunkleren Streifen begrenzt werden. Es kommt nun nicht selten vor, dass, wenn mehrere Seitenrandbinden in derartig verteilte Flecke aufgelöst sind, dieselben in Querflecke auswachsen, so dass z. B. die der Binde I zugehörigen Flecke mit denen in derselben Flügelfalte gelegenen Binde II verschmelzen können. Die Flecke pflegen dann an den Enden der kurzen Flügelfalten (Konkavader) zu stehen. Derartige sekundäre Querzeichnungen entstehen aber noch häufiger in der Umgebung von Adern und unterscheiden sich dadurch von primären Querzeichnungen, dass ihre Entstehung aus Flecken meistens deutlich sichtbar bleibt. An Stelle abgerundeter Flecken treffen wir auch häufig strichförmige Elemente, die mit der die Flügelfalte halbierenden Falte einen einspringenden spitzen Winkel bilden. Erstrecken sich diese Striche bis zu den Flügeladern, so erhalten wir fortlaufende Zickzackbinden. Sehr schöne Uebergänge von einfachen geraden Längsbinden zu Zackenbinden treffen wir unter den Flügelzeichnungen der Meliteen an und in der Ontogenie beobachten wir, dass diese Zacken mit zunehmendem Alter der Puppe immer charakteristischer und länger werden (*Thais polyxena*). Ich habe weiter oben erwähnt, dass die Flecke in der Mittellinie der Seitenrandzellen meistens an Endpunkten der von den Konkavadern noch zurückgebliebenen Flügelfalten stehen. Desgleichen beobachten wir, dass sich an den Endpunkten der Flügeladern nahezu ausnahmslos, falls der ganze Saum nicht dunkel gefärbt ist, dunkle Schuppenbüschel befinden. Wir sehen hier eine Erscheinung, welche auf Verhältnisse, wie wir sie z. B. sehr deutlich bei Myrmeleonen getroffen haben, zurückgeführt werden kann. Auch dort fanden wir die pigmentierten Flecke vorzüglich an Kreuzungspunkten von Längs- und Queradern. Der Verlauf der Bluträume im Puppenflügel der Schmetterlinge zeigt wenigstens für den Flügelseitenrand sehr deutlich, dass die Längsadern alle in einen breiten, längs dem Seitenrand verlaufenden Kanal einmünden und diesen kreuzen. Wir haben innerhalb der verschiedensten Insektengruppen beobachtet, dass die Zeichnungsfarbe viel mehr in der Umgebung oder auf den feineren Queradern auftritt, als auf den viel kräftigeren Längsadern. Die Thatsache, dass auch im Schmetterlingsflügel die Zeichnung eine vorwiegend längsgerichtete ist, dass sie auch hier, wie die Puppe von *P. podalirius* zeigt, den Längsadern fehlt und häufiger an Konkav- als an Konvexadern erhalten bleibt, beweist, dass

auch in dieser Beziehung gleiche Ursachen wirksam sind, die mir in der hervorragenden Neigung der Längsadern dicke Chitinwände zu bilden, zu liegen scheint. Die der Chitinisierung verfallenden cylindrischen Epithelien der Längsaderstämme scheinen weniger für die Bildung und Ablagerung von Stoffwechselprodukten geeignet zu sein wie die Plattenepithelien der Queradern und der weniger kräftigen Längsaderstämme. So sehen wir auch in jedem Flügel, dass die Ader Spitzen der Längsstämme viel mehr zur Pigmentbildung neigen als die Wurzelstücke. Die vorwiegende Längszeichnung der Insekten wäre demnach eine Folge höherer Differenzierung der physiologischen Funktion des Flügelgeäders. Diese Auffassung scheint mir die Möglichkeit nicht auszuschließen, dass ursprünglich Längs- und Queradern in gleicher Weise zur Pigmentierung geeignet waren. Jedenfalls geht aus diesen Untersuchungen hervor, dass auch bei den Lepidopteren ein unbestreitbarer Zusammenhang zwischen Zeichnung und Flügelgeäder besteht.

Die physiologischen Ursachen der Zeichnung und Färbung der Insekten.

Die Fragen, welche mich in diesem Abschnitt beschäftigt haben, sind im wesentlichen die folgenden: Wo und wann bilden sich die Farbstoffe, die später in den Flügelschuppen des Schmetterlings auftreten, entstehen sie schon in der Raupe oder finden sie sich erst bei der Puppe, auf welche Weise gelangen sie in die Schuppen, wie sind sie chemisch beschaffen, welche physiologische Rolle spielen sie in der Raupe, in der Puppe und im Schmetterling?

Ueber die chemische Beschaffenheit der bei den Lepidopteren vorkommenden Pigmente ist noch wenig sicheres bekannt. Die meisten Untersuchungen beziehen sich auf die gelben und grünen Pigmentfarben des Citronenfalters. Hopkins erkannte in dem wasserlöslichen Farbstoff dieses Schmetterlings ein Derivat der Harnsäure, welchem er den Namen „Lepidoptie acid“ beilegte. Das grüne Pigment, welches sich in den Flügeln vieler Schmetterlinge findet, wurde von Griffiths untersucht und durch längeres Kochen mit Salpetersäure ebenfalls in Harnsäure übergeführt, er nannte den Farbstoff Lepidopterie acid. Von Coste und Perry liegen eingehendere Untersuchungen über die bei Schmetterlingen vorkommenden braunen und gelben Farbstoffe vor. Sie fanden, dass die hellgelben Pigmente in Säuren am leichtesten löslich waren, die dunkelgelben schon schwerer, während sich die braunen als ganz unlöslich erwiesen, und Coste nimmt an, dass alle drei Farbstoffe auseinander hervorgegangen sind und zwar so, dass die schwerer löslichen Modifikationen der leichter löslichen darstellen. Aehnliche Untersuchungen sind auch von Urech unternommen worden und haben zu ganz analogen Ergebnissen geführt. Auch Urech zeigt, dass die

Löslichkeit der Pigmente mit der Vertiefung des Farbtones abnimmt und erinnert dabei an das ähnliche Verhalten des Amidobenzols, wo mit der Kondensation des Farbstoffmoleküls, d. h. mit der Vermehrung eines Radikals oder eines Substituenten der Farbstoff dunkler und beständiger wird. Er ist der Meinung, dass ein ähnliches physiko-chemisches Gesetz auch der Farbenevolution der Schmetterlinge zu Grunde liegt. Außer den genannten Arbeiten sind keine exakten Untersuchungen auf diesem Gebiet angestellt worden, so dass die Frage nach dem Wesen und dem Ursprung der Pigmente ziemlich offen steht. Die einen nehmen an, dass die Nahrung der Raupe auf die Farbe der Raupe und der Schmetterlinge von direktem Einfluss sei, während wieder andere die Pigmente bei den Insekten als kompliziertere Endprodukte der Assimilation betrachten. Für die letztere Anschauungsweise scheinen die Resultate der Untersuchungen von Hopkins, Griffiths, Coste's, Urech's und Fabres zu sprechen, der ebenfalls aus den roten und gelben Farbstoffen verschiedener Raupen eine deutliche Murexidreaktion erhielt.

Den Beweis für einen unmittelbaren Zusammenhang zwischen Hautpigment und den Farbstoffen, welche durch die Nahrung in den Organismus der Raupen eingeführt wurden, liefert uns dagegen Poulton. Er zeigte, dass die Raupen von *Agrotis pronuba* das Chlorophyll und das Etiolin in Epidermispigment verwandeln können und dass sich kein Pigment bildet, wenn die Nahrung des einen oder anderen Farbstoffes entbehrt.

Von Leydig und anderen ist darauf hingewiesen worden, dass das Blut der Heuschrecken gelöstes Chlorophyll enthalte und von dem aus der Nahrung stammenden Blattgrün sollen auch die Flügel der Heuschrecken und der *Chrysopa* ihre Farbe erhalten. Bei *Chrysopa* wurde die merkwürdige Beobachtung gemacht, dass sie, wie die Blätter, im Herbst bei niedrigerer Temperatur ihre grüne Flügelfarbe in rot änderte und ihre grüne Farbe wieder annahm, sobald es wärmer wurde. Auch die spektroskopischen Untersuchungen Poulton's sprechen dafür, dass das Blut vieler Schmetterlinge Chlorophyll in Lösung enthalte, und zwar soll es noch mehr an das Spectrum des reinen Chlorophylls erinnern, als es von einem alkoholischen Blätterauszug erhalten wird.

Von Anfang an habe ich bei meinen Untersuchungen das Material, das mir zur Verfügung stand, auch dahin verwertet, um über das Wesen der Schmetterlingsfarben Aufschluss zu erhalten und habe namentlich auch an frischen Objekten der Entstehungsweise der Schuppenpigmente näher zu treten gesucht. Wie meinen Vorarbeitern auf diesem Gebiet ist es auch mir nicht entgangen, dass auf den Schmetterlingsflügeln eine Farbenfolge besteht, die von helleren Tönen zu dunkeln fortschreitet. Besonders auffallend war mir, dass, wie

van Bemmelen schon für Vanessen hervorhebt, bei einer sehr großen Anzahl von Schmetterlingen auf einer bestimmten Stufe der Puppenentwicklung die Epidermiszellen auf größeren und kleineren Strecken mit karmin- oder zinnrotem Farbstoff erfüllt sind. Besonders sind es die Epithelien der Flügel und der Geschlechtsdrüsen, welche den Farbstoff enthalten. Bei denjenigen Formen, wo er weiter verbreitet ist, erfüllen die roten Körnchen die Zellen des ganzen Körperepithels der Tracheenintima und kommen öfters zu größeren Klumpen zusammengeballt in den Blutzellen vor. Dieser rote Farbstoff ist in Wasser und Glycerin löslich und krystallisiert aus Alkohol und Glycerin-gelatine bei Verdunstung des Wassers in rhombischen Plättchen oder lang zugespitzten Nadeln, die häufig zu Drüsen vereinigt sind. Außer diesem roten Farbstoff finden sich in der Epidermis auch noch grünlich und gelblich gefärbte Körnchen, die große Aehnlichkeit mit den Niederschlägen harnsauren Natrons haben, die bei Wirbeltieren durch schnelles Ausfällen aus dem Urin entstehen. Diese Körnchen werden durch Salzsäure gelöst und geben typische Harnsäurekrystalle. In sehr kleinen Mengen findet sich bei fast allen von mir untersuchten Schmetterlingen ein indigoblauer Farbstoff, der sich indessen nur bei *Hyllophila prasinana* auch in den grünen Schuppen und zwar hier in größeren Mengen vorfand. Alle diese Pigmente treffen wir auch in den Blutzellen an und sehr oft sind diese außer mit roten, orangefarbenen und gelben Körnchen auch noch mit braunen Schollen beladen, die in ihrer Farbe vollkommen an die braunen Schuppen der betreffenden Falter erinnern. Die feinen Uebergänge, die sich in der Schattierung der heller und dunklergelb bis rot gefärbten Körnchen ergeben, legten die Vermutung nahe, dass diese Pigmente in genetischem Zusammenhang stehen, besonders, da man auch in einer und derselben Epithelzelle beobachten kann, wie an der Basis karmin-orangerote, an der Spitze mehr gelbgrünlich gefärbte Körner liegen. Es gelang mir auch, durch die Einwirkung von Glycerin-gelatine die gelben Farbstoffe in einem sehr jungen Puppenflügel von *Vanessa atalanta* in karminrotes Pigment zu verwandeln. Desgleichen wurde der orangerote Farbstoff in den Schuppen eines fast ausgefärbten Puppenflügels von *Vanessa io* durch Glycerin-gelatine in karminrote Lösung übergeführt, aus der sich später innerhalb der Schuppen ein ebenso gefärbter körniger Niederschlag bildete. Es war also das mehr orangerote Schuppenpigment in einen Farbstoff zurückverwandelt worden, der sich optisch ebenso verhält wie der rote Farbstoff, der zu einer früheren Zeit der Entwicklung besonders die Flügel-Epithelien der Puppe erfüllt. Nachdem dieser Zusammenhang zwischen dem karminroten Puppenpigment und dem orangeroten Schuppen-Farbstoff des Falters erwiesen war, galt es, der Bildungsstätte des roten Pigmentes auf die Spur zu kommen, und ich legte mir die Frage vor: wird der rote Farbstoff schon im Raupen-

körper gebildet oder erst in der Puppe? Öffnen wir eine Raupe, so finden wir, dass der ganze Darm mit einem grünen Saft angefüllt ist, der sich, worauf ich an anderer Stelle noch zurückkommen werde, durch sein spektroskopisches Verhalten als gelöstes Chlorophyll erweist. In einem Tropfen dieser Flüssigkeit, unter dem Deckglas aufbewahrt und der Einwirkung des Lichtes und der Luft ausgesetzt, bildeten sich nach einigen Tagen fleckige Niederschläge eines roten Farbstoffes.

Die Zellen der Darmschleimhaut waren von der grünen Flüssigkeit getränkt. Im Darminhalt fanden sich Blattreste, die zum Teil noch unveränderte Chlorophyllkörper enthielten, in anderen Zellen waren die Körner in kleine Stücke zerfallen, die grün oder gelbgrün bis orangegelb gefärbt waren. Dieselben orangegelben Einschlüsse fanden sich aber auch in den Epithelzellen des Darmes. Sehr verschieden war das Aussehen des Darmes einer Raupe, die kurz vor der Verpuppung stand. Statt der grünen Flüssigkeit enthielt der Darm jetzt einen zwiebelroten Saft. Unter dem Mikroskop sah man, dass die Darmepithelien von karminrotem Pigment erfüllt waren, und es schien auf Zupfpräparaten, als ob sich allein die Zellkerne gefärbt hätten. Dieser Farbstoff ist weder in Alkohol noch in Xylol noch in Aether oder Chloroform löslich, dagegen löst er sich leicht in Wasser und Glycerin. Er krystallisiert in gelbroten rhomboëdrischen Tafeln und in mehr karminroten, rhomboëdrischen, lang und spitz ausgezogenen Nadeln, die oft in Drusen beisammen stehen. Es handelt sich also wahrscheinlich um zwei verschiedene Farbstoffe. Bei Raupen, die noch weniger nah an der Verpuppung sind, enthält das Darmepithel außer dem roten Farbstoff die früher erwähnten orangegelben und grüngelben Körnchen. Bei der Puppe treten außerdem die grünlichgrauen Körnchen im Darmepithel auf, die mit Salzsäure gelöst Harnsäurekrystalle ergeben.

Bei einer drei Tage alten Puppe von *Vanessa levana* fand ich, indem ich die in absolutem Alkohol konservierte Puppe in Schnittserien zerlegte, dass der rote Farbstoff nicht nur im Darmlumen und den abgestoßenen Darmepithelien anwesend war, sondern dass er sich in allen Bluträumen verbreitet hatte, besonders in den Blutkanälen, welche das Fettgewebe durchsetzen. Gewöhnlich lagen an den Begrenzungen der Blutkanäle größere rote Körnchen. Auch die Zwischenräume zwischen Fettkörper und Hautepithel waren mit den durch das Pigment rot gefärbten Blutkoagulaten erfüllt, die sich besonders in der Umgebung von Muskelzügen niedergeschlagen hatten. Die Hautepithelien waren mit gelblichgrünen Körnchen erfüllt, die indessen an einzelnen Körperstellen, besonders an den Stigmen ebenfalls rot gefärbt waren. In die Flügellumina war der rote Farbstoff noch nicht verschleppt worden und auch die Epithelzellen der Flügelmembranen erhielten die gelb- oder grüngrauen Körnchen. Erst später tritt das

rote Pigment auch im Flügellumen auf und färbt auch die Körnehen in den Zellen des Flügelepithels, zu dieser Zeit finden wir auf Schnitten, dass die Blutzellen im Flügel mit roten Farbstoff-Körnehen beladen sind. Der rote Farbstoff wird indessen nicht nur in körniger Form in den Flügel geschleppt, er befindet sich, wenn die Schnitte sich anfärben, auch in den Flügeladern und folgt dem Lauf der Querttracheen und so wird es erklärlich, dass an manchen Stellen sogar die Puppenhülle diffus rosa gefärbt ist. An denjenigen Flügelstellen, wo später dunkles Pigment auftritt, entstehen die Epithelien neben roten Körnehen, die ursprünglichen gelbgrünen Granulationen. In älteren Puppenflügeln beobachten wir in den Schuppenzellen ein mehr orange-rotes als karminrotes Pigment, sobald aber die Flügel in Glycerin-gelatine eingelegt werden, verwandelt sich der Farbstoff in den karmin-roten, der die Flügelzellen zuerst erfüllte. Es scheint sogar, dass der orangegelbe Farbstoff vor seiner Verwandlung in karminroten in Lösung übergeführt wird; denn während er vorher in Gestalt kleiner Körnehen niedergeschlagen ist, finden wir ihn jetzt als größere Schollen. Im Flügellumen ist das rote Pigment stets mit grauen und bräunlichen Körnern vermischt und es macht den Eindruck, dass auch der dunkle Farbstoff aus dem roten hervorgeht, jedenfalls werden die roten sowie auch die braunen und grau erscheinenden Körnehen zwischen den Flügelmembranen durch heißes Wasser gelöst. Die braunen Farbstoffe im Flügellumen sind identisch mit den dunkelbraunen Farben in den Schuppen, sie müssen indessen auf dem Transport dorthin eine tiefgreifende Veränderung erfahren, denn sie sind als Schuppenpigmente nahezu unlöslich geworden. Im ausgefärbten Flügel erhält weder das Flügellumen noch die Flügelepithelien irgend welchen Farbstoff. Der ganze Vorrat, der vorher hier aufgespeichert war, ist in die Schuppen übergegangen. Die Frage nach der Bildungsstätte und dem Wesen der Schuppenpigmente glaube ich vorläufig dahin beantworten zu können: Die Schuppenpigmente entstehen im Darm der Raupe vor ihrer Verpuppung. Sie erscheinen hier als ein Umwandlungsprodukt der den Darminhalt der Raupe bildenden Chlorophylllösung. Sie erfüllen, so wie vorher das gelöste Chlorophyll, die Darmepithelien, werden vom Blut aufgenommen und im Körper verbreitet und zwar entweder in körnigem Zustand Einschlüsse der Blutzellen, oder in Lösung. Auf diese Weise gelangen sie in das Körperepithel, wo sie sich an bestimmten, für die Atmung des Insekts besonders wichtigen Stellen aus roten Farben niederschlagen. Ob das rote Pigment indessen irgend welche physiologische Bedeutung für den Gasaustausch hat, konnte ich nicht feststellen. Die Farbstoffe werden mit dem Blutstrom auch in die Flügel eingeschleppt und lagern sich hier sowohl in den Schuppen-

zellen als auch zwischen den Flügelmembranen, im Lumen des Flügels, ab, um schließlich in die Schuppen selbst zu gelangen. Ein Teil des roten Farbstoffes bleibt im Darm zurück und färbt den Urin des aus-schlüpfenden Schmetterlings.

Der ursprünglich im Darm vorherrschende zwiebelrote Farbstoff kann nach karminrot abändern, wird aber in den Schuppenzellen wieder gelbrot. Es scheint mir, dass sowohl die gelbbraunen und braunen, als auch die orangegelben Farben der Vanessen auf dem roten Farbstoff zurückzuführen sind. Ob der rote Farbstoff sich in den bestimmten Verhältnissen im Körper der Raupe und Puppe entfärben kann, um dann unter anderen Bedingungen seine ursprünglich Farbe wieder zu erlangen, scheint mir wahrscheinlich, aber noch nicht sicher erwiesen. Es fallen z. B. aus dem nicht rot oder rosa gefärbten Blut rote Farbstoffkrystalle aus, die nicht allein auf die in den Blutzellen enthaltenen Pigmentkörner zurückgeführt werden können. Auch entfärbt sich die wässrige Lösung des Farbstoffes beim Erhitzen und regeneriert ihre Farbe wieder beim Abkühlen.

Auch die Verhältnisse, wie wir sie bei den Heuschrecken antreffen, scheinen mir einmal die nahen Beziehungen der verschiedenen Farbstoffe untereinander und zum Chlorophyll andererseits den eben geschilderten Bildungs- und Verbreitungsmodus der Pigmente zu beweisen. Die Flügel der Heuschrecken enthalten neben grünem Pigment einen braunen Farbstoff, der durch irgend welche Einflüsse aus dem grünen zu entstehen scheint und durch Alkohol in ein dem Schmetterlingspigment sehr ähnlichen roten Farbstoff übergeführt werden kann. Aber nicht nur die Flügelepithelien, auch das Darmepithel ist hier wie dort mit dem braunen Pigment erfüllt und ebenso die Intima der Tracheen, die unter dem Einfluss von Alkohol oder Glyceringelatine sich wunderschön rot färbt. Ein Farbenwechsel, wie er hier durch den Einfluss des Alkohols hervorgebracht wird und wie wir ihn während des Puppenlebens der Schmetterlinge beobachten, vollzieht sich auch, wie M. Künckel d'Herculis beschreibt, bei dem ontogenetischen Wachstum der Wanderheuschrecke (*Schistocerca peregrina* Oliv.). Nach der ersten Häutung erscheinen die kleinen Larven grünlich-weiß. Unter dem Einfluss des Lichtes werden sie braun und schließlich schwarz, mit weißen oder gelben Flecken. Nach der zweiten Häutung erscheinen rosa Töne besonders auf den Seiten des Körpers. Nach der dritten Häutung wiegen die rosa Pigmente vor, werden aber allmählich von gelben Farben verdrängt.

Es besitzen indessen nicht alle Schmetterlinge in gleichem Maß die Fähigkeit, roten Farbstoff zu bilden. Ein Wickler, *Botys urticae*, der ebenfalls auf der Brennnessel lebt, enthält bei der Verpuppung in den Darmepithelien fast nur grünen oder braungrünen bis gelben Farbstoff. Mit Glyceringelatine konserviert fallen wohl die auch bei Vanessen

vorkommenden orangeroten rhombischen Tafeln aus, aber in weit geringerer Zahl wie dort.

Es bleibt noch die Frage zu erörtern, welche chemische Zusammensetzung die bei den Vanessen vorkommenden Farbstoffe haben. Genaues kann ich hierüber nicht angeben, da eine Analyse noch nicht gemacht worden ist. Es scheint mir indessen, wie schon erwähnt, sehr wahrscheinlich, dass wir in ihnen Umwandlungsprodukte des durch die Verdauungsthätigkeit gelösten Chlorophylls zu suchen haben. Der gestern bei der Raupe mit Chlorophylllösung erfüllte Darm wird morgen rot, ohne dass vorher eine Abscheidung des Chlorophylls nach außen oder eine Aufnahme roten Farbstoffes stattgefunden hätte; wie kann dieser Vorgang anders erklärt werden als durch eine direkte Umwandlung des grünen Saftes in roten. Dass die bei den Vanessen vorkommenden Pigmente ein Umwandlungsprodukt der Harnsäure sind, glaube ich deshalb entschieden nicht; dagegen habe ich oft beobachtet, dass sich die Pigmente auf den Harnsäuresalze darstellenden Körnchen, die in den Epithelien und in den Malpighischen Gefäßen abgelagert sind, niederschlagen. Durch Salzsäure werden die Farbstoffe indessen mit gelber Farbe gelöst und größtenteils von den Harnsäurekrystallen getrennt. Neutralisieren wir durch Ammoniak oder lassen wir das Präparat an der Luft stehen, so regenerieren die Farbstoffniederschläge ihre rote Farbe wieder. [75]

Der Gang des Menschen.

Von **R. F. Fuchs.**

(Schluss.)

Die selbständige Fortbewegung des menschlichen Körpers, sowie jede Lokomotion geschieht unter der Einwirkung innerer und äußerer Kräfte; als innere Kräfte kommen in erster Linie die Muskelkräfte in Frage, dann die elastischen Zug- und Druckwirkungen der Sehnen, Bänder, Gelenkknorpel u. s. w., während die äußeren Kräfte durch die Schwerkraft, den Gegendruck und die Reibung des Bodens, sowie durch den Luftwiderstand gegeben sind. Ohne Einwirkung äußerer Kräfte, ja selbst nur beim Fehlen der Reibung des Bodens wäre eine spontane Fortbewegung durch die Muskelkräfte wie beim Gehen unmöglich. Um aber die Reibung zur Fortbewegung auszunützen zu können, muss der von unserem Körper gegen den Boden ausgeübte Druck in schräger Richtung erfolgen, denn erst dann ist eine Komponente des Druckes parallel zur Bodenfläche gerichtet, wodurch eine Fortbewegung ermöglicht wird. Da die Reibung wie eine äußere Kraft wirkt, welche entgegengesetzt gleich der parallel der Boden-

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. 753-779](#)