

Zur Morphologie und Optik der Schmetterlingsschuppen.

(Vorläufige Mitteilung.)

Von Fritz Süffert.

(Kaiser Wilhelm Institut für Biologie, Berlin-Dahlem, Abteilung Goldschmidt.)

Die älteren Angaben von Spuler, M. Baer u. a. über den Bau der Schmetterlingsschuppen, auf die in der Literatur bisher zurückgegriffen werden mußte, sind sehr unvollständig und enthalten prinzipielle Irrtümer und Unklarheiten, die durch falsche Deutung der schwierigen mikroskopischen Bilder entstanden sind. Die einzige gründliche Untersuchung über die optischen Erscheinungen an Schuppen von Biedermann läßt viele Fragen offen. Eine Neuuntersuchung schien daher bei der Wichtigkeit des Objektes für allgemeine Probleme geboten. Die hauptsächlichlichen Resultate sind folgende:

1. Der Bau der Normalschuppen.

Jede Schuppe besteht, wie bekannt, aus einer Oberseiten- und einer Unterseitenlamelle, die an den Rändern ineinander übergehen und zwischen sich ein luftgefülltes Lumen enthalten. Sie sind verbunden durch zahlreiche das Lumen durchsetzende Stützbälkchen, die ich „Trabekeln“ nennen will. Diese Trabekeln¹⁾, die ganz allgemein vorhanden sind, sind häufig falsch gedeutet worden: als Leisten, wozu Querschnitte leicht Anlaß geben; als Pigmentkörnchen im Aufsichtsbild; vielleicht sind sie auch mit den Zäpfchenreihen identisch, in die sich angeblich die Längsleisten der Oberseitenlamelle bei stärkerer Vergrößerung auflösen lassen, und die ich nirgends finden konnte.

Die Oberseitenlamelle ist fast stets in außerordentlich regelmäßige parallele Längsfalten gelegt, die nach außen scharfgeknickte Grate bilden. Diese Grate sind häufig zu kompakten Längsleisten verstärkt. Die dazwischenliegenden Teile der Lamelle sind nur in seltenen Fällen kontinuierlich: Meist sind sie durchbrochen, so daß das Schuppenlumen an vielen Stellen nach außen kommuniziert. Die Reduktion dieser Verbindungsteile kann verschieden weit gehen. Im einfachsten Fall steht zwischen je zwei Längsleisten eine mehr weniger regelmäßige Längsreihe von runden Löchern (Lochreihentypus). Sind sehr viele unregelmäßige Löcher vorhanden und sind die stehbleibenden Brücken sehr schmal, so daß sie als Stäbchen erscheinen, so entsteht ein unregelmäßiges Maschenwerk (Netztypus). Denkt man sich eine regelmäßige Längsreihe von Löchern als Ausgangspunkt, so entsteht durch Vergrößerung der Löcher ein regelmäßiges System von übrigbleibenden Querleisten zwischen den Längsleisten (Leitertypus). Zwischen diesen Formen sind alle Übergänge zu finden, sie sind aber doch in ihrer typischen Ausbildung für gewisse systematische Gruppen charakteristisch.

1) A. G. Mayer (1896) beschreibt sie richtig und nennt sie „Pfeiler“.

so der Lochreihentypus für SpHINGIDEN, der Netztypus für PAPILIONIDEN, der Leitertypus für NYMPHALIDEN. Die Verteilung der Trabekeln, so weit sie nicht unter den Längsleisten stehen, ist von den genannten Strukturen abhängig. Sie stehen z. B. beim Lochreihentyp unter den meist wulstförmig verstärkten Lochrändern, beim Netztyp unter den Knotenpunkten der Maschen, beim Leitertyp zu 1—3 unter jedem Querleistchen.

Die Unterseitenlamelle ist in den meisten Fällen, so wie bisher bekannt, sehr dünn, glatt und homogen. In gewissen Fällen aber trägt sie eine fächerförmige Anordnung von Falten (Thais) oder sogar von verdickten Längsleisten (gewisse Mikrolepidopteren). Meist stehen die letzteren in deutlicher Beziehung zu den Längsleisten der Oberseite als deren Verlängerung auf die Unterseite. Es sind sozusagen die Längsleisten selbst, die an ihrem basalen und distalen Ende um die Schuppenkante herum auf die Schuppenunterseite verlaufen und hier, indem sie nach einem Punkte nahe dem Schuppenstiel zusammenlaufen, das genannte fächerförmige Bild geben.

Es sei erwähnt, daß ich weder die von M. Baer angegebenen röhrenförmigen Hohlräume in den Längsleisten, noch die nach Spuler im Chitin eingelagerten Pigmentkörnchen finden konnte.

2. Optische Erscheinungen an Normalschuppen.

Bei pigmentierten Schuppen (ich habe das Pigment stets als diffuse Färbung des Chitins gefunden) erklärt sich aus dem Vorhandensein eines dichten Waldes senkrechter Säulchen (Trabekeln) die starke Lichtabsorption der Schuppen bei verhältnismäßig geringer Masse des Chitins und geringer Konzentration des Pigmentes (ähnliche Wirkung wie beim Samt oder der papillösen Epidermis mancher Blumenblätter).

Fragen wir uns, zu welchen optischen Phänomenen, abgesehen von der Lichtabsorption durch Pigmente, der geschilderte Bau der Schuppen Veranlassung geben kann, so finden wir vier: Weiß durch diffuse Reflexion, Blau trüber Medien, Interferenzfarben durch dünne Blättchen, Interferenzfarben durch Beugung an feinen Gittern.

1. Das Vorhandensein zahlreicher unregelmäßig gegeneinander geneigter spiegelnder Flächen (Längsleisten, Querleistchen, Trabekeln, Unterseitenlamelle) bewirkt diffuse Reflexion und läßt die Schuppe weiß erscheinen, wenn Absorption ausgeschaltet, d. h. wenn die Schuppe ungefärbt ist. (Man sieht, es ist nicht richtig, zu sagen: die weißen Schuppen sind weiß, weil sie Luft enthalten.)

2. Findet die diffuse Reflexion an besonders kleinen Teilchen innerhalb der unpigmentierten Schuppe statt, so kann, falls ein dunkler Hintergrund, etwa durch eine dunkelpigmentierte Stützschuppe, gegeben ist, wie es tatsächlich häufig der Fall ist, das Blau trüber Medien erscheinen (z. B. blaue Randflecken der Vanessen).

3. Wie schon Spuler festgestellt hat, ist die Unterseitenlamelle dünn genug, um als interferenzfarbengebende, dünne Schicht zu wirken.

Sie erzeugt tatsächlich ziemlich kräftige derartige Farben, die den ersten Ordnungen des Newtonschen Ringsystems angehören. Man kann sich davon leicht überzeugen, wenn man die Schuppen von der Unterseite betrachtet, indem man die Schuppenlage eines ganzen Flügels auf einer klebrig gemachten Fläche abzieht. Dabei fällt auf, daß verschieden pigmentierte Schuppenbezirke auch in der Farbe ihres „Unterseitenglanzes“ sich unterscheiden. Es ist also dem chemischen Unterschied im Pigment ein Strukturunterschied (in der Dicke der Unterseitenlamelle) korreliert, es handelt sich in den verschiedenen Zeichnungselementen nicht nur um verschieden gefärbte, sondern auch um sonst verschiedenartige Schuppen. Die so im reflektierten Licht entstehenden Farbenbilder sind oft (z. B. bei *Pyrameis atalanta*) sehr reizvoll. Es fragt sich nun: Was ist von dieser Pracht normalerweise, d. h. von der Oberseite der Schuppen, zu sehen? Bei dunkelpigmentierten Schuppen naturgemäß sehr wenig. Und doch kann man bei aufmerksamer Betrachtung auch bei den dunkelsten Schuppen meistens Spuren davon sehen, die zum Teil für den Seidenschimmer der Schmetterlingsflügel verantwortlich sind. Nachdem wir erfahren haben, daß die Oberseitenlamelle Löcher hat, ja meist nur aus einem Gitter besteht, ist daran nichts Merkwürdiges. Bei weniger dunklen Schuppen und bei solchen mit sehr weitem Oberseitengitter und mit weitstehenden Trabekeln wird die Erscheinung viel deutlicher (der Bronzeglanz vieler Noctuiden gehört hierher), zuweilen so deutlich, daß der Eindruck von Schillerfarben entsteht (*Papilio philenor*, *Nyctalemon*, *Salamis*, *Anaea*), am deutlichsten natürlich bei pigmentlosen Schuppen. Auf diese Weise entsteht z. B. das metallische Grün der Zentralschuppen in den Hinterflügelunterseitenzellen von *Pyrameis atalanta*.

Geht die Reduktion der Oberseitenlamelle so weit, daß nur noch die Längsleisten als der Unterseitenlamelle direkt anliegende Stäbe mit rudimentären Querleistchen und Trabekeln übrig bleiben, so haben wir eigentlich schon Spezialschuppen vor uns. Solche Verhältnisse, die den Unterseitenglanz am ungehindertsten durchtreten lassen, finden sich häufig bei den über den eigentlichen Schillerschuppen liegenden glasklaren Deckschuppen von *Morpho*-Arten, wo dann der Unterseitenglanz der Deckschuppen mit der leuchtenden Farbe der Stützschuppen sich zu einem eigenartigen Farbenspiel kombiniert.

4. Gitter, deren Regelmäßigkeit und Feinheit zur Erzeugung von Beugungsfarben genügen, haben wir in den Längsleisten, vor allem aber in den Querleistchen des Leitertypus vor uns. Die Abstände der letzteren betragen Bruchteile von 1μ . Tatsächlich lassen sich aufs Leichteste Gitterfarben an Schuppen demonstrieren, wenn man auf ein wie angegeben auf Glas hergestelltes Klatschpräparat von der einen Seite Licht senkrecht zur Schuppenebene einfallen läßt und von der andern Seite aus einer gegen die Lichtrichtung geneigten Richtung das Präparat betrachtet. Dann sieht man, wenn das Auge sich in einer Ebene befindet, die von den Längsleisten der Schuppen senkrecht geschnitten

wird, die von den Längsleisten erzeugten Gitterfarben. Bei Schuppen vom Leitertyp, und nur bei diesen, sieht man, wenn das Auge sich in einer Ebene befindet, die von den Querleistchen senkrecht geschnitten wird, die Gitterfarben der Quergitter. Entfernt man das Auge innerhalb einer der eben gekennzeichneten Ebenen immer mehr seitwärts von dem Wege des direkt durch die Schuppen durchfallenden Lichtes, so erscheinen der Reihe nach alle Farben des Spektrums, am stärksten abgelenkt das Rot, was das Spektrum als Gitterspektrum kennzeichnet.

Auch hier fällt auf, daß die verschiedenen pigmentierten Zeichnungselemente gleichzeitig, d. h. bei einem bestimmten Beugungswinkel, verschiedene Gitterfarben zeigen. Das läßt vermuten, daß die Gitterweiten verschieden sind. Messungen bestätigen die Vermutung. Damit haben wir einen weiteren Strukturunterschied der die einzelnen Zeichnungselemente bildenden Schuppen gefunden.

Durchfallendes Licht kommt für die normale Farbwirkung der Schuppen nicht in Betracht. Was sieht man im auffallenden Licht? Die an den Quergittern des Leitertyps genau wie beim Rowland'schen Gitter durch Beugung reflektierten Lichtes erzeugten Farben sind bei sehr vielen Formen, wenn man einmal darauf aufmerksam geworden ist, leicht wahrzunehmen, z. B. sehr deutlich an der Hinterflügelunterseite von *Pyrameis atalanta*. Charakteristisch ist der rasche Farbwechsel bei Hin- und Herwenden der Flügelfläche (Änderung des Beugungswinkels). Dieser Farbwechsel trägt viel zu dem „Changeant“ der Schmetterlinge bei. Er ist mit der Samtwirkung und dem Unterseitenglanz zusammen das, was gerade den eigenartigen stofflichen Eindruck der Schmetterlingsflügel bedingt. Meist herrscht ein Wechsel zwischen grünlich und goldbraun vor. Das ganze Spektrum von Blau bis Rot zeigen dagegen die schwarzen Flecke auf der Hinterflügeloberseite von *Arctia caia*. Das Blau dieser Flecke ist Gitterfarbe und geht bei stärkerer Beugung in Grün, Gelb, Rot über. Es ist dies der einzige Fall, wo ich eine auffällige Farbe mit Sicherheit als Gitterfarbe nachweisen konnte. Sie ist hier deshalb so deutlich, weil die betreffenden Schuppen eine stark glänzende Oberfläche haben (sie sind wie lackiert). Dieselbe Wirkung kann man z. B. mit schwarzen *Atalanta*-Schuppen erzielen, wenn man sie künstlich (durch Auftrocknenlassen einer ganz dünnen Lösung von Canadabalsam) lackiert.

3. Bau und Optik spezialisierter Schillerschuppen.

Der Silberglanz ist eine Verstärkung des optischen Weiß. Zu seiner Erklärung genügt natürlich erst recht nicht der Hinweis auf den Luftgehalt der Schuppen. Jede andere Schuppe enthält ebenso Luft. Es ist mir nicht gelungen zu ermitteln, wodurch die außerordentlich starke Reflexion erzeugt wird. Vielleicht liegen besondere stark reflektierende Substanzen an den Oberflächen oder ein besonderer Querschnitt der Oberseitenmembran bewirkt durch entsprechende Lichtbrechung, daß

auch bei steilem Lichteinfall an der Luft des Lumens Totalreflexion stattfindet. Die Silberschuppen (von *Argynnis* z. B.) zeigen an Besonderem nur eine kontinuierliche Oberseitenmembran ohne Löcher. Die von Biedermann angegebenen „Pigmentkörnchen“ sind die (wie die ganze Schuppe farblosen) Trabekeln, seine „Lüftröhren“ Täuschung.

Als „spezialisierte Schillerschuppen“ bezeichne ich solche Schuppen, deren optische Wirkung durch einen von der Norm stark abweichenden Bau bedingt ist. So viel ich gefunden habe, lassen sich die auffallenden Farben der Schmetterlinge auf zwei Bautypen zurückführen.

1. Der *Urania*-Typ. Ich nenne ihn nach dem Objekt, an dem sich die Erscheinungen besonders klar darstellen. *Urania Croesus* trägt auf der Hinterflügeloberseite geradezu schematisch das gesamte Spektrum eines der innersten Newtonschen Ringe zur Schau. Tatsächlich sind diese Farben durch dünne Lamellen erzeugte Interferenzfarben und zwar, und das ist das für diesen Typ Charakteristische, sind sie das Resultat der summierten Wirkung mehrerer (bei *Urania* 7!) übereinanderliegender Blättchen, die jeweils alle die gleiche Farbe ergeben, also offenbar genau gleich dick sind. Auf Querschnitten sieht man die übereinandergeschichteten, durch außerordentlich feine Luftschichten getrennten Chitinschichten. Durch teilweise Imbibition kann man einen Teil davon in seiner Wirkung ausschalten und die dadurch bedingte Abschwächung der Farbintensität beobachten. Infolge der summierten Wirkung tritt hier im durchfallenden Licht die zur Reflexfarbe komplementäre Farbe außerordentlich kräftig in die Erscheinung, während sie bei einfacher Lamelle (Unterscitenglanz) nur selten andeutungsweise sichtbar ist.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei den farbenprächtigen tropischen Papilioniden, nur kompliziert durch eine besondere Struktur der Schuppen, ferner bei tropischen Lycaeniden und Zygaeniden.

Fragen wir nach den Beziehungen zum normalen Schuppenbau, so läßt sich zeigen, daß die vielschichtige Lamelle bei *Urania* der Unterseitenlamelle entspricht, bei Zygaeniden (*Erasmia pulchella*) der Oberseitenlamelle, weil bei diesen Formen die übrigen Bestandteile (Lumen, Trabekeln) gut erhalten sind. Bei Papilioniden fehlt jedes Lumen, die Schuppe ist eine solide Platte.

Jedenfalls ist klar, daß nirgends das Schuppenlumen, wie Biedermann meint, als dünne Lamelle farberzeugend wirkt. Davon unabhängig ist der von Biedermann geführte Nachweis, daß es sich um das Prinzip der Farben dünner Blättchen handelt und daß Oberflächenfarben im Sinne Walters nicht in Betracht kommen. Abweichend von Biedermann komme ich aber bei sorgfältigem Abwägen der nicht ganz eindeutigen Beobachtungen, besonders mit Rücksicht auf die Schuppenquerschnittsbilder von *Urania* dazu, nicht dünne Luftschichten, sondern feste Lamellen als farberzeugend anzusehen.

2. Der Morpho-Typ. Die von Biedermann und auch zuerst von mir auf Grund gewisser Imbibitionsbilder und des allgemeinen

Eindrucks gehegte Vermutung, daß bei den leuchtend blauen *Morpho*-Schuppen über dem vorhandenen normalen Gitter der Oberseitenlamelle dünne Lamellen ausgebreitet seien, bestätigt sich bei der Betrachtung von Schuppenquerschnitten nicht. Dafür sieht man eine höchst überraschende Struktur, die den bisherigen Untersuchern ganz entgangen ist²⁾. Die Längsleisten der meist dunkelpigmentierten Schuppe sind hohe schmale glasklare Chitinleisten, die im Querschnitt aussehen wie die Zähne eines Kammes. In Canadabalsam verschwinden sie vollkommen. Man muß in Alkohol untersuchen oder besser noch den Schnitt färben. Unter jeder dieser Glasleisten sitzt eine dichte Reihe dunkelpigmentierter, kegelförmiger Körper mit der Basis ihr anliegend, an der Spitze (d. h. also nach unten) in eine Trabekel auslaufend. Jeder dieser Körper bildet einen Knotenpunkt, in dem die Querleistchen an die Längsleiste stoßen.

Die physikalische Leistung dieser Struktur ist zunächst gänzlich rätselhaft. Manche Querschnitte erinnern unwillkürlich an Schnitte durch ein Fazettenauge, wo unter der Linse der kegelförmige Kristallkörper sitzt. Ob das mehr ist als bloße Ähnlichkeit, muß dahingestellt bleiben.

Nach diesem Prinzip sind weitaus die meisten Schillerschuppen gebaut: bei Morphiden und Verwandten, Eryciniden, zahlreichen Nymphalidengruppen (hierher gehört auch der viel untersuchte Schillerfalter *Apatura*), wahrscheinlich bei Ornithopteren unter den Papilioniden.

Zusammenfassend kann man jetzt über die Bedeutung der einzelnen Farbbildungsprinzipien sagen:

Ursprünglich hielt man die auffallenden, ohne Pigment zustandekommenden Schmetterlingsfarben für Gitterfarben (gemeinhin gelten sie auch jetzt noch dafür). Dabei dachte man hauptsächlich an die Längsleisten als wirksame Gitter. Die Tatsache, daß nicht nur Schillerschuppen, sondern fast alle Schuppen die Längsleisten aufweisen, führte dazu, die Bedeutung der Gitterfarben ganz zu bestreiten (z. B. Biedermann). Jetzt hat sich herausgestellt, daß Gitterfarben doch eine gewisse Rolle spielen, allerdings nicht als Erzeugnis der Längsleisten, sondern der Querleistchen des Leitertyp. Auch bedingen sie im allgemeinen keine auffallenden Färbungen, kommen aber sehr wohl für den allgemeinen Eindruck in Betracht. Eine ähnliche Rolle spielen die durch die dünne Unterseitenlamelle erzeugten Interferenzfarben. Oft sind sie allerdings schon der Grund auffallender Erscheinungen.

Nach demselben Prinzip (dünne Blättchen) entsteht auch der eine Teil der besonders farbenprächtigen Erscheinungen, und zwar durch Summation der Wirkung mehrerer dünner Blättchen (*Urania*-Typ).

Der andere Teil ist an eine eigenartige Struktur geknüpft, deren Funktion noch unerklärt ist (*Morpho*-Typ).

2) u. a. Spuler in seiner *Apatura* Arbeit.

Angeführte Literatur.

- M. Baer, Über Bau und Farben der Flügelschuppen bei Tagfaltern. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 65. 1899, S. 50.
- W. Biedermann, Farbe und Zeichnung der Insekten II. Die Strukturfarben (optischen Farben) der Insekten. In Wintersteins Handbuch der vergl. Phys. 3. Bd. 1. Hälfte.
- A. G. Mayer, The Development of the wing scales and their pigment in butterflies and moths. Bull. of the Museum of Compar. Zoölogy at Harvard College, Cambridge, Mass. 1896.
- A. Spuler, Beitrag zur Kenntnis des feineren Baues und der Phylogenie der Flügelbedeckung der Schmetterlinge. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 8. 1895.
- A. Spuler, Zur Phylogenie der einheimischen Apatura-Arten. Stett. entomol. Zeitung, 51. Jahrgang, 1890.
- A. Spuler, Die Schmetterlinge Europas. Stuttgart, 1910.

Über Beziehungen zwischen pflanzlichen und tierischen Skelettsubstanzen und über Chitinreaktionen.

Von P. Schulze, Berlin.

Für den Botaniker ist es eine bekannte Tatsache, daß die Hauptskelettsubstanz der Pflanze, die Cellulose, im Organismus gewöhnlich nicht frei vorkommt, sondern in inniger Vereinigung mit andersartigen Stoffen, die man als Inkrusten bezeichnet. Ihre höchste Ausbildung erreicht die Inkrustierung im Holz, wo der sogenannte Holzstoff, das Lignin, in so mächtiger Entfaltung auftritt, daß zwar seine Anwesenheit, nicht aber die der Cellulose sich unmittelbar mikrochemisch nachweisen läßt. Um Holz vom Lignin zu befreien, es aufzuschließen, hat man sehr verschiedene Wege eingeschlagen (s. Renker). Neuerdings ist von E. Schmidt und seinen Schülern in dem Chlordioxyd ein ganz besonders wirksames Holzaufschlußmittel gefunden worden, das die eigentliche Skelettsubstanz ganz unverändert läßt. (Näheres s. bei Schmidt und Duysen.) Seine Wirkung besteht darin, daß das Chlordioxyd die Inkruste zertrümmert und in lösliche Form überführt. Wie schon kurz an anderer Stelle (P. Schulze b, p. 135, 139) erwähnt wurde, läßt sich überraschenderweise auch bei den verschiedensten tierischen Skelettsubstanzen organischer Natur eine durch ClO_2 angreifbare Komponente nachweisen, besonders auch beim Chitin. Aus diesem Grunde soll hier die Frage nach den Beziehungen dieses Körpers zu anderen Verbindungen und nach seinem mikrochemischen Nachweis aufs neue aufgeworfen werden.

Mit großer Vorliebe wird von den Zoologen für die Kutikularsubstanzen von Wirbellosen, die eine gewisse Konsistenz haben, die Bezeichnung Chitin angewandt, ohne daß oft auch nur der Versuch ge-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [42](#)

Autor(en)/Author(s): Süffert Fritz

Artikel/Article: [Zur Morphologie und Optik der Schmetterlingsschuppen.
382-388](#)