

Die Entwicklung des Schmetterlings nach dem Verlassen der Puppenhülle.

Von Director Wilhelm Petersen.

Schon der Umstand, dass seit Swammerdamm die letzten Entwicklungsvorgänge bei den metabolen Insecten immer wieder zu neuen Untersuchungen gereizt haben, lässt darauf schliessen, dass diese Frage keine ganz einfache sei und noch keine ganz genügende Beantwortung gefunden habe. Und in der That sehen wir, dass die letzten physiologischen Vorgänge bei der Verwandlung in die Imago noch nicht bei allen Ordnungen der Insecten mit den anatomischen Verhältnissen genügend in Relation gesetzt sind, und dass sich über diese Vorgänge bei den Autoren der neuern Zeit durchaus widersprechende Ansichten finden. Zum Theil ist diese Abweichung in den Meinungen darauf zurückzuführen, dass in der That die Vorgänge nicht in allen Ordnungen die gleichen sind — aus anatomischen Gründen es auch nicht sein können — und eine Verallgemeinerung der bei einer bestimmten Gruppe gefundenen Resultate daher nicht zulässig ist; aber selbst bei der Erklärung der Vorgänge innerhalb derselben Ordnung begehen wir durchaus abweichenden Angaben.

Als massgebende Factoren sind bisher hauptsächlich berücksichtigt worden:

- 1) das Hineintreiben von Luft in die Tracheen, welche die Flügeladern durchziehen.
- 2) Das Einpressen von Blut in die Adern und in die Höhlung, welche durch die obere und untere Membran des Flügels gebildet wird.
- 3) Eine Combination von beiden Factoren.

Ueber die Art und Weise, wie die Luft oder das Blut in die Flügel getrieben werden, fehlen meist genauere Angaben.

in der Regel wird wohl Contractionen der Körpermuskulatur oder Aufblähung des Darmkanals, resp. des Saugmagens die wichtigste Rolle zuertheilt.

Swammerdamm, dessen Scharfblick nicht leicht eines der wesentlichen Momente bei der Entfaltung der Flügel entgangen sein dürfte, scheint eine richtige Vorstellung von dem ganzen Vorgange gehabt zu haben. Doch ist er nicht dazu gekommen, seine Beobachtungen im Detail bekannt zu machen. In Bezug auf *Pieris Brassicae* sagt er*): „So sieht man, wie diese Flügel durch eingepresstes Blut, Luft und Säfte sehr wunderbar anwachsen, aufbausten und ausgereckt werden. Das lässt sich so ansehen, als wie wenn ein Tropfen Wasser auf ein Stückchen Papier fällt, solches ausbreitet, ungleich, tiltig und grösser macht. Auf diese Weise dehnen sich auch diese Flügel zu Anfangs runzlich und ungleich aus, bis sie endlich glatt gespannt werden und wohl zwölfmal grösser lassen, als sie am Anfang werden.“ Hieraus geht hervor, dass Swammerdamm der aufsaugenden Kraft des Flügellumens eine wesentliche Rolle bei der Entfaltung zuertheilt, und gerade dieses Moment ist von allen späteren Forschern vollkommen übersehen worden. Nur Réaumur theilt als Curiosum mit, dass Swammerdamm behauptet habe, ein unentwickelter Ephemerenflügel sei im Stande, sich selbständig weiter zu entwickeln, wenn er abgeschnitten ins Wasser geworfen werde. Ich habe die hieher bezügliche Notiz in der *Biblia Naturae* leider nicht finden können.

Lyonet**) kommt bei seinen Untersuchungen an einer Geometride zu dem Resultat, dass die Ausbreitung des Flügels durch Flüssigkeit vor sich geht.

Fabre***) ist derselben Ansicht und schreibt der verstärkten Bewegung des Thieres vor der Umwandlung eine grosse Bedeutung zu. Durch diese Bewegung soll an einigen Stellen die Puppenhülle gesprengt und darauf mit Hilfe von wurmförmigen Bewegungen des Hinterleibes abgeworfen werden. Die Bewegungen begünstigen auch die Ausbreitung der Flügel, da zu derselben Zeit, wo die Flügelscheiden vom Insect selbst abgeworfen werden, die Flügel, aus den Scheiden heraustretend, sich ausbreiten. Nahm Fabre sie selbst aus

*) *Biblia Naturae* p. 245.

**) Lyonet, *Recherches sur l'anatomie et les métamorphoses des Insectes* 1832 p. 275.

***) Fabre, *Étude sur l'instinct et les métamorphoses des Sphégiens* Ann. Sc. nat. t. VI, zool. 1856.

den Scheiden, so kamen die Flügel leicht heraus, breiteten sich aber nicht aus, sondern blieben zusammengeschrumpft. Zur Zeit der Ausbreitung sind die Flügel mit „liquides vitaux“ gefüllt, welche nach Fabre's Meinung die Flügel aufblähen, ausbreiten und mittels der Aufblähung ihr Heraustreten aus den Scheiden sehr begünstigen.

Künkel d'Herculais*) findet ebenfalls, dass das Blut die Hauptthätigkeit bei der Entfaltung übernimmt, wenigstens bei den Fliegen: „le sang est le véritable agent de l'extension des ailes“.

Lacordaire**) ist der Meinung, dass die Entfaltung der Flügel durch Eintreiben von Luft in die Flügeltracheen vor sich geht, und ihm schliesst sich Girard***) vollkommen an.

Semper****) streift bei seinen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen am Schmetterlingsflügel auch vorliegendes Thema. Er sagt l. c. p. 333: „Die ferneren Umwandlungen der Flügel am ausgekrochenen Schmetterling bestehen hauptsächlich in dem ausserordentlich starken Wachsthum derselben, welches man oft in erstaunlich kurzer Zeit vor sich gehen sieht. Bei dieser Entfaltung sind zwei Fragen zu entscheiden, einmal wie es möglich ist, dass der Flügel so ausserordentlich an Volumen zunimmt und dann, welches die eigentlich ausdehnende Kraft ist, ob Luft oder Blut. Das erste, die grosse Ausdehnung der Membranen, scheint dadurch ermöglicht zu werden, dass dieselben in der Puppe mannigfach zusammengefaltet liegen. Durch das Ausdehnen dieser Falten könnte leicht der Flügel sich vergrössern, ohne dass demselben allzugrosse Elastizität zugeschrieben zu werden brauchte, und dass dies in der That der Fall ist, beweist die vollkommene Glätte des ausgebildeten Flügels. Die zweite Frage ist ebenso leicht aus dem anatomischen Verhalten zu beantworten. Die Adern, welche den Flügel durchziehen, stehen mit der Leibeshöhle in Verbindung, so dass also leicht Blut aus dieser in die Flügel getrieben werden kann. Dies ist in der That auch der Fall, was man leicht sehen kann, wenn man an einem frisch ausgekrochenen Insect eine solche Ader ansticht; durch die Wunde dringt dann ein kleiner Tropfen Blut, welcher allmählich immer grösser und grösser wird. Ferner dringt in die im Flügel enthaltenen Tracheen Luft ein und zwar mit

*) Künkel d'Herculais, Organisation et développement des Volucelles p. 83.

**) Lacordaire, Introduction à l'Entomologie vol. I. p. 208.

***) Girard, Traité élémentaire d'entomologie 1875.

****) Semper, C., Ueber die Bildung der Flügel, Schuppen und Haare bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. B. 8. 1857. p. 333.

so starker Gewalt, dass jene Knäuel von Tracheen dadurch erweitert werden und man im fertigen Flügel nur noch gerade verlaufende Tracheen findet. Beides zusammengenommen dürfte also wohl die Ausdehnung der gefalteten Flügel bewirken, welchem von beiden aber, ob der Luft oder dem Blute, eine bedeutendere Rolle zuertheilt ist bei diesem Prozesse, dürfte überhaupt schwer zu unterscheiden sein.*

Weissmann*) lässt bei den Dipteren die Entfaltung des Flügels durch Einpressen von Blut in die Adern vor sich gehen. Die Luft könne bei diesem Vorgange keine Rolle spielen, da die Adern der von ihm untersuchten Dipteren überhaupt keine Tracheen besitzen. Dieses Fehlen der Tracheen in den Flügeladern gilt jedenfalls nicht für alle Dipteren, schon Kunkel d'Herculais macht darauf aufmerksam, dass die Mehrzahl der Adern bei den Dipteren (wie auch bei den Coleopteren) der Tracheen entbehren, dass aber auch einige Hauptadern wie die Costalis und Subcostalis dieselben besitzen.

Unter den Forschern, welche die Luft allein als wirksames Agens bei der Entfaltung betrachten, ist auch Claus**) zu nennen; er sagt l. c. p. 632: „so sprengt das allmählich consolidirte geflügelte Insect die Puppenhaut, arbeitet sich mit Fühlern, Flügeln und Beinen hervor und breitet die zusammengefalteten Theile unter dem Einfluss lebhafter Inspiration und Luftanfüllung der Tracheen auseinander.“

Einer eingehenden Untersuchung wurde die Frage der Flügelfaltung von Jousset de Belesme***) unterworfen. Jousset erklärt den Vorgang bei *Libellula depressa* durch die Wirkung des Blutes, welches durch den mit Luft angefüllten Darm in die Flügeladern getrieben wird. Er sah, dass nach dem Ausschlüpfen aus der Larvenhülle der Körper des Insects sich aufblähte, der Kopf dick wurde, die Augen sich rundeten. Der Körper wurde grösser als beim fertigen Insect. Ein Aufschneiden des Abdomens machte sofort die Aufblähung schwinden. Beim Öffnen unter Wasser zeigte sich der Darmkanal immer mit Luft gefüllt. Die Libelle soll, sobald sie ihren Kopf aus der Hülle befreit hat, durch den Mund Luft einsaugen und allmählich den ganzen Darmkanal damit anfüllen. Mit der Aufblähung der Brust nehmen die Augen ihre runde Form an, dann beginnt die Entfaltung

*) Weissmann A., Die Entwicklung der Dipteren 1864. p. 227.

**) Claus, Grundzüge der Zoologie 1876. p. 632.

***) Jousset de Belesme, Des Phénomènes physiologiques de la métamorphose chez la Libellule déprimée, 1878.

der Flügel, welche mit der Aufblähung des Abdomens zusammenfällt, indem der mit Luft angefüllte Darmkanal das Blut zu den Seiten in die Körperanhänge treibt. Ein Schnitt in das Abdomen lässt das Blut nach aussen treten und verhindert die weitere Entfaltung der Flügel. Während der Entwicklung bemerkte Jousset eine heftige Bewegung des Blutes in den Flügeladern.

Jousset setzt voraus, dass die Mechanik der Flügelentfaltung bei dem grösseren Theil der Insecten die gleiche sei, und Blanchard, der diese Resultate der Pariser Akademie vorlegte, erklärte, dass das Problem der Flügelentfaltung durch die Arbeit von Jousset de Belesme vollständig gelöst sei.

Aus den hübschen Beobachtungen und Experimenten aber, die einige Jahre später Frau Olga Poletajeff*) an Libellen machte, geht mit Sicherheit hervor, dass die Resultate der Untersuchungen von Jousset de Belesme selbst zur Erklärung der Vorgänge bei den Libellen nicht ganz zureichend sind.

Frau Poletajeff fand, dass bei den Libellen in der Regel wohl eine Aufblähung des Darmkanals stattfindet, doch könne man dieser allein die Entfaltung des Flügel nicht zuschreiben. Ein Exemplar von *Agrion Najas* starb mitten in der Entwicklung mit einem halbentwickelten Flügel, ohne dass das Abdomen aufgetrieben war, in anderen Fällen fing die Aufblähung an, als die Flügel schon ihre Entwicklung vollendet hatten. Was die Factoren anbetreffe, welche bei der Entwicklung der Libellen thätig sind, so könne man hier noch viel Räthselhaftes sehen. Nimmt man das Eindringen von Luft in die Adertracheen an, so sei es sonderbar, dass die Tracheen zu dieser Zeit collabirt sind; wenn man der Wirkung des Blutes alles zuschreibe, so bleibe unverständlich, wie der Flügel sich auch bei Durchschneidung einzelner Adern weiter entwickelt. Ein Experiment, das Frau Poletajeff machte, scheint mir besonders instructiv zu sein und für die Erklärung des Vorganges zu sprechen, welche ich weiter unten geben werde. Einer eben ausgeschlüpften Libelle wurden drei Flügel abgeschnitten, während der vierte sich weiter entwickeln sollte. Im Flügel sah man bei 100facher Vergrösserung in den Adern die Blutkörperchen von ovaler Form sich schnell bewegen. Ausserdem war in den Flügelzellen (systematisch gesprochen) stellenweise eine Bewegung des Blutes sichtbar.

*) Olga Poletajeff, Bemerkung über die Ursachen der Flügelentfaltung der Insecten beim Uebergang in den vollkommenen Zustand (russisch). *Trudy Entom. Obsch.* T. XIII. 1881—82 p. 19—30 St. Petersburg.

Die Entwicklung ging, wenn auch langsamer, vor sich, nachdem einige Adern durchschnitten waren, ebenso hinderte das Aufspießen, wobei der Darmkanal durchstochen wurde, die Entwicklung nicht.

Hieraus kann man wohl, wie ich glaube, mit Sicherheit schliessen, dass bei der Entwicklung der Libellen der wichtigste Factor die weiter unten besprochene „capillare Aufsaugung“ ist.

Ueber die Entfaltung des Schmetterlingsflügels liegen uns aus neuerer Zeit die Beobachtungen Kuwerts*) vor.

Kuwert schreibt die Hauptthätigkeit bei der Entfaltung der Flügel der Luft zu, welche in die Tracheen der Adern eindringt. In den Adern aller Insecten sollen sich Tracheen finden, doch veränderten dieselben sich nach vollendeter Entwicklung stark, indem der Spialfaden vollkommen verfallt. Im Innern von Deil. Elpenor und Sphinx Ligustri fand K. Luftsäcke von bedeutender Grösse zu beiden Seiten des Körpers liegend, die stark mit Luft angefüllt waren, wenn das Thier soeben die Puppenhülle verlassen hatte. Die Ausdehnbarkeit der Membranen am unentwickelten Flügel zeige sich dadurch, dass man die abgeschnittenen Flügel aufblasen könne, doch sei dies nicht bis zur vollständigen Grösse des fertigen Flügels möglich, da hierbei keine Ausdehnung der Adern stattfinde. Diese letztere allein könne zu einer vollständigen Entwicklung des Flügels führen und dazu sei eine Luftauffüllung der Adertracheen nöthig. Die Contraction der Abdominalmuskeln sei der Flügelentfaltung sehr förderlich; durch diese Contractionsen wolle sich das Insect von der grossen Luftmenge befreien, welche sich in den Tracheen und Luftsäcken befindet, indem auf dieselben ein Druck ausgeübt wird. Diese Luft ziehe in die Adertracheen, gleichzeitig mit derselben würde, vermittels Ausdehnung der Luftsäcke, Blut in die Adern getrieben. Da die Abdominalmuskeln eine Rolle bei der Flügelentwicklung spielen, bestehe im allgemeinen eine Beziehung zwischen der Länge des Hinterleibes und der Länge der Flügel.

Meine Untersuchungen über die Vorgänge im letzten Stadium der Entwicklung (d. h. von dem Moment an, wo das Insect die Puppenhülle verlässt, bis zu dem Zeitpunkt, wo es flugfähig ist) erstrecken sich fast ausschliesslich auf Schmetterlinge. Ich untersuchte Rhopalocera, Sphinges, Bombyces und Noctuae in einer grösseren Anzahl von Arten, hauptsächlich

*) Kuwert, Wahrnehmung über Insectenentwicklung, Entom. Nachr. 1874. Nr. 4, 5, 6.

aber *Pieris Brassicae* L., *Sphinx Ligustri* L., *Deilephila Euphorbiae* L., *Smerinthus Ocellatus* L., und *Populi* L. und einige exotische Saturnien.

Der Vorgang der Entwicklung im erwähnten letzten Stadium lässt sich äusserlich ganz allgemein folgendermassen characterisiren:

I. Nachdem der Falter die Nüthe am Kopffende der Puppenhülle gesprengt hat, schiebt er sich aus dieser, bisweilen sonst unverletzt bleibenden Hülle heraus und läuft einige Zeit ($\frac{1}{2}$ —2 Minuten) unruhig umher, bis er einen Platz gefunden, wo er an einer senkrechten oder wagrechten Wand bequem sitzen kann.

II. Die Muskulatur des Hinterleibes ist in Thätigkeit, derselbe verkürzt und verlängert sich abwechselnd und wird zusehends dicker. Noch ist keine Grössenzunahme der Flügel zu bemerken.

III. Das Stadium der Flügelentfaltung. Das Thier sitzt vollkommen ruhig. Die Flanken des Hinterleibes sind in kaum bemerkbarer Bewegung. Nach längeren Pausen finden, wenigstens bei einigen Arten, deutliche Contractionen des Abdomens in der Längsachse statt. Die Flügel nehmen sichtlich an Grösse zu und werden, sobald sie ihre vollständige Länge erreicht haben, nach Tagfalterart nach oben zusammengeschlagen; die Aufblähung des Hinterleibes lässt allmählich nach, zugleich verkürzt sich derselbe bedeutend. Sind die Flügel erhärtet, so werden sie zurückgeschlagen, und die Entwicklung hat ihr Ende erreicht.

Die Dauer der Entwicklung vom Verlassen der Puppenhülle bis zum fertigen Insect ist eine sehr verschiedene. Bei einigen Arten dauert sie nur einige Minuten, bei anderen eine Stunde und darüber. Ueber die Ursachen, durch welche die Nähte am Kopffende der Puppe gesprengt werden, ist man verschiedener Ansicht. Mir scheint es am wahrscheinlichsten, dass Luftaufnahme hierbei die wichtigste Rolle spielt und zwar aus folgendem Grunde. Wirft man eine Puppe, bei welcher der Moment des Auskriechens sehr nahe ist, in kochendes Wasser, so sieht man unverhältnissmässig viel Luft aus den beiden Prothoracalstigmen*) heraustreten. Durch diese

*) Richtiger dürfte es sein, diese Stigmen, auch im Puppenstadium schon als Mesothoracalstigmen zu bezeichnen, denn sie entsprechen, wie man an der Tracheenintima, welche an der Puppenhülle nach dem Auskriechen des Schmetterlings hängen bleibt, constatiren kann, den sogenannten Prothoracalstigmen des Schmetterlings, die aber mit Palmén (zur Morphologie des Tracheensystems p. 33) wohl richtiger als Mesothoracalstigmen zu bezeichnen sind.

Stigmen aber werden diejenigen Parteen mit Luft versorgt, welche zuerst die Puppennähte sprengen und zuerst frei werden, wie Kopf, Vorderbeine, Fühler und Rüssel; es hat also wohl eine stärkere Luftaufnahme von aussen hier zuerst stattgefunden, und durch Ausdehnung der betreffenden Theile ist die äussere Hülle hier zu eng geworden.

Bevor ich auf die Factoren, welche bei der Entfaltung des Flügels thätig sind, übergehe, muss ich vorausschicken, dass von dem Moment an, wo der Schmetterling die Puppenhülle verlässt, von einem Wachstum irgend eines Theiles der Körperoberfläche nicht mehr die Rede ist; ebenso ist eine Grössenzunahme, welche durch Ausdehnung (d. h. Dünnerwerden) der die Körperoberfläche bildenden Chitinhülle zu Stande käme, vollständig ausgeschlossen. An dem zum Auskriechen fertigen Schmetterling sind alle Theile, bis auf die feinste Haarschuppe am Flügelsaum, fertig gebildet und bedürfen nur noch der Entfaltung, d. h. Auseinanderlegung der Falten.

Die mit Schuppen bedeckten Chitinmembranen, welche am unentwickelten Flügel die Flügelsäcke bilden, liegen hier in soviel Falten, dass nach Glättung dieser Falten die ausserordentliche Flächenzunahme des Flügels genügend erklärt werden kann. Das Längenverhältniss des unentwickelten Flügels zum fertigen ist im allgemeinen wie 2:5 (Bei *Pieris Brassicae* z. B. wie 11:30, bei *Arctia Caja* wie 13:31).

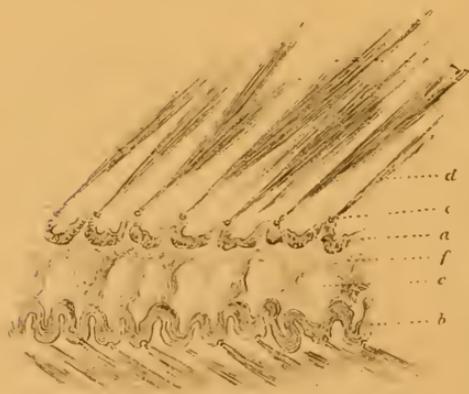


Fig. 1.

Wie Fig. 1 zeigt, erscheinen die Falten im Querschnitt des unentwickelten Flügels als Wellenlinien. Berücksichtigt man nun die Tiefe der Faltenhälter, welche später nach der Ausbildung des Flügels sich in die Ebene des Flügels auslegen, so lässt sich durch directe Messung ersehen, dass an jeder Welle die Wellenlänge sich zur Länge der Wellenlinie genau ebenso verhält, wie die Gesammtlänge des unentwickelten Flügels zur Gesammtlänge des vollständig entwickelten.

Der Querschnitt in der Längsachse des Flügels (Fig. 1) zeigt längere Wellen mit grösserer Amplitude, im Querschnitt senkrecht zur Längsachse des Flügels (Fig. 2) erscheinen die

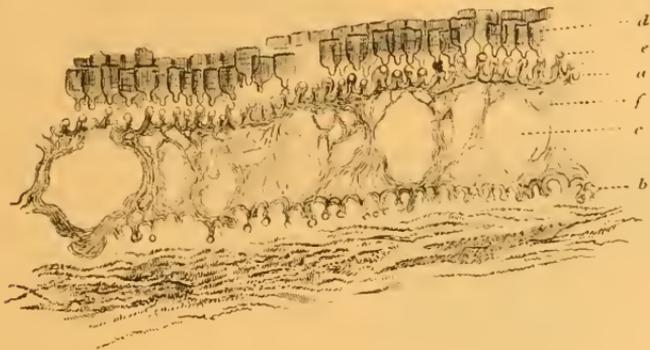


Fig. 2.

Wellen kürzer, dementsprechend ist auch die Amplitude der Wellen kleiner. Daraus ergibt sich, dass eine Dehnung der Chitimmembranen des Flügels bei der Entfaltung gar nicht angenommen zu werden braucht, da eine Glattelegung der Falten vollkommen ausreicht, um die entsprechende Grössenzunahme des Flügels zu erklären. Ausserdem aber lässt sich an Querschnitten zeigen, dass die Flügelmembran am unentwickelten und am fertigen Flügel genau dieselbe Dicke besitzt.

Am unentwickelten Flügel finden wir schon im letzten Stadium der Puppenruhe die Zeichnung en miniature bis ins feinste Detail hinein durchgeführt, und es muss uns wunderbar erscheinen, wie hier das Problem der Faltung gelöst ist, zumal während der Entfaltung in keinem Moment eine Verzerrung des Gesamtbildes eintritt. Da ich in der Litteratur nirgends eine eingehende Schilderung der hier zu Grunde liegenden anatomischen Verhältnisse gefunden habe, so will ich versuchen, dieselbe hier zu geben.

Träger der Pigmente, durch welche die Zeichnung und Färbung des Flügels bedingt wird, sind allein die Schuppen und Härchen, welche mit ihren Stielen in der farblosen Chitimmembran des Flügels steckend sich so übereinanderlegen, dass sie sich mit ihren Rändern gegenseitig theilweise decken. Die Schuppen sind bei den meisten Arten durchaus regelmässig in Reihen gelagert, und noch am entschuppten Flügel sind diejenigen Stellen der Membran, in welchen die Schuppenstiele

eingefügt sind, durch einen etwas erhabenen Ringwulst gekennzeichnet. Entsprechend der länglichen Form der Schuppen stehen die Ursprungsstellen derselben, wie Fig. 3 zeigt, in der Längsachse des Flügels weiter auseinander, als in den Querreihen.

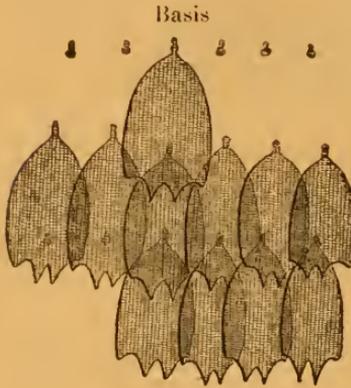
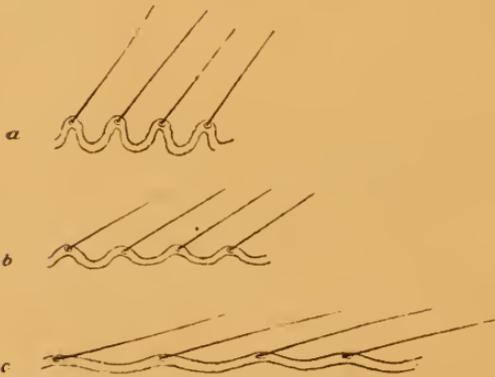


Fig. 3.

Im gefalteten Flügel sind die Ursprungsstellen der Schuppen dadurch genähert, dass die Membran dazwischen eingesenkt ist, und dadurch entstehen im Querschnitt des gefalteten Flügels die Wellenlinien, wie wir sie in Fig. 1 und 2 sehen. Erklärlich ist nun auch, dass die Wellenthäler der Länge des Flügels nach tiefer sein müssen, als der Quere nach. Die Schuppen stecken nun im unentwickelten Flügel nahezu senkrecht in der gefalteten Membran und zwar, wie der Querschnitt zeigt, immer nur auf der Höhe des Wellenberges.

Legt sich nun die Membran glatt, so gehen die Schuppen, sich der glatt werdenden Membran anlegend, in die wagrechte Stellung über (s. Fig. 4).

Fig. 4.



Dabei ist nun noch zweierlei zu bemerken.

Erstens sind die Schuppenwurzeln in den Querreihen des unentwickelten Flügels sich so nahe gerückt, dass die Hälfte des Querdurchmessers einer Schuppe bedeutend grösser ist, als die Entfernung zweier Schuppenwurzeln von einander. Es könnten also bei einer Zusammenfaltung der Membran die

die Glattlegung der Membran in den beiden Hauptachsen des Flügels gleichmässig erfolgt, so kann sich auch in der relativen Stellung der Schuppen nichts ändern, und es kann, wie am unentwickelten Flügel, so auch während der ganzen Entfaltung eine Verschiebung der Zeichnung nicht eintreten.

Schuppenwurzeln, selbst bei einer Schrägstellung der Schuppen, nicht mehr in einer geraden Linie bleiben, sondern es müssen dieselben eine Wellenlinie bilden. Auf diese Weise bilden die Ursprungsstellen der Schuppen in den Querreihen eine complicirte Wellenlinie, d. h. sie sind abwechselnd höher und tiefer und zugleich abwechselnd wurzelwärts und saumwärts gerückt (s. das Schema Fig. 5). So erklärt sich denn auch, warum in dem genügend dicken Querschnitt (Fig. 2) die Wellenkämme mit den Ursprungsstellen der Schuppen abwechselnd höher und tiefer liegen, während im Querschnitt, Fig. 1, (in der Längsachse des Flügels) alle Wellenkämme gleiche Höhe besitzen.



Fig. 5.

Zweitens fordert eine möglichst raumsparende Zusammenfaltung der ganzen Flügelmasse theoretisch mit Nothwendigkeit, dass die Membranen, welche die Oberseite und Unterseite des Flügels bilden, nicht so gefaltet sein dürfen, dass einem Wellenberge der oberen Membran genau ein Wellenberg der unteren Membran entspricht. Und in der That sehen wir, dass hier eine Verschiebung in den Wellensystemen der Ober- und Unterseite stattfand; noch am vollständig ausgebildeten Flügel lässt sich nach der Entschuppung mit Leichtigkeit erkennen, dass die Reihen der Schuppenwurzeln auf der Ober- und Unterseite sich nicht decken, sondern um ein beträchtliches Stück verschoben sind.

Die Rippen besitzen am unentwickelten Flügel dieselbe Dicke, wie später am fertigen, sind also nur bedeutend kürzer; dementsprechend ist die Membran der Rippen nur in Querfalten gelegt, welche sich später glatt legen, sobald Blut in das Lumen und vor allem Luft in die im Hohlraum der Rippe verlaufende Trachee dringt. Diese Tracheen liegen, wie schon Semper gezeigt hat, im unentwickelten Flügel in Windungen, welche natürlich verschwinden, sobald der Flügel seine Längenausdehnung vollendet hat. Die Querfalten der Rippenmembranen entsprechen genau den Querfalten der übrigen Flügelmembran. Alle Rippen des Schmetterlingsflügels sind, soweit meine Untersuchungen reichen, mit Tracheen versehen, ja es finden sich am Flügel der Puppe mehr Tracheenäste, als am ausgebildeten und diese bilden, worauf ich an anderer Stelle früher schon hingewiesen habe, ein interessantes Object für phylogenetische Untersuchungen.*) Auffallend ist, dass eine

*) Vergl. auch: Adolf, E. Ueber Insectenflügel. Nov. Act. Leop. Carol. XLI. pars II N. 3, 1879 und J. v. Bemmelen, Ueber die Entwicklung der Farben und Adern auf den Schmetterlingsflügeln, Nederl. Dierk. Vereen. II. afl. 4, 1889.

Anzahl von Aesten, z. B. die Dorsaläste und der Theilungsast der Medianzelle bis in das letzte Stadium der Entwicklung ja noch während der Entfaltung des Flügels deutlich vorhanden sind und dann erst atrophiren. Mir scheint, dass diese hartnäckige Persistenz auf Utilitätsmomente zurückzuführen ist, denn es lässt sich sehr wohl denken, dass diese nach der Entfaltung des Flügels zu Grunde gehenden Tracheenäste für die Entfaltung selbst von grossem Nutzen sein können.

Damit kommen wir nun auf die Momente, welche bei der Entfaltung des Flügels thätig sind, und hier habe ich als Resultat meiner Untersuchungen an Schmetterlingen folgende Factoren anzuführen:

I. Capillarität.

So lange die Flügelsäcke in zusammengefaltetem Zustand in der Puppenhülle stecken, sind sie nur zum Theil mit Blut gefüllt. Dieses wird durch Adhäsion zwischen der gehärteten oberen und unteren Membran so gehalten, dass infolge der Faltung der Membranen ein Netzwerk von capillaren Hohlräumen entsteht. Querschnitte durch den unentwickelten Flügel (s. Fig. 1 u. 2) zeigen im Lumen des Flügelsackes abwechselnd Verbindungsstränge zwischen der oberen und unteren Membran und Hohlräume. Die Verbindungsstränge bestehen am Präparat aus eingetrocknetem Blut und lassen sich durch Behandlung mit Kalilauge entfernen, so dass nur die gefalteten Membranen mit den darauf sitzenden Schuppen übrig bleiben. Die aufsaugende Kraft der capillaren Räume ist eine bedeutende, und es wundert mich, dass die Bedeutung derselben für die Entfaltung des Flügels von früheren Beobachtern so vollständig übersehen ist, zumal schon Swammerdam darüber Andeutungen gemacht hatte. Diejenigen, welche dem Einströmen der Säfte eine ausdehnende Wirkung zuerkennen, sprechen immer nur von „Einpressen des Blutes in die Adern“; ein einfacher Versuch aber zeigt, dass, ausser einer treibenden Kraft vom Körper des Thieres her, auch ein Aufsaugen vom Flügel aus thätig ist. Schneidet man einem frisch ausgekrochenen Schmetterling den noch unentwickelten Flügel unter Wasser an der Basis ab, so entfaltet sich, auch abgetrennt vom Körper, der abgeschnittene Flügel selbstständig weiter, und zwar dringt die Flüssigkeit nicht nur in die Hohlräume der Rippen, sondern in alle durch die Faltung der Membranen entstandenen Lücken, was sich durch gefärbte Flüssigkeiten leicht feststellen lässt. Flüssigkeiten, welche

eine stärkere Adhäsion zur Membran haben, wie z. B. Alkohol, bewirken auch eine schnellere Entfaltung des Flügels. Dadurch dass die Glattlegung der Falten an den Rippen langsamer von statten geht, bilden sich auch, ganz wie bei der normalen Entfaltung, die charakteristischen Verkrümmungen der Flügelfläche. Ich habe auch wiederholt den Versuch gemacht, einem zum Auskriechen reifen Schmetterling einen Flügel aus der Puppenhülle herauszupräpariren, abzuschneiden und sich selbständig in Flüssigkeiten entfalten zu lassen, der Erfolg war nahezu derselbe. Die Grössenzunahme des abgeschnittenen Flügels durch capillare Aufsaugung ist allerdings eine beschränkte — der Flügel wächst etwa bis zur halben Grösse an — auch schreitet sie viel langsamer fort, als bei der normalen Entwicklung, wir ersehen aber jedenfalls aus diesen Experimenten, dass wir die capillare Aufsaugung als einen wesentlichen, bei einigen Insecten wie Libellen und Ephemeriden vielleicht wichtigsten Factor zu betrachten haben.

II. Verdrängung des Blutes aus der Körperhöhlung in die Flügel.

A. Sticht man den sich entfaltenden Flügel an einer beliebigen Stelle an, so quillt sofort Blut in Gestalt eines Tropfens aus der Oeffnung. Dieser Tropfen vergrössert sich schnell und zeigt, dass die Flüssigkeit mit einem gewissen Druck in das Flügellumen hineingepresst wird. Die capillare Aufsaugung der Säfte in das Flügellumen wäre jedenfalls allein nicht im Stande, die Intensität der Erscheinung genügend zu erklären. Eine Prüfung der anatomischen Verhältnisse aber lässt nicht den geringsten Zweifel darüber aufkommen, welche Momente hier noch im Spiel sind. Wie schon längst bekannt, zeigen die Haupttracheenstämme bei vielen Insecten blasenartige Erweiterungen, die sogenannten Tracheenblasen. Diese sind, wie ich mich an Vertretern verschiedener Familien der Lepidopteren überzeugt habe, bisweilen nur unbedeutend oder gar nicht entwickelt, oft aber von beträchtlicher Grösse. Besonders stark entwickelt zeigen sie sich bei Arten, die sich durch grosse Flugfähigkeit auszeichnen, und dieser Umstand lässt es uns fraglos erscheinen, dass sie beim Fluge die Rolle eines aërostatischen Apparates übernehmen. An Sphingiden welche im Fluge begriffen sind, habe ich die Tracheenblasen immer stark mit Luft gefüllt gefunden. Die Form, in welcher die Tracheenblasen auftreten, ist eine höchst mannigfaltige;

in der Regel sind es blasenförmige interstigmatale Anschwellungen der beiden Hauptlängsstämme, welche zu beiden Seiten den Körper durchziehen. Die Gestalt der Blase ist bald kugelig (*Arctia Caja*) bald birnförmig oder lang eiförmig (*Sphinx Ligustri*, *Smerinthus Populi*). In collebirtem Zustande zeigt sie, um einige Beispiele anzuführen, im dritten Abdominalsegment bei *Arctia Caja* einen Durchmesser von 4,5 mm. bei *Smerinthus Populi* 6 mm. bei *Sphinx Ligustri* in luftgefülltem Zustande 8,5 mm im Längsdurchmesser und 6,5 mm im Querdurchmesser. Die stärkste Ausbildung findet sich in der vorderen Hälfte des Abdomens, etwa im dritten und vierten Segment desselben. Die Hauptlängsstämme der Tracheen setzen sich aus diesen erweiterten Röhren zusammen, welche von Segment zu Segment, von einem Stigma zum andern, hinziehen und es ist auf diese Weise im Grunde genommen die Continuität der Tracheenlängsstämme nur eine scheinbare. Denn in den Tracheenbüscheln, welche von jedem Stigma ausstrahlen, bilden diese Aeste ganz gesonderte Rohre mit Verschlussbügeln, wie sie von Landois*) beschrieben und abgebildet sind. An demselben Thier kann man in der Reihe der Abdominalsegmente bisweilen alle Formen vom einfach gleichmässigen Rohr bis zur kugelig erweiterten Blase antreffen. Lateraläste gehen von den Tracheenblasen ebenso ab, wie von den einfachen Längsrohren. Ohne auf das Detail näher einzugehen, will ich nur noch erwähnen, dass Vertreter einzelner Gruppen, wie z. B. *Hepialus Humuli* keine derartigen Erweiterungen der Längsstämme zeigen, dafür sind aber die feineren Tracheenäste, welche die im Abdomen liegenden Organe umspinnen, an unzähligen Stellen zu kleinen Bläschen erweitert.

Es liegt nun auf der Hand, dass die Tracheenblasen des Abdomens, wenn sie während der Entfaltung mit Luft angefüllt werden, die den Abdominalraum anfüllenden Säfte nach vorn treiben müssen, sobald die Muskulatur des Abdomens sich contrahirt. Im obenerwähnten Stadium II der Entwicklung habe ich nun feststellen können, dass die Aufblähung des Hinterleibes durch Luftanfüllung der Trachealblasen hervorgerufen wird. Besonders an Sphingiden setzen dieselben durch ihre exorbitante Grösse in luftgefülltem Zustande in Erstaunen. Bei einigen Arten scheint eine wiederholte Luftanfüllung und Entleerung in die seitwärts abgehen-

*) H. Landois, Der Stigmenverschluss bei den Lepidopteren, Reichert's und du Bois-Reymond's Archiv 1866, p. 41, Taf. II.

den Aeste stattzufinden. Bei *Sphinx Ligustri* fand ich in einer Anzahl von Fällen die im fünften und sechsten Abdominalsegment gelegenen Blasen mit Luft gefüllt, während die pralimal gelegenen noch collabirt waren; es wäre demnach möglich, dass die Luftanfüllung der Blasen an den hinteren Segmenten beginnt und nach vorn fortschreitet. Wiewohl dies der natürlichste Modus wäre, so wage ich doch nicht, darin die Regel zu sehen, da mir noch zu wenig eclatante Fälle vorlagen. Bei *Lasiocampa Quercifolia* geht zuerst die Entfaltung der Hinterflügel vor sich und erst wenn diese vollständig entwickelt sind, beginnt die Entfaltung der Vorderflügel. Dies spricht für ein allmähliches Vordringen der Säfte in den Thoracalraum.

B. In gleicher Weise wie die Tracheenblasen functionirt der Saugmagen, der auch als aërostatisches Organ von grosser Wichtigkeit beim Fluge zu sein scheint. Derselbe ist im Stadium II. (siehe oben) immer in luftgefülltem Zustande anzutreffen. Bei den Rhopaloceren übernimmt er die Hauptrolle bei der Verdrängung der Säfte aus dem Abdomen. Ebenso tritt bei einem Fehlen grösserer Tracheenblasen, der Saugmagen compensatorisch bei denjenigen Arten ein, die trotz verkümmertener Mundtheile eine deutliche Ausbildung desselben zeigen.

III. Eindringen von Luft in die Tracheen der Flügel.

Das Hineinpressen von Luft in die Flügeltracheen spielt jedenfalls auch eine wichtige Rolle bei der Entfaltung. Es werden dadurch die Windungen der Tracheenrohre gerade gelegt und die Flügeladern so aus ihren Querfalten gebracht. Experimentell ist das Hineintreiben von Luft in die Tracheen des noch unentwickelten Flügels schwer zu bewerkstelligen, doch lässt sich derselbe Effect dadurch erreichen, dass man die wenige in den Tracheen enthaltene Luft bei der reifen Puppe stark ausdehnt. Ich nahm zu dem Zweck Puppen (*Pieris Brassicae*) welche dem Auskriechen nahe waren, durchschneid vorsichtig die Chitinhülle am Rande der Flügelscheide und warf dann die Puppe in kochendes Wasser. Die durch die plötzliche Erwärmung ausgedehnte Luft der Flügeltracheen legte nun die vorher gewundenen Tracheen gerade aus, und es entstand eine derartige Vergrösserung der Flügelfläche, dass dieselbe weit aus den Flügelscheiden heraustraten. So-

bald die Wirkung der Wärme aufhörte, traten die Flügel vermöge der Elastizität der Membran wieder in die Flügelscheiden zurück.

Daraus geht nun, wie mir scheint, hervor, dass das Hineintreiben von Luft in die Flügeltracheen auch ein wirk-samer Faktor bei der Entfaltung des Flügels ist.

Wendet man nun die hier an Schmetterlingen ge-wonnenen Resultate auf die übrigen Insectenordnungen an, so wird sich je nach den anatomischen Verhältnissen der eine oder andere der hier besprochenen Factoren als der wicht-igere erweisen. In jedem Falle aber dürfte die capillare Aufsaugung von Seiten des Flügels eine hervorragende Rolle spielen.

Reval, Juni 1890.

Erklärung der Abbildungen.

- Fig. 1. Querschnitt durch den unentwickelten Flügel von *Pieris Brassicae*. Der Schnitt ist in der Längsachse des Flügels geführt.
- Fig. 2. Querschnitt, senkrecht zur Längsachse durch den-selben Flügel c. 160fache Vergrößerung.
a) obere, b) untere Membran des Flügels, c) capillare Hohlräume, die netzartig zwischen beiden Membranen liegen, d) Schuppen, e) Schuppenwurzeln, f) Blut.
- In Fig. 1 sind die Schuppen der Länge nach, in Fig. 2 quer durchschnitten (die gezähnelten Ränder der Schuppen-bruchstücke in Fig. 2 sind durch die Längsleisten der Schuppen bedingt.)
- Fig. 3. Ein Stück der oberen Flügelmembran mit den Schuppen fertig entwickelter Flügel (*Sphinx Ligustri*). Die Entfernung der Schuppenwurzeln von einander ist in den Längsreihen grösser als in den Querreihen.
- Fig. 4. Schema der Membranfaltung und Stellung der Schuppen zur Membran, a) am unentwickelten Flügel, c) am fast vollständig entfalteten.
- Fig. 5. Schema für die Stellung der Schuppenwurzeln am unentwickelten Flügel. Die mit einem * versehenen Ursprungsstellen der Schuppen sind basalwärts gerückt und zugleich höher liegend.
- Fig. 1, 2 und 3 sind genau nach der Natur gezeichnet, die Zeichnungen verdanke ich der Freundlichkeit des Herrn Dr. E. Krong.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Deutsche Entomologische Zeitschrift "Iris"](#)

Jahr/Year: 1891

Band/Volume: [4](#)

Autor(en)/Author(s): Petersen Wilhelm

Artikel/Article: [Die Entwicklung des Schmetterlings nach dem Verlassen der Puppenhülle 199-214](#)