

Über die Häutung und über einige Elemente der Haut bei den Insekten.

Von

W. Plotnikow

St. Petersburg.

Mit Tafel XXI, XXII und 6 Figuren im Text.

Vor drei Jahren hat mir Herr Prof. CHOLODKOVSKY vorgeschlagen den Häutungsprozeß bei Insekten hauptsächlich in histologischer Hinsicht zu erforschen.

Die vorliegende Arbeit ist nun ein Versuch, die genannte Aufgabe zu lösen und hat zu ihrem Gegenstand einige Vertreter der holometabolen Insekten.

Ich teile meine Arbeit in einen allgemeinen und einen speziellen Teil. Im ersten Teil betrachte ich solche Häutungserscheinungen, die bei allen Insekten und überhaupt Arthropoden gleich sind, — nämlich die Separation der alten Cuticula vom Hypoderma, die Exuvialflüssigkeit, das Wachstum der neuen Cuticula, die Härchenentwicklung und das Abwerfen der alten Cuticula. Der zweite Teil ist der Untersuchung der Exuvialdrüsen gewidmet.

I. Allgemeiner Teil.

A. Die Separation der alten Cuticula vom Hypoderma.

Beim Betrachten der zum Abwerfen bestimmten Cuticula des sich häutenden Insekts habe ich gefunden, daß die unterste (tiefste) Schicht derselben sich mit Hämatoxylin (DELAFIELD) und Hämalaun (MAYER) intensiv färben läßt (Fig. 1 und 35 c).

Obgleich nun die genannte Schicht bei den letzten Häutungen besonders deutlich hervortritt, ist sie auch bei früheren Häutungen leicht zu unterscheiden.

Erwachsene Larven von *Tenebrio molitor*, mittelgroße Raupen und Puppen von *Bombyx mori*, *Oeneria*, *Orgyia*, *Sphinx* u. a. und Puppen von *Chrysopa*, Coccinelliden, Chrysomeliden u. a. können dafür schöne Beispiele liefern.

Diese Schicht liegt an der Innenseite der abzuwerfenden Cuticula und überzieht alle Fortsetzungen derselben, nämlich die Cuticula der Tracheen, des vorderen und hinteren Darmes und der Ausführungsgänge verschiedener Drüsen.

Man muß aber diese Schicht von den innersten Schichten der eigentlichen Cuticula, die sich zuweilen ebenfalls mitfärben, streng unterscheiden. Der Bequemlichkeit halber wollen wir diese Schicht, nach ihrer Färbungsfähigkeit, die »plasmatische« Schicht nennen, zumal da auch PAUTEL¹ dieselbe als umgewandeltes Protoplasma der Hypodermiszellen ansieht.

Wenn die Cuticula und das Hypoderma zufällig auseinander gehen und dabei die bereits entwickelte »plasmatische« Schicht zerreißen, sieht man auf den Querschnitten der betreffenden Stelle, daß von der Innenseite der alten Cuticula, sowie von der Außenseite des Hypoderma fetzenartige Fortsätze nach innen, beziehungsweise nach außen sich erstrecken (Fig. 2 c). Dabei scheint es, als ob zwischen der Cuticula und dem Hypoderma eine dünne, aus flüssigen Eiweißstoffen bestehende Schicht sich befinde. Dieser Eindruck wird noch dadurch verstärkt, daß sich in den Falten der neuen Cuticula Ansammlungen der »plasmatischen« Schicht bilden (Fig. 48). Auch in den Tracheen der hinteren Segmente habe ich zwischen der alten und neuen Cuticula der sich häutenden *Oeneria*-Raupen ähnliche Ansammlungen eines färbbaren Stoffes bemerkt (Fig. 3). Sie stehen auch hier mit der unter der alten Cuticula gelagerten »plasmatischen« Schicht in unmittelbarer Verbindung.

Diese Ansammlungen der »plasmatischen« Schicht sind aber von einem ebenfalls färbungsfähigen, in der Exuvialflüssigkeit sich befindenden Eiweißstoff zu unterscheiden.

Die soeben beschriebene »plasmatische« Schicht scheint nun bei den Raupen gerade zur Zeit aufzutreten, wo bei ihnen die Erstarrungsperiode anfängt. Ich habe eine erstarrte Larve von *Tenebrio molitor* untersucht, die gerade im Stadium der Bildung der erwähnten Schicht sich befand.

¹ PAUTEL, Sur le clivage de la cuticule, en tant que processus temporaire ou permanent. Compt. Rend. CXXVI. 1898.

Die »plasmatische« Schicht ist in diesem Stadium vom Hypoderma deutlich abgegrenzt (Fig. 12), färbt sich mit Hämatoxylin stärker als die letztere und zeigt auch etwas von der für die Cuticula charakteristischen horizontalen Schichtung und feiner senkrechten (hier aber kaum merkbaren) Streifung. Die senkrechte Streifung ist in diesem Falle auch in den Hypodermiszellen sichtbar (Fig. 12).

PAUTEL, der die Häutung bei *Thrixion* beobachtet hatte, sagt folgendes darüber: »lorsque doit s'organiser la cuticule de remplacement, le siège du travail cuticulogène se transporte plus profondément; la nouvelle couche cuticulaire ne se formant pas immédiatement au-dessous des anciennes, mais à une certaine distance, tandis que la couche protoplasmatique interposée aux deux feuillets ainsi séparés devient brillante, molle et homogène, comme si les trabécules du reticulum s'y resorbaient progressivement. Cette couche constitue une sorte de magma de remplissage dans laquelle la cuticule nouvelle peut librement développer des tubercules ou des piquants, la cuticule ancienne étant simplement jetée à la manière d'un pont sur les parties saillants.«

PAUTEL hält also die »plasmatische« Schicht für einen umgewandelten Teil des Hypoderma.

Die Eigenschaften der »plasmatischen« Schicht machen die Annahme wahrscheinlich, daß diese Schicht die Bewegungen des Hypoderma unter der Cuticula erleichtert; darin besteht, glaube ich, ihre Hauptrolle. Sie begünstigt eine Faltenbildung beim Vergrößern der Oberfläche der neuen Haut, beseitigt das Reiben beim Herausziehen der alten Cuticula aus den Tracheen und Ausführungsgängen der Drüsen usw. Anfänglich erfüllt sie diese Rolle allein und ganz selbständig, später aber wirkt sie mit der Exuvialflüssigkeit zusammen.

Da aber die neue Cuticula mit ihren Anhängen sich eben erst gleichzeitig mit der Ansammlung der Exuvialflüssigkeit zu bilden anfängt, so kann die »plasmatische« Schicht nicht als das angesehen werden, was PAUTEL als »magma de remplissage« bezeichnet.

Wir können wohl annehmen, daß die »plasmatische« Schicht bei der Häutung aller Arthropoden gebildet wird. Nach WAGNER¹ Beobachtungen trennt sich bei Spinnen die neue Cuticula von der alten ab, indem sie eine dünne »elastische« Unterschicht derselben mit sich fortreißt. Wie wir weiter sehen werden, kann auch die »plasmatische« Schicht bei den Insekten unter dem Einflusse der

¹ WL. WAGNER, Beobachtungen über die *Araneina*. Arbeiten der St. Petersburg Gesellschaft der Naturforscher. Bd. XXI. 1890. (Russisch.)

zwischen derselben und der alten Cuticula eindringenden Exuvialflüssigkeit auf der Außenseite der neuen Cuticula haften bleiben.

B. Die Exuvialflüssigkeit.

Es wurde von vielen Forschern bei den Insekten und überhaupt bei den Arthropoden während der Häutung eine Ansammlung der Flüssigkeit unter der alten Cuticula bemerkt, deren Herkunft aber nur für die Insekten mehr oder weniger erklärt worden ist.

E. VERNON¹ war der erste, der nachgewiesen hat, daß wenigstens die von ihm bei den Raupen von *Bombyx mori* entdeckten Hautdrüsen an der Bildung der Exuvialflüssigkeit teilnehmen.

Später sind die VERNONSCHEN Drüsen von E. HOLMGREN² bei mehreren Macrolepidoptera-Raupen gefunden.

Diese Drüsen scheiden periodisch das Sekret aus, das sie bei den Häutungen in den Raum zwischen der alten Cuticula und Hypoderma ergießen.

Neulich fand TOWER³ bei Larven von *Leptinotarsa 10-lineata*, daß die Exuvialflüssigkeit bei den früheren Häutungen durch die haarbildenden Zellen abgesondert werden soll; in den zwei letzten Larvenstadien sollen aber alle Härchen verloren gehen, während die Zellen derselben als große einzellige Exuvialdrüsen bestehen bleiben.

Meine Beobachtungen über die Exuvialdrüsen einiger Chrysomeliden- und Coccinelliden-Larven, worauf wir noch später zu sprechen kommen, stimmen mit den Angaben von TOWER nicht überein. Ich habe nämlich gefunden, daß bei diesen Larven in allen Lebensaltern wohl gesonderte Exuvialdrüsen, ebenso wie Härchen existieren. Die haarbildenden Zellen aber scheinen gar keinen Anteil an der Bildung der Exuvialflüssigkeit zu nehmen.

Außerdem werde ich unten noch einige neue Exuvialdrüsen beschreiben, die bei Larven einiger Insekten (nämlich *Tenebrio molitor*, einer *Chrysopa*-Art, einer Mikrolepidopteren-Art und einer Nematiden-Art) vorkommen. Ich zweifle auch nicht, daß bei weiteren Untersuchungen Exuvialdrüsen auch bei andern Insektenordnungen sich finden werden.

¹ E. VERNON, Di una serie di nuovi organi escretori scoperti nel filugello. R. Staz. bacol. di Padova. 1890.

² E. HOLMGREN, Studier öfver hudens och de körtelartade hudorganens. . . Kongl. Sven. Vetensk. Acad. Handl. Bd. XXVII. 1895.

³ W. TOWER, Observations on the structure of the exuvial glands. Zool. Anz. 1902.

An dieser Stelle halte ich auch für nötig, auf die merkwürdige Tatsache hinzuweisen, daß die Exuvialdrüsen nach dem Larvenleben verschwinden; die bei der Puppenhäutung entstehende Exuvialflüssigkeit muß also auf irgend eine andre Weise sich bilden.

Schon bei der letzten Häutung der Raupen von *Orgyia* und *Bombyx mori* bemerkte ich das Erscheinen der Vacuolen in den Hypodermazellen. Man kann diese Erscheinung auch bei früheren Häutungen beobachten, aber sie ist dann bei weitem nicht so deutlich.

Die winzigen Vacuolen befinden sich dicht unter der äußeren Oberfläche des Hypoderms und bilden also eine oberflächliche Vacuolarschicht (Fig. 4). Zwischen den kleinen Vacuolen kommen auch größere vor; sowohl diese, als jene befinden sich auch innerhalb der Hypodermazellen.

Bei der Verpuppung der Larven von *Tenebrio molitor* und bei den Chrysomeliden fand ich ebenfalls die Vacuolenschicht und die einzelnen Vacuolen in den Hypodermazellen (Figg. 35, 47).

Bei den sich häutenden Puppen von *Papilio podalirius* und *Orgyia* sind die Vacuolen viel größer (Fig. 5).

Ich muß hier aber bemerken, daß ich die Vacuolarisation nicht gleichzeitig in dem gesamten Hypoderma, sondern nur auf einzelnen Strecken desselben beobachtet habe, woraus offenbar zu schließen ist, daß dieselbe entweder nur stellenweise, oder jedenfalls nicht überall gleichzeitig vacuolarisiert wird.

Da die Vacuolen offenbar eine Flüssigkeit enthalten, so ist es wohl möglich, daß PAUTEL¹, wenigstens zum Teil, recht hat und daß das Hypoderma eine der Quellen der Exuvialflüssigkeit bildet.

Wie aus dem Vorhergehenden erhellt, erscheinen die Vacuolen in den Hypodermazellen nicht nur bei den Larvenhäutungen, wo die Exuvialdrüsen vorhanden sind, sondern auch bei der Puppenhäutung, wo keine Exuvialdrüsen existieren.

Es ist sehr möglich, daß es noch eine dritte Quelle der Exuvialflüssigkeit gibt.

Nach VÉRON'S² Forschungen über die Seidenraupe besteht nämlich die zwischen den beiden Cuticulae der sich häutenden Raupe befindliche, von den Exuvialdrüsen abgesonderte Flüssigkeit bis zur vierten Häutung aus einer Lösung oxalsaurer Salze, während bei den darauffolgenden Häutungen — also bei der Entstehung der Puppe und der Imago — dieselbe harnsaure Salze enthält. Ganz ebenso ver-

¹ l. c.

² l. c.

hält sich aber auch der Inhalt der MALPIGHISCHEN Gefäße in verschiedenen Lebensperioden des Insekts.

Bei meinen Untersuchungen über die Häutung der Seidenraupe und anderer Raupen habe ich niemals in den VERNON'SCHEN Drüsen Kristalle gefunden. Dafür gelang es bei der zweiten Häutung der Seidenraupe oxalsauren Kalk außerhalb dieser Drüsen zu finden. Als die neue Cuticula noch sehr dünn war, konnte ich zwischen den Cuticulae keine Spur von Kristallen dieses Salzes sehen, während dagegen die MALPIGHISCHEN Gefäße mit denselben überfüllt waren; später — vor dem Ende der Häutung — erscheinen die Kristalle des oxalsauren Kalks zwischen den beiden Cuticulae in großer Menge, die MALPIGHISCHEN Gefäße sind aber von denselben fast vollständig frei. Die zwischen den Cuticulae befindlichen Kristalle erscheinen hier in der Form länglicher Platten mit abgerundeten Enden; außerdem kamen auch aus etwas kleineren Platten zusammengesetzte Drusen vor (Fig. 6). Daß die betreffenden Kristalle aus oxalsaurem Kalk bestanden, zeigte mir ihre Unlöslichkeit in Essigsäure. In den VERNON'SCHEN Drüsen habe ich dieselben weder in der ersten, noch in der zweiten der obenerwähnten Häutungsperioden beobachtet.

Das Erscheinen der Kristalle zwischen den Cuticulae und das gleichzeitige Verschwinden derselben in den MALPIGHISCHEN Gefäßen sprechen zugunsten der von TICHOMIROW¹ geäußerten Meinung, daß die in dem Raume zwischen den beiden Cuticulae befindliche Flüssigkeit aus den MALPIGHISCHEN Gefäßen stammen kann, indem dieselbe zwischen dem Epithel des Hinterdarmes und seiner Chitintima sich ansammelt und unter die Haut vordringt. Wenn das wirklich der Fall ist, so geschieht es jedenfalls nur zu der Zeit, wo die Häutung bald zu Ende ist.

Die Exuvialflüssigkeit enthält auch, wie schon oben kurz erwähnt wurde, einen färbbaren Eiweißstoff. Große Ansammlungen dieses Stoffes sind zwischen den neugebildeten zahlreichen Härchen der Larven von *Ocneria* und *Orygia* zu beobachten. Wenigstens teilweise wird dieser Stoff von den VERNON'SCHEN Drüsen ausgeschieden. Ich habe nämlich bei *Bombyx mori*, *Ocneria* u. a. beobachtet, daß die Vacuolen einiger VERNON'SCHEN Drüsen mit färbungsfähigem körnigem Stoffe angefüllt waren.

Jetzt wollen wir zu erklären versuchen, wie die Flüssigkeit unter die separierte alte Cuticula eindringt. Noch bevor die Bildung der

¹ A. TICHOMIROW, Grundzüge des praktischen Seidenbaues. Moskau 1895. (Russisch.)

neuen Cuticula angefangen hat, wird schon die alte Cuticula unter dem Einflusse der Flüssigkeit vom Hypoderma abgehoben. In der Regel dringt die Exuvialflüssigkeit zwischen das Hypoderma und die »plasmatische« Schicht ein, wobei gewöhnlich ein unbedeutender Teil der letzten am Hypoderma haften bleibt (Fig. 1 c). Es geschieht aber manchmal, daß der größere Teil, ja sogar die ganze »plasmatische« Schicht, auf der Seite des Hypoderma liegen bleibt.

Das Eindringen der Exuvialflüssigkeit geschieht, wie es auch PAUTEL¹ beschrieben hat, in folgender Weise: in der »plasmatischen« Schicht erscheinen Vacuolen, die in horizontaler Richtung gegeneinander wachsen und sich miteinander vereinigen.

Mit der Ansammlung der Flüssigkeit bildet sich also zwischen der Cuticula und dem Hypoderma ein freier Raum für das Wachsen der Härchen, Cuticulardörnchen u. dgl.

Die Ansammlung der Exuvialflüssigkeit dauert bis zum Abwerfen der alten Cuticula; zu gleicher Zeit bildet sich die neue Cuticula.

Die Exuvialflüssigkeit, die in erster Linie zum Abschieben der alten Cuticula bestimmt ist, dient zugleich auch zum Erweichen derselben und kann in einigen Fällen sogar den größten Teil derselben auflösen. Der alte Panzer des Flußkrebsees nimmt, nach BRAUNS² Beobachtungen, in der Dicke ab und wird ärmer an Kalksalzen. Bei Diplopoden (nach VERHOEFF³) wird die Cuticula vor dem Abwerfen weich und dünner; das Erweichen geschieht infolge der unter dem Einflusse der Harnsäure entstandenen Auflösung des Kalkes. Bei der Larve von *Tenebrio molitor* habe ich die zum Abwerfen bestimmte Cuticula, mit Ausnahme der pigmentierten Oberschicht und des unter derselben liegenden unbedeutenden Teils, vernichtet gefunden (Fig. 36). Auf den Querschnitten der mit Sublimat und Essigsäure fixierten und mit Karmin gefärbten Larven sieht man, daß an der Stelle des vernichteten Teils der Cuticula, ein gefärbter körniger Streifen bleibt, der, wie es scheint, nichts andres ist, als ein Produkt der Auflösung der alten Cuticula.

Das Erweichen und das Verdünnen der Cuticula habe ich auch bei den sich häutenden Puppen von *Papilio podalirius* beobachtet.

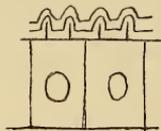
¹ l. c.

² M. BRAUN, Über die histologischen Vorgänge bei der Häutung von *Astacus fluviatilis*. Arb. Zool.-Zoot. Inst. Würzburg. Bd. II. 1875.

³ VERHOEFF, Die Häutung der Diplopoden. Ref. in Zool. Centralbl. 1901.

C. Die Bildung und der Bau der Cuticula.

Ich habe bei *Oeneria*-Raupen in dritter Häutung nur zwei Schichten oder Lamellen der neuen Cuticula beobachtet. Stellenweise waren diese Lamellen zufällig voneinander getrennt und beide trugen Dörnchen; daraus kann man schließen, daß die unteren Dörnchen innerhalb der Dörnchen der oberen Lamelle steckten. Bei den Raupen von *Bombyx mori* sieht man deutlich, daß die Fortsätze der Hypodermazellen in die Höhle der Dörnchen sich erstrecken (Fig. 7). Das beweist uns, daß die Bildung der jungen Cuticula durch das Ablagern der Cuticularlamellen auf der Oberfläche der Hypodermazellen und der Fortsätze derselben geschieht (Textfig. 1).



Textfig. 1.

Mit dem Wachsen der Cuticula verlängern sich auch die Fortsätze. Zu gleicher Zeit nähern sich die Fortsätze jeder Hypodermazelle basalwärts allmählich aneinander und bilden zuletzt ein kompaktes Stielchen. Auf diese Weise entstehen an den Hypodermazellen büschelförmige Fortsätze (je ein Fortsatz an jeder Zelle), die sich in der horizontal geschichteten Cuticula in senkrechter Richtung lagern (Fig. 8). Die Spitzen der ursprünglichen Fortsätze lassen sich mit Hämatoxylin nicht färben, dagegen sind der Stiel und die Basen der ursprünglichen Fortsätze färbungsfähig. Zwischen den färbbaren und den färbungsunfähigen Teilen läßt sich keine scharfe Grenze führen. Bei den erwachsenen Raupen von *Smerinthus* habe ich in der Cuticula gleiche Bildungen beobachtet, die sich von den soeben beschriebenen nur dadurch in ihrem Aussehen unterscheiden, daß die einzelnen ursprünglichen Fortsätze mehr gleichmäßig miteinander verschmelzen.

E. HOLMGREN¹ beobachtete in der Cuticula der Abdominalfüßchen der Raupe von *Smerinthus ocellatus* (für meine Präparate habe ich die Haut des Rückens verwendet) fadenförmige Fortsätze der Hypodermazellen, die in der Richtung der Cuticulardörnchen gestreckt waren, wobei einzelne Fäden in diesem Falle basalwärts zu einem allgemeinen Stiel sich nicht vereinigten.

In einem andern Falle, wo jedes Cuticulardörnchen einer Hypodermazelle entsprach, hat HOLMGREN gefunden, daß die Fortsätze jeder Zelle in der Richtung der Dörnchenspitze sich einander näherten.

¹ l. c.

Ähnliche Zellenfortsätze, wie bei *Bombyx*-Raupen, habe ich auch in der Haut einer Syrphiden-Larve beobachtet; von einer Hypodermazelle gehen hier aber mehrere Fortsätze (Fig. 10) aus, die jedoch in diesem Fall von der Anwesenheit der Cuticulardörnchen nicht abhängig sind.

Beim Untersuchen der fast fertigen Cuticula einer Larve von *Tenebrio molitor* habe ich folgende Beziehungen zwischen der Cuticula und dem Hypoderma beobachtet. Von den Hypodermazellen geht eine Menge fadenförmiger Fortsätze aus, die eine Strecke lang auch im Protoplasma der Zellen sich verfolgen lassen (Fig. 11). Sie erstrecken sich in der Cuticula fast bis zur äußeren Oberfläche derselben hindurch, wie es wenigstens aus der feinen vertikalen Streifung der Cuticula zu erschließen ist. Bei der zufälligen Trennung der Cuticula vom Hypoderma in diesem Stadium behält oft das letztere seine fadenförmigen Fortsätze, von welchen dasselbe, wie mit langen und dichten Flimmerhaaren besetzt ist.

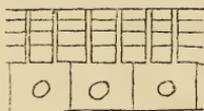
Bei Nematiden-Larven und bei den Puppen von *Orgyia*, *Oeneria*, *Sphinx*, *Smerinthus* wird die jüngste, unterste, sich von der übrigen jungen Cuticula leicht trennende Lamelle durch die protoplasmatischen Fäden, die eine Strecke lang in Hypodermazellen sichtbar sind, durchdrungen. Auf ihrer äußeren Oberfläche sind die Cuticulardörnchen nicht zu sehen (Fig. 13). Der obere dicke Teil der jungen Cuticula hat eine merkliche vertikale Streifung: die protoplasmatischen Fäden sind hier bereits cuticularisiert. Die Cuticularsubstanz lagert sich also auf der Oberfläche des Hypoderma ab, während dieselbe auf der Oberfläche der fadenförmigen Fortsätze nicht abgesondert wird, d. h. in der Cuticula sind Kanäle vorhanden, in welchen die erwähnten fadenförmigen Fortsätze sich lagern; die letzteren cuticularisieren sich allmählich von den Distalenden proximalwärts.

Ich habe keine horizontale Schichtung in der Cuticula von *Nematus*-Larven und in der jungen Cuticula der Puppen von *Smerinthus*, *Orgyia* und der Larven von *Tenebrio molitor* beobachtet; in der fast fertigen Cuticula der Puppen von *Papilio podalirius*, *Sphinx* und der Larve von *Tenebrio* ist aber diese Schichtung ebensogut wie die senkrechte Streifung zu sehen. Aber auch bei den erstgenannten Insekten muß die Cuticula horizontal geschichtet sein, worauf schon das leichte Trennen der unteren Lamelle von der übrigen Cuticula hinweist. Das Ablagern der Cuticularlamellen bei den genannten Insekten scheint mir mit dem hier beigegebenen Schema (Textfig. 2) ausgedrückt werden zu können. Es geschieht wahrscheinlich nach

diesem Schema auch die sukzessive Bildung der Lamellen in den unteren Schichten der Cuticula der Raupen von *Bombyx*, *Oeneria*, *Sphinx* u. a.

Wollen wir jetzt den Bau der fertigen Cuticula bei einigen Insekten betrachten.

Auf dem Rücken der Larve von *Tenebrio molitor* bildet die oberste Schicht der Cuticula eine stark lichtbrechende, strukturlose Membran (Fig. 12 e). Die unmittelbar unter dieser Membran liegende Cuticula ist bis in eine gewisse Tiefe diffus gelblichbraun pigmentiert; sie ist



Textfig. 2.

sehr fest und zeigt eine deutliche senkrechte Streifung. Der übrige nicht pigmentierte Teil der Cuticula (der als ihr Hauptteil betrachtet werden kann) ist ungefähr 10—12mal so dick als die pigmentierte Schicht. Außer der senkrechten Streifung ist hier auch eine horizontale Schichtung deutlich zu sehen. Dieser dicke Teil besteht aber eigentlich aus zwei Schichten, die keine scharfe Grenze zwischen sich ziehen lassen; die Lamellen der unteren Schicht sind gröber, als diejenigen der oberen Schicht (was an der mit Kalilauge behandelten Cuticula sich besonders deutlich erkennen läßt) und sind weicher als die letzteren.

An den Stellen, wo die Cuticula Falten bildet, — wie z. B. an der Grenze der Rücken- und Bauchschilder und zwischen den Segmenten, — trägt die obere, lichtbrechende Cuticularmembran harte pigmentierte kegelförmige Bildungen (Fig. 15), die in der dieselben umgebenden weicheren Cuticula eingeschlossen und deren Spitzen nach innen gerichtet sind. Diese Bildungen stellen also eine Art von innerer Skulptur der Cuticula dar und entsprechen einzelnen voneinander getrennten Teilchen der harten pigmentierten Schicht der Cuticula. Stellenweise fehlt in der Cuticula die pigmentierte Schicht, so daß nur die lichtbrechende Membran und die pigmentlose Hauptmasse der Cuticula beständig vertreten sind.

Fast dasselbe läßt sich auch von der Cuticula der Puppen von *Sphinx ligustri*, *Smerinthus*, *Papilio podalirius* u. a. (vgl. Fig. 14) sagen.

Von der Fläche betrachtet läßt die Cuticula der Larve von *Tenebrio molitor* eine Einteilung in kleine sechseckige, durch sehr feine helle Grenzen voneinander geschiedene Felder beobachten.

Die Cuticula der von mir beobachteten Raupen weist ebenfalls eine oberflächliche, dünne stark lichtbrechende Lamelle auf, die an dem Bau der Cuticularörnchen teilnimmt.

Während aber die Cuticula der härchentragenden Warzen bei erwachsenen *Oeneria*-Raupen eine harte pigmentierte oberflächliche Membran bildet, ist bei denselben Raupen im ersten Lebensalter die ganze Cuticula der Warzen hart und pigmentiert (Fig. 33 p). In der Regel liegt unter der dünnen äußerlichen Membran der Cuticula eine pigmentlose, aus horizontalen Lamellen bestehende Schicht, in welcher senkrechte cuticularisierte Fortsätze der Hypodermazellen in Bündeln gelagert sind (Fig. 9). Es sind also auch bei den Raupen nur zwei Schichten der Cuticula beständig zu finden, nämlich eine oberflächliche Membran und eine untere dickere Schicht.

Von der Fläche betrachtet zeigt sich die Cuticula der erwachsenen Raupen von *Smerinthus* in ihren obersten Schichten durch undeutliche helle Grenzen in kleine Felder eingeteilt; die Grenzen sind als Zwischenräume der Distalenden der einzelnen soeben erwähnten Bündel zu betrachten.

Bei einer Syrphiden-Larve ist ebenfalls eine äußerliche, ziemlich dicke, stark lichtbrechende Membran der Cuticula zu beobachten; unter derselben liegt die geschichtete, bündelartig gruppierte cuticularisierte Fortsätze der Hypodermazellen enthaltende Cuticularsubstanz.

Die Cuticula der von mir untersuchten Insekten besteht also aus einer oberen stark lichtbrechenden Membran und einer unteren lamelösen Schicht, welche die Hauptmasse der Cuticula bildet. In dieser unteren Schicht sind entweder einzelne senkrechte Fasern, oder senkrechte bündelartige Bildungen eingeschlossen. Diese und jene stellen cuticularisierte Fortsätze der Hypodermazellen dar. Die Lamellen der unteren Schicht legen sich um so enger aneinander, je näher dieselben zur Oberfläche zu liegen kommen, so daß zuletzt die Grenzen der Lamellen sich fast vollständig verlieren. Stellenweise werden die obersten Lamellen sehr hart und sind ebenso wie die äußere Membran pigmentiert, oder aber es bleiben dieselben farblos, so daß allein die äußere Membran pigmentiert wird. Das Hartwerden und die Pigmentierung sind aber nicht überall gleichmäßig verbreitet und können sogar in benachbarten Strecken der Cuticula eine verschieden große Zahl von Lamellen derselben einnehmen (vgl. über die innere Skulptur).

Jetzt will ich über die physiologische Bedeutung einzelner Elemente der Cuticula einige Worte sagen.

M. BRAUN¹ hat den Cuticulardörnchen eine ursprüngliche Be-

¹ l. c.

deutung in der Häutung zugeschrieben; sie dienen, nach seiner Meinung, zur mechanischen Ablösung der abzustreifenden Cuticula von dem Hypoderma. Dagegen muß ich bemerken, daß bei den Insekten, wo die Bildung der »plasmatischen« Schicht und der Exuvialflüssigkeit dem Erscheinen der Cuticulardörnchen vorausgehen, diese Dörnchen eine solche Bedeutung nicht haben können. Außerdem sprechen gegen die BRAUNSCHE Auffassung noch folgende Tatsachen: 1) ein und dasselbe Insekt ist im gewissen Stadium mit Cuticulardörnchen versehen, im andern besitzt es dieselben nicht, 2) einige Insekten haben gar keine Cuticulardörnchen, 3) oft sind die erwähnten Dörnchen nur stellenweise auf der Cuticula vorhanden.

Ich will hier ein Urteil über die Bestimmung der Cuticulardörnchen in verschiedenen Fällen nicht aussprechen und erlaube mir nur die Ansicht von ESCHERICH¹ kurz anzuführen. Er sieht nämlich die Skulptur als den Ausdruck einer speziellen Anpassung an, durch welche die Cuticula eine Festigkeit und zugleich eine Biegsamkeit bekommt. Von gleicher Bedeutung ist auch wohl zweifellos die innere Skulptur bei der Larve von *Tenebrio molitor* und bei den Puppen von *Sphinx*, *Papilio podalirius* u. a.

Wie man aus dem oben Gesagten sehen kann, sind die senkrechte Streifung der Cuticula der Larve von *Tenebrio molitor*, der Puppen von *Sphinx*, *Papilio* u. a. und auch die bündelartigen Cuticularfiguren in der Cuticula der Raupen von *Oeneria*, *Bombyx*, *Smerinthus* u. a., sowie der von mir untersuchten Syrphiden-Larve auf cuticularisierte Fortsätze der Hypodermiszellen zurückzuführen. Es scheint mir nun, daß ihre Bestimmung erstens darin besteht, daß sie die Lamellen der Cuticula zusammenbinden und dadurch der Cuticula eine Festigkeit verleihen; zweitens, daß sie die Cuticula und das Hypoderma aneinander befestigen, ungefähr in derselben Art, wie nach N. HOLMGRENS² Angaben die Muskeln an der Cuticula befestigt werden.

Diese Fortsätze werden bei der Häutung in der sich bildenden »plasmatischen« Schicht resorbiert, wodurch also die »Separation« der alten Cuticula vom Hypoderma zustande kommt.

Was den feineren Bau der Cuticula, d. h. den Bau der Lamellen selbst, der senkrechten Fasern und der bündelartigen Cuticularfiguren

¹ K. ESCHERICH, Einiges über die Häutungshaare der Insekten nach ihrem Funktionswechsel. Biol. Centralbl. Bd. XVII. 1897.

² N. HOLMGREN, Über das Verhalten des Chitins und Epithels zu den unterliegenden Gewebearten bei Insekten. Anat. Anz. Bd. XX. 1902.

anbetrifft, — so scheinen die Lamellen homogen, die in denselben sich befindenden bündelartigen Figuren aber faserig zu sein, wie man es in der Cuticula der Raupe von *Smerinthus* deutlich sehen kann. Die letzteren entsprechen wohl ohne Zweifel Komplexen von einfachen Fasern der Cuticula der Larve von *Tenebrio molitor*.

Bei den von mir untersuchten Insekten habe ich in der Cuticula BÜTSCHLI¹ wabige Struktur nicht gefunden. Auf mit Kalilauge behandelten Querschnitten der Cuticula der Puppe von *Papilio podalirius* ist nur ein aus horizontalen Lamellen und senkrechten Fasern bestehendes Kreuzwerk zu sehen. In der Mitte des Schnittes ist dieses Bild besonders deutlich. Nach Eintrocknen des Schnittes verdunkeln sich die Zwischenräume der senkrechten Fasern und der horizontalen Lamellen und es entsteht infolgedessen ein Mosaikbild. Jedes Teilchen dieses Bildes entspricht in der Wirklichkeit der Durchkreuzung einer senkrechten Faser mit einer horizontalen Lamelle. Diese Teilchen sind also in horizontalen und senkrechten Reihen geordnet. In die unteren Teile der Cuticula dringt infolge der bedeutenden Eintrocknung, die durch großen Wasserverlust entsteht, die Luft in die Zwischenräume herein, so daß auf dem Präparat diese Zwischenräume bei durchgehendem Licht schwarz erscheinen. Es entsteht dadurch ein schwarzes, grobes Netz, welches den größten Teil der Cuticular-elemente unserm Auge entzieht. In kleinen Maschen dieses Netzes liegen ganz voneinander isolierte Cuticularteilchen, die den Durchkreuzungspunkten der horizontalen Lamellen mit senkrechten Fasern entsprechen.

Auf einem Flächenschnitt derselben Cuticula sieht man bei starken Vergrößerungen (ZEISS Imm. $\frac{1}{12}$, Comp. Oc. 12. Tub. 200) ein mit hellen Punkten dicht besätes Feld; diese Punkte entsprechen den durchschnittenen senkrechten Fasern. Das ganze Feld erscheint wieder in kleine Felder eingeteilt, welche den Hypodermazellen entsprechen. Die Zwischenräume dieser Felder sind von den durchschnittenen Fasern frei. Auf Querschnitten der Cuticula sieht man ebenfalls faserfreie senkrechte Streifen. Nach Eintrocknen des Flächenschnittes verdunkeln sich die Räume zwischen den hellen Punkten und wir bekommen ein Bild, welches dem von BÜTSCHLI gegebenen Bild eines Flächenschnittes des Panzers des Flußkrebse (Taf. VI, Fig. 20) fast gleich ist. Die Grenzen der Feldchen bleiben hell.

¹ O. BÜTSCHLI, Vorläufiger Bericht über fortgesetzte Untersuchungen an Gerinnungsschäumen, Sphärokrystallen und die Struktur von Cellulose und Chitinmembranen. Verh. Nat.-Med. Ver. Heidelberg. Bd. V. 1897.

Kürzlich hat BIEDERMANN¹ eine besondere faserschichtige Struktur in Panzerbildungen der Arthropoden beschrieben. Ich habe solche Struktur im Panzer des Flußkrebse beobachtet und konnte dieselbe mit dem Bau der Cuticula der Puppe von *Papilio podalirius* vergleichen. Die Lamellen der letzteren sind aber alle einander gleich und die zwischen den senkrechten Fasern sich befindende Cuticularsubstanz, aus welcher die Lamellen bestehen, zeigt gar keine Zusammensetzung aus Fasern, die in verschiedenen Richtungen verlaufen sollten. Auch die Anwesenheit von senkrechten Fasern in der Cuticula der *Papilio podalirius*-Puppe und der andern von mir studierten Insekten steht wohl außer Zweifel. Im Panzer des Flußkrebse befinden sich anstatt dieser Fasern Porenkanäle. Außerdem haben die Schichten (Lamellen) des Panzers keine scharfen Grenzen, da die horizontalen Fasern einer Schicht in die anders verlaufenden Fasern der benachbarten Schicht übergehen.

Der Bau und die Bildungsweise der Cuticula geben uns einen Aufschluß über den Ursprung der Cuticularsubstanz, worüber schon mehrmals verschiedene Meinungen ausgesprochen worden sind. Meine Untersuchungen haben mir gezeigt, daß die Cuticula zuerst zwischen den Fortsätzen der Hypodermiszellen sich ablagert, wobei ihre Substanz vom Hypoderma deutlich abgegrenzt ist, — man kann also diese Substanz für ein Absonderungsprodukt des Hypoderma erachten. Andererseits verlieren die Fortsätze der Hypodermiszellen distalwärts allmählich ihre Färbungsfähigkeit: das weist darauf hin, daß die Cuticularsubstanz auch ein Umwandlungsprodukt des Protoplasmas sein kann. Auch die Bildung der »plasmatischen« Schicht läßt eine solche Umwandlung vermuten, da diese Schicht die Eigenschaften des Protoplasmas von Hypodermazellen besitzt und vielleicht einer in der Entwicklung zurückgebliebenen Cuticularschicht entspricht.

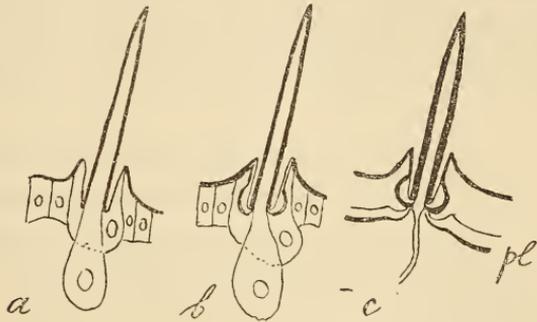
D. Die Entwicklung der Härchen.

In diesem Kapitel werde ich nur die Entwicklung der auf den Rückenwarzen erwachsener *Ocneria*-Raupen (in der vierten Häutung) sich befindenden Härchen besprechen, und die in den Härchenzellen selbst vorgehenden Veränderungen mit Stillschweigen übergehen. In den von der Exuvialflüssigkeit gefüllten Raum unter der alten Cuticula tritt aus einer Härchenzelle ein faseriger Fortsatz hervor. Dieser Fortsatz wird zu gleicher Zeit mit dem Hypoderma von einer dünnen

¹ BIEDERMANN, Über die Struktur des Chitins bei Insekten und Crustaceen. Anat. Anz. Bd. XXI. 1902.

Cuticularschicht bedeckt. Dabei bildet sich um die Basis des Härchens herum eine ringförmige Vertiefung der Epithelschicht. Die Cuticula der äußeren Wand dieser Vertiefung gehört der zweiten Härchenzelle (Textfig. 3 a). Allmählich trennt sich nun die cuticulogene Oberfläche dieser Zelle von der Cuticula ab und bedeckt sich mit einer neuen Cuticula, wodurch der Cuticularbelag der äußeren Wand der ringförmigen Vertiefung zweischichtig wird (Textfig. 3 b). Die äußere Schicht bildet nun die Verbindungshaut des Härchens, die innere aber —

seine Theca, die unmittelbar in die Cuticula des Härchens selbst übergeht. Später verdickt sich die Theca sehr stark (ihr Verbindungsteil mit der Härchenbasis ausgenommen) und wird stark lichtbrechend. Zugleich wächst und verdickt sich die Cuticula der Haut und des Härchens und die Theca wird von der Hautcuticula rings dicht umschlossen (Textfig. 3 c). Gegen die Zeit des Fertigwerdens der Härchen-cuticula geht der im Härchen steckende Fortsatz der Trichogenzelle allmählich zugrunde und es bildet sich also im Härchen eine Höhlung, die sich auch etwas in die Trichogenzelle hinein erstreckt, woselbst sie schließlich mit einer dünnen Cuticularmembran ausgekleidet wird.



Textfig. 3.

die Theca wird von der Hautcuticula rings dicht umschlossen (Textfig. 3 c). Gegen die Zeit des Fertigwerdens der Härchen-cuticula geht der im Härchen steckende Fortsatz der Trichogenzelle allmählich zugrunde und es bildet sich also im Härchen eine Höhlung, die sich auch etwas in die Trichogenzelle hinein erstreckt, woselbst sie schließlich mit einer dünnen Cuticularmembran ausgekleidet wird.

Bei der Häutung, wenn die alte Cuticula sich vom Hypoderma ablöst, wird auch die Cuticularmembran aus der Trichogenzelle herausgezogen. Sie erscheint dann in verschiedener Form und Größe, bald als eine geräumige, zusammengefallene Röhre, bald in der Gestalt eines feinen langen zylindrischen Kanals. Diese Exuvien befestigen sich an der Basis der Härchen und ihre Höhle setzt sich in die Höhle der Härchen fort (Textfig. 3 c; *pl* »plasmatik« Schicht).

E. Das Abwerfen der alten Cuticula.

Es ist vor allem interessant, diejenige Stelle, wo die zum Abwerfen bestimmte Cuticula zuerst platzt, histologisch zu untersuchen. Zu diesem Zwecke können Schmetterlingspuppen und verschiedene Larven, bei welchen diese Stelle sich in der Mittellinie des Rückens

befindet und meistens durch einen hellen Streifen bezeichnet wird, mit großer Bequemlichkeit benutzt werden. Auf einem entsprechenden Querschnitt der Cuticula einer Larve von *Tenebrio molitor* finde ich eine Unterbrechung der harten, pigmentierten Schicht, während die obere dünne, lichtbrechende Membran und die dicke pigmentlose weiche Schicht ununterbrochen bleiben (Fig. 12). Da nun, wie wir schon früher gesehen haben, die pigmentlose Schicht durch den Einfluß der Exuvialflüssigkeit allmählich vernichtet wird, so ist es klar, daß an der betreffenden Stelle die Cuticula sehr leicht aufreißt. Eine ähnliche Unterbrechung der harten, pigmentierten Schicht der Cuticula habe ich auch am Kopfe einer Nematiden-Larve beobachtet.

II. Spezieller Teil.

A. Die Versonschen Drüsen.

VERSON¹ hat die Exuvialdrüsen zuerst bei dem Seidenwurm beschrieben. E. HOLMGREN¹ fand sie bei vielen Makrolepidopteren-raupen.

Die Lage, der Bau und die Funktion der VERSONSchen Drüsen bei den Lipariden-Raupen weisen manche Besonderheiten auf, so daß ich über dieselben weiter unten besonders sprechen werde.

Die Verteilung der Drüsen bei den von mir erforschten Raupen von *Bombyx mori*, *Smerinthus*, *Gastropacha pini*, *Phalera bucephala* und einigen andern (undeterminierten) Arten ist dieselbe, wie sie VERSON für *Bombyx mori* beschreibt.

In den Thorakalsegmenten liegen sie zu zwei Paaren in jedem Segmente: das obere Paar befindet sich vor den Stigmen oder auf den denselben entsprechenden Stellen, das untere liegt aber an der Basis der Füßchen. Die neun Abdominalsegmente sind nur mit je einem Paare von Drüsen versehen. Hier haben die Drüsen überhaupt eine gleiche Lage, wie die oberen Drüsen der Thorakalsegmente; nur im neunten Segmente, wo die Stigmen fehlen, liegen die Drüsen etwas mehr nach hinten und in gleicher Höhe mit den Stigmen des achten Abdominalsegments.

Bei den erwachsenen Raupen (im vierten Lebensalter) haben sie in der Regel die Gestalt blattartiger Organe, die an der Innenseite der Haut befestigt sind und in der Leibeshöhle liegen. Die größten von ihnen befinden sich im dritten Thorakal- und im ersten

¹ l. c.

Abdominalsegmente; von hier an verkleinern sie sich allmählich nach hinten, während die zwei vordersten thorakalen Paare sehr klein sind. Bei einigen Raupen habe ich dieselben im ersten Thorakalsegment gar nicht gefunden; vielleicht befinden sie sich hier in einem reduzierten Zustande.

Die Drüsen der jungen Raupen sind mehr oder weniger von gleicher Größe und treten immer in der vollen Zahl auf.

Bei Raupen von *Smerinthus populi* im vierten Lebensalter sind die blattartigen Drüsen ungefähr 1 mm groß, fast horizontal (parallel der Körperoberfläche) gelagert und mit ihrem nach vorn gerichteten Halse an der Haut befestigt. Bei andern Raupen liegen sie nicht parallel der Körperoberfläche, sondern sind gegen dieselbe mehr oder weniger schief gerichtet.

Mit dem Wachsen der Raupe vergrößern sich auch die Drüsen; während dieselben im ersten Alter etwa 0,02—0,03 mm messen, erreichen sie bei der letzten Häutung der Raupe eine Länge von mehr als 2 mm.

Bei den erwachsenen, sich häutenden Raupen von *Bombyx mori*, *Gastropacha pini* u. a. lassen sich alle Bestandteile der VERSONSchen Drüsen deutlich sehen. Den Hauptteil der Drüse bildet die sekretorische Zelle, deren Form die blattförmige Gestalt des ganzen Organs bedingt. Im proximalen (also der Haut zugewendeten) Teile der Drüse sieht man zwei Zellen, welche in ihrem Protoplasma den Ausführungsgang enthalten, der sich in einer dieser Zellen stark verzweigt.

Der Ausführungsgang läßt sich besonders gut zu der Zeit beobachten, wo die neue Cuticula noch ziemlich dünn ist. Sein Cuticularbelag setzt sich nach außen in die Cuticula der Haut fort. Die ausführenden, d. h. den Ausführungsgang umschließenden Zellen, unterscheiden sich von den gewöhnlichen Hypodermazellen durch ihre bedeutende Größe. Sie haben ein fast homogenes Protoplasma und einen großen, verzweigten gebogenen Kern. Zwischen beiden Zellen läßt sich eine deutliche Grenze sehen (Figg. 24, 26).

Das Verhältnis der Drüsenzellen zum Hypoderma läßt sich besonders gut an Längsschnitten der Raupen studieren, auf welchen man deutlich sehen kann, daß alle drei Zellen der Drüse zusammen eine an das Hypoderma sich anschmiegende Reihe bilden (Figg. 26, 23), die von vorn nach hinten gerichtet ist, wobei die sekretorische Zelle den Schluß der Reihe bildet. Die Zellen der Drüse sind also, aller Wahrscheinlichkeit nach, aus drei modifizierten Hypodermazellen entstanden, die allmählich nacheinander in die Tiefe versenkt wurden.

Beim Studieren von Querschnittsserien mehrerer Raupen habe

ich mich überzeugt, daß die VERSONSche Drüse immer aus drei Zellen besteht, von denen zwei den Ausführungsgang umschließen, die dritte aber zur Bildung des Sekrets dient. Dies widerspricht den Angaben von E. HOLMGREN¹ und NASSONOW², nach welchen die VERSONSche Drüse aus zwei Zellen bestehen soll.

Die embryonale Entwicklung der VERSONSchen Drüsen habe ich nicht studiert. Im Anfang des ersten Lebensalters der Raupe von *Bombyx mori* besteht die Drüse nur aus zwei Zellen und ist ungefähr 0,02 mm groß. Die distale große, also die spätere sekretorische Zelle bildet manchmal Fortsätze und enthält einen großen verzweigten Kern (Fig. 16). Die andere (proximale) Zelle hat ebenfalls manchmal einen verzweigten Kern; sie legt sich nicht dicht der Cuticula an, sondern ist etwas in die Tiefe gesunken, wobei über dieser Zelle im Hypoderma ein heller Raum sich befindet, in welchem, obgleich undeutlich, der Ausführungsgang zu sehen ist. Die obere stark lichtbrechende Schicht der Cuticula sendet auf der entsprechenden Stelle einen kurzen Fortsatz nach innen, in welchem aber kein Lumen zu sehen ist (Figg. 16, 18). Wir haben also hier gleichsam einen verstopften Ausführungsgang vor uns. In einem Fall habe ich aber wirklich einen äußerst feinen, ziemlich langen und geschlängelten Ausführungsgang beobachtet. Der Bau desselben ist an der abgetrennten alten Cuticula, die ihn aus der Drüse herausgezogen hat, deutlich zu sehen; da bemerkt man, daß an seiner Bildung die beiden Cuticularschichten (d. h. die lichtbrechende Membran und die untere Schicht) teilnehmen; daraus kann man schließen, daß die Drüse und ihr Ausführungsgang noch vor dem Erscheinen der Cuticula der äußeren Haut beim Embryo sich bilden.

Schon im Anfang des ersten Lebensalters des Seidenwurmes werden vom Kern der Sekretzelle Chromatinkörnchen abgetrennt, die im Protoplasma sich zerstreuen (Fig. 17). Um jedes Körnchen herum bildet sich eine Vacuole und schließlich erscheint das Protoplasma der Sekretzelle durch und durch vacuolarisiert. In jeder Vacuole steckt ein Chromatinkörnchen von verschiedener Größe (Fig. 18). Was aus diesen Körnchen später wird, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen; bei späteren Häutungen einiger Raupen habe ich aber derartige Körnchen in den Vacuolen wieder beobachtet und dieselben auch im Ausführungsgang gefunden.

Zu gleicher Zeit mit der Vacuolisation der Sekretzelle habe ich

¹ l. c.

² NASSONOW, Kursus der Entomologie. Teil I. 1901. (Russisch.)

in einigen Fällen gefunden, daß die dritte Zelle der Drüse von der Hypodermazelle sich abtrennt (Fig. 18).

Bei der ersten Häutung erscheint das Protoplasma der Sekretzelle stark vacuolisiert und die Zelle selbst bedeutend vergrößert, indem sie bis 0,09 mm groß wird.

Bei der zweiten Häutung erreichen die Drüsen schon die Größe von 0,2—0,3 mm. Jetzt ist es schon ganz deutlich zu sehen, daß die Drüse aus drei Zellen besteht und einen verzweigten Ausführungsgang hat (Figg. 19, 20).

Der Kern der Sekretzelle behält bis zur Verpuppung eine besondere Form, die durch gerundete Vorsprünge des Protoplasmas bedingt wird (Figg. 19, 20, 22, 23). Bei der Verpuppung (bei der letzten Häutung der Raupe) verliert aber der Kern diese Form und entspricht der blattartigen Gestalt der Zelle.

Bei gelungener Konservierung¹ tritt in einigen Stellen eine charakteristische Struktur des Kerns klar hervor. Sie stellt, wie es schon von E. HOLMGREN² gezeigt worden ist, ein deutliches Lininetz dar, auf dessen Fäden sich die Chromatinkörnchen lagern (Figg. 24, 25).

In verschiedenen Stadien sind die Vacuolen entweder vollständig durchsichtig, oder aber, sie enthalten — und zwar sehr oft — verschiedenen Inhalt. Bisweilen werden sie mit körnigem, sich stark färbenden Stoffe angefüllt, wie es bei der ersten Häutung in den Drüsen des achten oder neunten Abdominalsegments vorkommt. In andern Fällen sind einzelne chromatinähnliche Körnchen in einigen Vacuolen zu sehen. In den Drüsen des achten oder neunten Abdominalsegments sah ich bei der zweiten Häutung von *Bombyx mori* rundliche, in die Vacuolen eindringende Protoplasmavorsprünge. Ein solcher Vorsprung nimmt bisweilen fast die ganze Höhle der Vacuole ein und enthält seinerseits kleine Vacuolen (Fig. 21). Das Bild erinnert an die Lage des MALPIGHISCHEN Körperchens in der BOWMANschen Kapsel. Sehr oft enthalten die Vacuolen noch farblose Körperchen von unregelmäßiger Form (Fig. 19).

Nach dem Abwerfen der alten Cuticula verkleinert sich die Sekretzelle merklich, wobei ihre Vacuolen verschwinden (Fig. 22). In solchem Zustande bleibt aber die Drüse nicht lange bestehen und die Vacuolisation fängt bald von neuem an, so daß man die Sekret-

¹ Bei der Fixierung mit Sublimat bildet sich oft an der Stelle des Kerns eine Höhlung und die Sekretzelle schwillt zu einer Blase an.

² l. c.

zelle zum Anfange des nächsten Lebensalters wieder im vacuolisierten Zustand findet.

Nach VÉRSONS Meinung fließt der Inhalt der Vacuolen in die Zentralhöhlung der Drüse und von dort durch den Ausführungsgang in den Raum zwischen der Cuticula und dem Hypoderma aus; auch soll sich die Zentralhöhle an der Stelle des ursprünglichen Kerns bilden. Sowohl die erste als auch die zweite Meinung sind aber nicht richtig. Die Sekretzelle hat immer den Kern. In einer der ausführenden Zellen verzweigt sich der Ausführungsgang in allerfeinste Röhrechen, aber es gelang mir nicht, eine Verbindung derselben mit den Vacuolen der Sekretzelle zu beobachten. E. HOLMGREN findet im Protoplasma der ruhenden Sekretzelle ein Netz von allerfeinsten Kanälchen, die mit dem Ausführungsgang in Verbindung stehen. Diese Kanälchen erweitern sich stellenweise, nach seinen Beobachtungen, in der tätigen Zelle und bilden Vacuolen, die ein schaumiges Aussehen der Sekretzelle bedingen. Es gelang mir nicht, HOLMGRENS intracelluläre Kanälchen in ruhender Sekretzelle der VÉRSONSchen Drüse bei *Bombyx mori* zu finden, aber ich bin geneigt, dieses negative Resultat der ungenügenden Konservierung zuzuschreiben. Deutlich habe ich dieselben aber in VÉRSONSchen Drüsen der Lipariden-Raupen gesehen.

Die Mündung des Ausführungsganges bleibt, nach meinen Beobachtungen, nach der Häutung entweder geöffnet, oder aber, sie wird durch eine besondere, braune, sehr harte Substanz verstopft. Diese Substanz ist offenbar ein Sekretionsprodukt der Drüse. Vor ihrem Verhärten muß diese Substanz von flüssiger Konsistenz sein; das zeigt uns die Form, in welcher sie im Mündungskanal erscheint (Figg. 23, 26). Außerdem trennen sich dabei die ausführenden Zellen von der Cuticula ab. Infolgedessen erscheint der cuticulare Ausführungsgang aus seinen Zellen herausgezogen. Da die weichen Cuticularwände des Ausführungsganges dabei zusammenfallen, so wird das Ausfließen des Sekrets nach außen dadurch verhindert (Figg. 22, 23), und zwar sogar in dem Falle, wo die Mündung der Drüse nicht verstopft ist.

Im Puppenstadium verschwinden die VÉRSONSchen Drüsen gänzlich; ich habe wenigstens dieselben bei reifen Puppen von *E. lanestris* nicht gefunden.

Die VÉRSONSchen Drüsen bei Lipariden-Raupen unterscheiden sich in vieler Hinsicht, nämlich nach ihrer Lage, ihrem Aussehen, ihrer Funktion und nach andern Eigenschaften von den soeben

beschriebenen Drüsen von *Bombyx mori*, obgleich der allgemeine Bautypus im wesentlichen der gleiche ist.

Ich habe nur drei Species von Lipariden-Raupen, nämlich *Ocneria monacha* und *dispar* sowie *Orgyia antiqua* studiert.

Während der vier ersten Häutungen funktionieren Drüsen, welche nach ihrer Lage mit einigen Exuvialdrüsen der Seidenraupe vollständig übereinstimmen. Es sind die unteren Drüsen des zweiten und dritten Thorakalsegments und die Drüsen des achten und neunten Abdominalsegments¹. Aber alle diese Drüsen sind nur bei *Ocneria*-Raupen vertreten, während bei *Orgyia* die Drüsen der Thorakalsegmente fehlen. Bei der ersten Häutung von *Ocneria* habe ich auch die unteren Drüsen des ersten Thorakalsegments beobachtet, doch waren sie sehr klein.

Diese Drüsen bestehen ebenfalls nicht aus zwei, sondern aus drei Zellen und erleiden bei ihrer Funktion dieselben Veränderungen, wie diejenigen von *Bombyx mori*.

Sie haben aber feinere und längere Ausführungsgänge, die infolgedessen in den dieselben umschließenden Zellen geschlängelt erscheinen.

Nach der Häutung wird auch hier der Ausführungsgang durch die oben beschriebene braungefärbte Substanz verstopft, was besonders gut zu sehen ist, wenn er an der abgetrennten alten Cuticula hängen bleibt.

Die Vacuolen der secernierenden Zellen des achten und neunten Abdominalsegments sind bei den ersten drei Häutungen mit einem sich färbenden Stoffe angefüllt, bei der vierten Häutung sind sie aber durchsichtig. Die Vacuolen der Thorakaldrüsen habe ich bei allen vier Häutungen durchsichtig (d. h. sich nicht färbend) gefunden.

Bei der fünften Häutung, d. h. bei der Verpuppung, funktionieren die unteren Drüsen der Thorakalsegmente und die Drüsen des achten und neunten Abdominalsegments nicht und scheinen sogar zu fehlen. Bei dieser Häutung vergrößern sich aber stark die dorsalen Drüsen des zweiten und dritten Thorakal- und ersten bis siebenten Abdominalsegments.

Es ist merkwürdig, daß bei früheren Häutungen diese Drüsen sich gar nicht verändern. In den Thorakalsegmenten haben sie dieselbe Gestalt als ruhende **VERSONS**che Drüsen (Fig. 27). Die Drüse

¹ Die Drüsen der erwähnten Abdominalsegmente sind schon von Professor KULAGIN bemerkt worden (N. KOULAGIN, Structure des glandes cutanées chez les chenilles du ver à soie impair. Annales de l'Institut agronomique de Moscou. Année III. 1897).

besteht aus drei Zellen; zwei von denselben, die an dem Hypoderma liegen, umschließen einen Ausführungsgang, der auf der Oberfläche der Haut mündet. Dieser Ausführungsgang hat, wenn er an der abgetrennten Cuticula hängen bleibt, die Gestalt eines ziemlich langen und dünnen Röhrchens. Die dritte — die sezernierende — Zelle ist ziemlich groß, und die ganze Drüse erreicht im fünften Lebensalter 0,4 mm Länge.

Im ersten, zweiten, dritten, vierten und fünften Abdominalsegment von *Ocneria*-Raupe befinden sich ebenfalls paarige dorsale Drüsen, die teilweise schon von Prof. KULAGIN¹ beschrieben worden sind. Jedes der genannten Segmente ist mit einem Paar hügelartiger Erhebungen versehen, die zwischen großen haartragenden Rückenwarzen und hinter sehr kleinen haartragenden Wärzchen liegen. Diese Hügelchen sind gelblich gefärbt und mit bloßem Auge schwer zu bemerken. Manchmal fehlen sie auf einem oder mehreren Segmenten, besonders auf den zwei oder drei hintersten, oder aber sie sind auf einzelnen Segmenten nicht paarig, indem nur das linke oder rechte vorhanden ist. Auf den ersten zwei Abdominalsegmenten habe ich aber diese Hügelchen immer gefunden. Jedes Hügelchen hat eine sackförmige Vertiefung, in deren Boden der Ausführungsgang einer Drüse mündet. Aber auch in den Fällen, wo das Hügelchen selber fehlt, öffnet sich der Ausführungsgang der Drüse auf der betreffenden Stelle.

Auf dem sechsten und siebenten Abdominalsegment befinden sich in der Mittellinie zwei gelbliche, deutlich sichtbare Hügelchen, welche ebenfalls eine sackförmige Vertiefung tragen, in deren hinteren Wand Ausführungsgänge von zwei Drüsen münden.

Die Lage der dorsalen Drüsen der oben erwähnten Thorakal- und Abdominalsegmente ist also nicht ganz dieselbe, wie die Lage der entsprechenden dorsalen Drüsen bei der Seidenraupe. Sie liegen nämlich den Stigmen gegenüber und sind an der Mittellinie mehr genähert, indem ihre Ausführungsgänge im sechsten und siebenten Abdominalsegment sogar paarweise in den Vertiefungen der Hügelchen sich öffnen.

In den Thorakal- und den fünf ersten Abdominalsegmenten sind die Drüsen ziemlich klein und erreichen kaum 0,5 mm Größe, aber im sechsten und siebenten Abdominalsegment werden sie bis 1,5 mm groß.

Jede der abdominalen und thorakalen Drüsen besteht aus drei

¹ l. c.

Zellen, von denen zwei einen sehr feinen geschlängelten Ausführungsgang einschließen, der in der Vertiefung des Hügelchens nach außen mündet (Fig. 28).

Die sezernierende Zelle hat auch hier eine abgeplattete Form; die Form ihres Kerns entspricht zwar im allgemeinen der Form der Zelle, da aber das Protoplasma gegen den Kern Vorsprünge bildet, so bekommt der Kern eine Gestalt, die schon oben für die entsprechenden Kerne von *Bombyx mori* u. a. beschrieben ist (Fig. 27).

Es ist mir gelungen noch einige Details im Baue der Abdominaldrüsen aufzudecken. Im distalen Ende des Ausführungsganges sieht man eine ovale helle Figur, die ein eigentümlich verzweigtes System von feinsten Kanälchen enthält (Fig. 30). In den Drüsen des sechsten und siebenten Abdominalsegments ist diese Figur stark verlängert, indem die lateralen Zweige des zentralen Kanälchens verkürzt erscheinen (Fig. 31). Um diese Figur herum liegen wieder kapillare intracelluläre Kanälchen, die sich mit intracellulären Gängen der sezernierenden Zelle verbinden. In den oberflächlichen Teilen dieser Zelle ist zuweilen eine radiäre Streifung zu bemerken (Fig. 30).

Der Ausführungsgang dieser Drüsen ist immer offen und seine Zellen trennen sich nach der Häutung von der Cuticula nicht ab, wie es bei der Seidenraupe der Fall ist. Während der Häutung wird der Cuticularbelag des Ausführungsganges herausgezogen (Fig. 29) und die Sekretzelle zeigt keine Tätigkeit.

Die soeben beschriebenen Drüsen spielen wahrscheinlich eine besondere Rolle im Larvenleben, zumal diejenigen des sechsten und siebenten Abdominalsegments. Einige Autoren halten dieselben für Schutzorgane der Raupe.

Im ersten Lebensalter von *Oeneria*-Raupe sind die sackförmige Vertiefungen tragenden Hügelchen nicht vorhanden. Auf den entsprechenden Stellen befinden sich aber auch hier unter der Cuticula die charakteristischen Drüsen, die jedoch nur aus zwei Zellen bestehen. Die doppelten Drüsen des sechsten und siebenten Abdominalsegments sind ziemlich groß (0,13 mm) (Fig. 33), diejenigen der fünf ersten Abdominalsegmente (die paarigen Drüsen) sind viel kleiner. In der Proximalzelle liegt ein Ausführungsgang, der keine Cuticulaauskleidung hat und auf der Körperoberfläche nicht mündet.

Bei *Orgyia*-Raupe habe ich Versonsche Drüsen, die in sackförmigen Vertiefungen der Haut mündeten, gefunden. Sie liegen in den vier ersten Abdominalsegmenten, wie bei *Oeneria*-Raupe. Im fünften Abdominalsegment sind sie dicht aneinander gelagert. Im

sechsten und siebenten Abdominalsegment liegen sie noch dichter aneinander. Die Drüsen dieser letzteren Segmente sind schon von E. HOLMGREN¹ ausführlich beschrieben worden. Auf diesen beiden Segmenten bemerkt man von außen zwei lebhaft rote hügelartige Erhebungen, die je eine Vertiefung tragen; diese Vertiefung hat noch zwei sekundäre Vertiefungen, in welche je ein Ausführungsgang der Drüsen mündet.

Jede der dorsalen Drüsen von *Orgyia*-Raupen besteht wieder aus drei Zellen (Fig. 34). Die proximale und die mittlere Zelle der Drüse enthält den geschlängelten Ausführungsgang. Die mittlere Zelle ist in den vorderen Abdominalsegmenten ziemlich lang, so daß die große sezernierende Zelle gleichsam auf einem Stielchen aufgehängt erscheint.

Im Protoplasma der Sekretzelle sind intracelluläre Kapillargänge deutlich zu sehen, die mit dem Ausführungsgange in Verbindung stehen.

Die dorsalen Drüsen scheinen im dritten Thorakalsegment von *Orgyia*-Raupen ebenfalls vorhanden zu sein.

Bei der Verpuppung von *Oeneria*-Raupen vergrößern sich die oben beschriebenen Dorsaldrüsen sehr stark, indem sie eine Größe von 2 mm und mehr erreichen. Diese Veränderung betrifft hauptsächlich die sezernierende Zelle, die breit und blattartig wird. Eine entsprechende Form bekommt auch der Kern dieser Zelle. Zwischen dem letzteren und der Oberfläche der Zelle liegt eine Reihe der großen Vacuolen (Fig. 32). Die Drüsen des sechsten und siebenten Abdominalsegments vergrößern sich verhältnismäßig sehr wenig und die Vacuolisierung ist in ihnen nur wenig ausgedrückt.

Bei der entsprechenden Häutung von *Orgyia* habe ich die Drüsen der ersten bis siebenten Abdominalsegmente im Zustand der Tätigkeit beobachtet. Die Intracellulärkapillaren der Sekretzelle erweitern sich und bilden Vacuolen verschiedener Größe; zwischen den Vacuolen und der Oberfläche der Zelle bleibt eine nicht vacuolisierte Protoplasmaschicht.

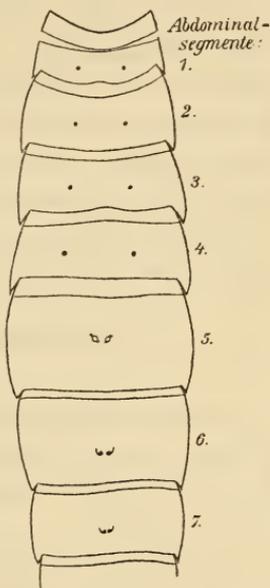
Im Puppenstadium findet man nur noch Reste von Drüsen, in welchen der Kern der Sekretzelle von einer sich nicht färbenden dünnen Protoplasmaschicht umschlossen ist. Bei der Häutung der *Orgyia*-Puppen (also vor dem Ausschlüpfen des Schmetterlings) habe ich diese Drüsen nicht gefunden.

Auf der abgezogenen alten Cuticula der sich häutenden Puppe

¹ l. c.

von *Orgyia* kann man (das fünfte Abdominalsegment ausgenommen) von einem dunkelbraunen Stoffe verstopfte Öffnungen der VERNSONSchen Drüsen sehen. Diese Öffnungen sind noch von der Zeit der Verpuppung geblieben. Textfig. 4 zeigt die Verteilung dieser Öffnungen.

Die den oben beschriebenen ähnlichen Drüsen sind von einigen Autoren bei andern Liparidenraupen gefunden worden. Bei den Raupen von *Porthesia* sind die mittelständigen Hügelchen auf dem sechsten und siebenten Abdominalsegmente vorhanden¹. Bei der Raupe von *Dasychira pudibunda* befindet sich ein solches Hügelchen nur auf dem siebenten Abdominalsegment². Bei Raupen von *Dasychira fascelina* fand E. HOLMGREN³ auf dem sechsten und siebenten Abdominalsegment je zwei Hügelchen, die an den beiden Seiten der Mittellinie liegen; in einer sackförmigen Vertiefung jedes Hügelchens mündet der Ausführungsgang einer VERNSONSchen Drüse. Bei Raupen von *Leucoma salicis* befinden sich auf dem ersten und zweiten Abdominal-



Textfig. 4.

segment paarige stielartige Hügelchen mit sackförmigen Vertiefungen und den denselben entsprechenden Drüsen⁴; auf dem siebenten Abdominalsegment befindet sich eine doppelte sackförmige Drüse, auf dem sechsten aber (nach E. HOLMGREN) zwei Drüsen ohne sackförmige Vertiefungen.

Aller Wahrscheinlichkeit nach sind bei diesen Raupen auch in andern Segmenten dorsale Drüsen vorhanden, wie es bei den Raupen von *Ocneria* und *Orgyia* der Fall ist. Diese Drüsen spielen wahrscheinlich bei der letzten Häutung der Raupe eine Rolle und dienen offenbar als Exuvialdrüsen.

Bei einer Tineiden-Raupe habe ich ebenfalls VERNSONSche Drüsen gefunden. Die oberen Drüsen sind hier ebenso verteilt, wie es von

¹ PASSERINI, Bull. Soc. Ent. Ital. Anno XIII. 1881.

² POULTON, Trans. Ent. Soc. Lond. 1886, 1887.

³ l. c.

⁴ KLEMENSIEWICZ, Verh. d. Zool. Bot. Ges. Wien. Bd. XXXII. 1883.

VERSON für *Bombyx mori* beschrieben worden ist. Die unteren Thorakaldrüsen habe ich bei dieser Raupe nicht bemerkt. Da die Drüsen, der Größe des Räumchens entsprechend, sehr klein waren, so vermochte ich nicht, ihre Bestandteile näher zu erkennen. Aber ich zweifle nicht, daß dieselben wenigstens aus zwei Zellen, nämlich einer verhältnismäßig großen sekretorischen und einer kleineren ausführenden Zelle bestehen. Der äußerst feine Ausführungsgang ist an der abgetrennten alten Cuticula des sich häutenden Räumchens deutlich zu sehen. Die sekretorische Zelle hat ein schaumiges Aussehen, was bei der Verpuppung besonders ausgedrückt wird.

Bei der überwinterten und auch bei der sich häutenden Puppe habe ich solche Drüsen nicht gefunden.

B. Die Exuvialdrüsen bei den Larven von *Tenebrio molitor*.

Bei der Untersuchung der Häutungsprozesse dieser Larven habe ich zwischen den Hypodermazellen mehrere drüsige Zellen gefunden. Ihr Sekret fließt zweifellos in den Raum zwischen der alten und neuen Cuticula.

Im Anfang der Häutung unterscheiden sie sich nicht von andern Hypodermazellen. Sobald aber eine unbedeutende Cuticularschicht gebildet ist, gehen die drüsigen Zellen in einen tätigen Zustand über. Jetzt kann man sie durch ihre Größe und durch die schwache Färbbarkeit ihres Protoplasmas deutlich unterscheiden. Mit dem Fortschreiten des Häutungsprozesses wird das Protoplasma dieser Zellen vacuolarisiert (Fig. 35). Wenn die Cuticula eine bedeutende, fast definitive Dicke erreicht, ist das gesamte Protoplasma der drüsigen Zelle in ein weitmaschiges protoplasmatisches Netz verwandelt, dessen Räume mit Sekret gefüllt sind (Fig. 36). Nach der Häutung treten diese Drüsen in einen Ruhezustand und läßt sich ihre Verteilung nur durch ihre Ausführungsgänge bestimmen, da sie in diesem Zustand sich von gewöhnlichen Hypodermazellen nicht unterscheiden.

Der Kern der drüsigen Zelle ist entweder an die Seite oder an den Boden derselben herangerückt.

Mit der soeben beschriebenen sezernierenden Zelle ist wenigstens eine ausführende, d. h. einen Ausführungsgang einschließende Zelle verbunden. Diese letztere bildet einen durch die Cuticula nach außen führenden Fortsatz (Fig. 36 *Fs*), der von einer mehr oder weniger geräumigen Scheide (Fig. 39, 40 *Sch*) umgeben wird. Dieser Fortsatz erreicht nun entweder die äußere lichtbrechende Membran der

Cuticula, und dann ist er sehr fein, oder er kann mehr oder weniger verkürzt sein, und dann erscheint er dicker.

Die Ausführungsgänge der Drüsen kann man an der abgetrennten Cuticula leicht studieren, so lange die letztere noch nicht ganz zugrunde gegangen ist. Die ursprüngliche Gestalt dieser Ausführungsgänge ist die Form eines Härchens. Indem der hohle Stiel des Härchens durch den Hals einer Vertiefung der Cuticula nach außen kommt, ist die kugelförmige Basis dieses Härchens in dieser Vertiefung gelegen (Fig. 37); in die Höhle des Härchens öffnet sich ein feiner und ziemlich langer Kanal. Beim Untersuchen der Larvenhaut kann man verschiedene Größenstufen dieser Härchen bis zum kaum merkbaren Dörnchen (Fig. 38) und sogar bis zum vollständigen Verschwinden desselben (Fig. 39) verfolgen. Also bleibt schließlich nur der Kanal übrig, der auf der Oberfläche der Cuticula zu münden scheint; wenigstens habe ich vielmals drüsige Zellen am Grunde solcher einfachen, in der Regel sehr feinen Kanäle, also Ausführungsgängen, gefunden (Fig. 36). Es gibt aber auch andre viel kompliziertere Veränderungen der soeben beschriebenen Härchen und also auch kompliziertere Formen der Ausführungsgänge. Die kugelförmige Basis des Härchens vertieft sich nämlich mehr in die Cuticula hinein; der Härchenstiel wird in ein kurzes und sehr feines Röhrchen (Fig. 40 *St*) verwandelt, das die Basis des reduzierten Härchens mit dem sehr schmalen Halse (Fig. 40 *Hs*) der Vertiefung verbindet; an der Basis des reduzierten Härchenstieles (d. h. des Röhrchen *St*) ist nun der eigentliche Ausführungsgang *k* befestigt. Also setzt sich hier der ausführende Weg für das Drüsensekret aus dem eigentlichen Ausführungsgang, aus dem reduzierten Härchenstiel und aus dem Halse der Vertiefung zusammen. Infolge des Zusammenwachsens des reduzierten Härchenstieles mit dem Halse der Vertiefung sondert sich der breite Teil *Bt* der Vertiefung ab und scheint allseitig geschlossen zu werden. Dann liegt die abgeschnürte Vertiefung entweder dicht an der Oberfläche der Cuticula, oder auf einer gewissen Tiefe innerhalb derselben und ist verschieden groß; unter dieser Vertiefung liegt ein Kanal — die den Fortsatz der ausführenden Zelle umgebende Scheide, die von der Vertiefung durch eine Cuticularmembran abgetrennt wird. Der eigentliche Ausführungsgang erscheint als ein sehr feines und ziemlich langes Röhrchen, dessen Lumen manchmal so eng ist, daß es sich sogar bei starken Vergrößerungen fast dem Auge entzieht. In seinem äußersten Teil schwillt der eigentliche Ausführungsgang ein wenig an. Die bei der Häutung

herausgezogenen Ausführungsgänge, — die veränderten und unveränderten Teile der Härchen ausgenommen, also die eigentlichen Ausführungsgänge, färben sich stark mit Hämatoxylin und Hämalaun (das hängt, scheint mir, hier von der Anwesenheit der »plasmatischen« Schicht ab) und werden von Kalilauge aufgelöst.

Wenn der unter der äußeren stark lichtbrechenden Membran und der pigmentierten Schicht liegende Teil der Cuticula, wie wir wissen, später zugrunde geht, bleiben die Ausführungsgänge unversehrt und erhalten sich infolgedessen als Anhänge an dem nachgebliebenen Teil der Cuticula (Fig. 36). Man bespüle die soeben abgeworfene Cuticula der Larve mit Wasser, entfalte sie und schließe sie in Glycerin mit Essigsäure ein: dann treten zahlreiche auf der Innenseite der Cuticula zerstreute einfache und komplizierte Ausführungsgänge der Exuvialdrüsen deutlich zutage. Unter denselben befinden sich Kanäle, welche an den Basen der Härchen befestigt sind.

Bei der sich häutenden Puppe von *Tenebrio molitor* fand ich keine Drüsen zwischen den Hypodermazellen. In der neuen Cuticula (d. h. in der Cuticula des Käfers) kommen zuweilen den komplizierten Ausführungsgängen ähnliche Bildungen vor. Solche Bildungen habe ich auch in der Cuticula von Chrysomeliden- und Nematidenlarven gefunden. Da diese Bildungen in letztgenannten Fällen in keiner Beziehung zu Hautdrüsen stehen, so halte ich für wahrscheinlich, daß dieselben hier Sinnesorgane vorstellen (vgl. die Arbeit von Gräfin v. LINDEN, — siehe weiter unten).

In der Cuticula von *Tenebrio molitor* im Käferzustande sind sehr oft Härchen zu finden, die sich in kolbenförmigen Vertiefungen lagern. Der Härchenstiel geht durch den Hals der Vertiefung hindurch und ist seitwärts gebogen (Fig. 41), so daß das Härchen sich über den Rand der schüsselförmigen Grube, in deren Mitte dasselbe nach außen kommt, nicht erhebt. Diese Härchen entsprechen wahrscheinlich den bei Puppen einiger Schmetterlinge von Gräfin v. LINDEN¹ beschriebenen Sinneshärcchen. Also scheinen die Exuvialdrüsen der Larve und die Härchen des Käfers von *Tenebrio molitor* einander homolog zu sein.

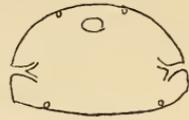
C. Die Exuvialdrüsen bei Chrysomeliden- und Coccinellidenlarven.

Es standen mir mehrere nicht näher determinierte Species, sowie Larven von *Chilocorus renipustulatus* zur Verfügung.

Die Lage der Exuvialdrüsen ist bei diesen Larven dieselbe, wie

¹ Gräfin v. LINDEN, Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. 12. Jahresversamml. 1902.

die Lage der VERNON'schen Drüsen bei verschiedenen Raupen. Die dorsalen Drüsen (Textfig. 5) befinden sich in jedem Körpersegmente beiderseits neben der Mittellinie, fast gegenüber den Stigmen oder den den Stigmen entsprechenden Stellen. Die ventralen Drüsen lagern sich ebenfalls in jedem Körpersegmente, mit Ausnahme des letzteren (neunten), der Stigmen beraubten Abdominalsegments, unterhalb der Stigmen; in den Thorakalsegmenten liegen dieselben nach außen von den Füßen.



Textfig. 5.

Bei der Larve von *Chilocorus renipustulatus* und bei einer nicht determinierten Chrysomeliden-Larve ist an den betreffenden Stellen je eine Drüse gelagert; bei einer *Coccinella*-Larve und einer andern Chrysomeliden-Larve aber befindet sich anstatt einer dorsalen Drüse eine Gruppe von Drüsen, deren Anzahl die Ziffer sechs erreichen kann, wie es im dritten Thorakalsegmente der *Coccinella*-Larve der Fall ist; die Anzahl der Drüsen in diesen Gruppen vermindert sich von hier ab nach vorn und nach hinten.

Außer den Exuvialdrüsen des Rumpfes fand ich solche bei der ersten Häutung einer Chrysomeliden-Larve auch im Kopf. Sie sind an der Rückenseite zu drei Paaren hintereinander gelagert.

Im ersten Thorakalsegmente (in seiner oberen Hälfte und an der vorderen Grenze) befinden sich ebenfalls acht Drüsen, die ich in demselben Stadium beobachtet habe.

Bei der letzten Häutung (d. h. bei der Verpuppung) der *Coccinella*-Larve aber habe ich überhaupt keine typischen dorsalen Drüsen im ersten Thorakalsegmente gefunden.

Die sezernierenden Zellen der Drüsen ragen über die Reihe der Hypodermazellen hinaus in die Leibeshöhle hinein (Figg. 46, 47). Sie erreichen bei der Verpuppung eine Größe von 0,13 mm.

Bei Chrysomeliden-Larven enthält oft das Protoplasma der Sekretzelle nur einige ziemlich große Vacuolen (Figg. 47, 42), oder aber es sammelt sich das Sekret am proximalen Ende der Zelle (Fig. 44). Bisweilen wird auch das gesamte Protoplasma der Sekretzelle vacuolarisiert (Fig. 43) oder bleibt nur der periphere Teil derselben homogen. Nach der Häutung verkleinern sich in der Regel die Vacuolen, ich habe aber einige Drüsen im ersten Lebensalter stets im Zustand der Tätigkeit gefunden (Figg. 42, 43).

Bei den sich häutenden Coccinelliden-Larven ist das Protoplasma der Sekretzelle ganz schaumig (Fig. 46). Nach der Häutung verkleinern sich die Vacuolen sehr stark.

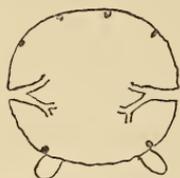
Oben und seitwärts legt sich an die Sekretzelle eine andre, von den Hypodermazellen abgetrennte Zelle an (Figg. 45, 46, 47), die einen Ausführgang einschließt, der sich auf der Oberfläche der neuen Cuticula öffnet. Er bleibt bei den Chrysomeliden-Larven immer geöffnet.

Bei den sich häutenden Puppen von *Chilocorus renipustulatus* und *Lina populi* habe ich keine Exuvialdrüsen gefunden.

D. Die Exuvialdrüsen bei Tenthredinidenlarven.

Aus dieser Familie habe ich etwas vollständiger nur die Exuvialdrüsen einer nicht näher bestimmten Nematiden-Larve untersucht. Ich muß aber bemerken, daß ich ähnliche Drüsen auch bei den Larven von *Nematus* und *Cimbex* gefunden habe.

Die typische Lage der Drüsen in den Körpersegmenten ist die folgende (Textfig. 6): die oberen Drüsen (zwei Paare) liegen symmetrisch beiderseits der Mittellinie, fast gegenüber den Stigmen oder den denselben entsprechenden Stellen; das eine Paar ist der Mittellinie mehr genähert, als das andre. Die unteren Drüsen (ein Paar) befinden sich nach außen von den Thorakal-, beziehungsweise nach vorn von den Abdominalfüßen.



Textfig. 6.

In einer entsprechenden Weise sind auch Drüsen im hinteren Teile des Kopfes verteilt. Auch im vorderen Teil des Kopfes sind Drüsen, obgleich in geringerer Anzahl, vorhanden.

Im ersten und zweiten Thorakalsegment findet man noch Drüsen an der Bauchseite zwischen den Füßen; außerdem liegen im zweiten Thorakalsegment an der Stelle der beiden mittleren oberen Drüsen zwei Drüsenpaare.

Im letzten, der Stigmen entbehrenden, Körpersegment fehlt ein Paar der oberen Drüsen.

Die sezernierende Zelle kann mehr oder weniger in die Leibeshöhle hineinragen, oder aber sie bleibt im Niveau der Hypodermazellen liegen. Ihr Protoplasma stellt ein zartes Schaumwerk (Fig. 48) dar.

Um die ziemlich große sezernierende Zelle herum liegen einige, durch dieselbe etwas zusammengedrückte Hypodermazellen, von denen eine etwas größer ist, als die übrigen und eine sichelartige Gestalt hat. Indem die große sezernierende Zelle in die Leibeshöhle hineinragt, wird sie von dieser sichelförmigen Zelle begleitet. Ein anderes Verhalten der Hypodermazellen finden wir im ersten und zweiten Thorakalsegment, wo die obengenannten sich zwischen den Füßen

befindenden Exuvialdrüsen von besonderen in die Leibeshöhle hineinragenden Gruppen der Hypodermazellen umgeben werden.

Die sichelförmige Zelle ist zweifellos die zweite Zelle der Drüse und schließt einen Ausführungsgang ein. Der letztere öffnet sich auf der Oberfläche der neuen Cuticula der sich häutenden Larve.

Nach der Häutung erscheint das Protoplasma der sezernierenden Zelle fast homogen und zeigt höchstens eine leichte Spur eines schaumigen Baues (Fig. 49). Der Ausführungsgang wird verstopft (Figg. 49, 50), was durch die Verdickung seiner Wände bedingt zu sein scheint.

Zwischen den Häutungen bekommt das Protoplasma der Sekretzelle von neuem einen schaumigen Bau. In dieser Hinsicht sind die soeben beschriebenen Drüsen den Versonschen Drüsen der Raupen von *Bombyx mori* mehr oder weniger ähnlich.

Ich habe keine Gelegenheit gehabt, die Verpuppung der Afterraupen zu beobachten. Es würde sehr interessant sein, diesen Vorgang zu studieren, da hier in der Regel die exuviale Natur der Drüsen am besten ausgedrückt ist.

Die Häutung der Puppe habe ich ebenfalls nicht beobachtet und kann also nicht sagen, ob dabei Exuvialdrüsen vorhanden sind oder nicht.

E. Die Exuvialdrüsen einer Chrysopalarve.

Darüber kann ich nicht viel mitteilen.

Im zweiten und dritten Thorakalsegment beobachtete ich ebenso gelagerte Exuvialdrüsen, wie die oberen Drüsen bei der Nematiden-Larve. Im ersten Thorakalsegment sowie im 1., 2., 3. und 4. Abdominalsegmente fehlt je ein Paar der seitlich gelegenen Drüsen und es bleibt also nur ein Paar näher zur Mittellinie des Rückens gelagerter Drüsen. Im dritten Abdominalsegmente befindet sich noch ein Paar der Drüsen unterhalb der Stigmen. Die Lage der Drüsen in den übrigen Segmenten habe ich nicht studiert, da mir nur ein Exemplar der *Chrysopa*-Larve in der vorletzten Häutung zur Verfügung stand.

Die Drüsen ragen etwas in die Leibeshöhle hinein. Das Protoplasma der Sekretzelle wird bei der Häutung stark vacuolisiert. Zwischen den Häutungen zeigen die Drüsen keinen Unterschied von den übrigen Hypodermiszellen.

Die Exuvialdrüsen der genannten Larve scheinen zweizellige Bildungen zu sein.

Bei der sich häutenden Puppe habe ich keine Exuvialdrüsen beobachtet.

St. Petersburg, im Oktober 1903.

Nachtrag.

Schon nach dem Absenden meiner Arbeit habe ich von Herrn Prof. NASSONOW seinen die Frage über den Bau und die Entwicklung der Versonschen Drüsen behandelnden Aufsatz¹ erhalten, in welchem ich einige meiner noch früher publizierten Mitteilungen² bestätigt finde, — nämlich die Angabe, daß die Versonschen Drüsen der Makrolepidopteren aus drei Zellen bestehen und daß der Ausführungsgang derselben nach dem Abschluß ihrer Tätigkeit mit bräunlicher Substanz verstopft wird (obgleich NASSONOW einen Verschuß des Ganges durch das gleichzeitige Wachsen der Cuticula annimmt). Außerdem hat NASSONOW die Versonschen Drüsen auch bei Mikrolepidopteren (*Hyponomeuta evonymella*) gefunden, woselbst sie ebenfalls aus drei Zellen bestehen sollen. Weiter hat NASSONOW die Entwicklung der in Frage stehenden Drüsen bei *Bombyx mori* untersucht und direkt die Entstehung derselben aus dem Hautepithel nachgewiesen.

Was die Morphologie der Häutungsdrüsen im allgemeinen anlangt, so haben dieselben unzweifelhaft überall einen epithelialen Ursprung und bestehen immer aus zwei oder drei Zellen, von denen die eine (die am tiefsten liegende) eine Sekretzelle ist, die übrigen aber den Ausführungsgang umschließen. Die Drüsen von *Tenebrio*-Larven ausgenommen, besitzen dieselben überall eine ähnliche segmentale Verteilung und können also sämtlich dem Typus der Versonschen Drüsen zugezählt werden, was NASSONOW für die lateralen sackförmigen Drüsen von *Lina populi* auch tut, obgleich gewisse Formen der oben beschriebenen Drüsen zweifellos nur aus zwei Zellen bestehen. Die Häutungsdrüsen der *Tenebrio*-Larve gehören aber nach ihrem Bau und ihrer Verteilung zu einem besonderen Typus, der auf eine morphologische Veränderung der Härchen zurückzuführen ist.

St. Petersburg, den 27. Januar 1904.

¹ N. NASSONOW, Zur Morphologie der Versonschen und Steinschen Drüsen der Insekten. Warschau 1903. (Separatabdruck, russisch.)

² W. PLOTNIKOW, Über die Häutung der Insekten. Tagebuch der XI. Versammlung russischer Naturforscher und Ärzte in St. Petersburg. 1901. (Russisch.)

Erklärung der Abbildungen.

Erklärung der Buchstaben:

<i>a</i> , das Hypoderma;	<i>n</i> , der Kern der sezernierenden Zelle;
<i>b</i> , <i>b'</i> , die alte und die neue Cuticula;	<i>o</i> , die Vacuolarschicht;
<i>c</i> , die »plasmatische« Schicht;	<i>p</i> , die pigmentierte Cuticula;
<i>d</i> , die Basalmembran;	<i>s</i> , die sezernierende Zelle (Sekretzelle);
<i>e</i> , die äußere lichtbrechende Membran der Cuticula;	<i>t</i> , <i>t'</i> , die den Ausführungsgang einschließenden Zellen; <i>t</i> , die zuerst entstehende, <i>t'</i> , die später an <i>t</i> sich anschließende Zelle.
<i>f</i> , die Fortsätze der Hypodermazellen;	
<i>h</i> , das Rückengefäß.	

Tafel XXI.

Fig. 1. Ein Stück Haut vom Rücken der Raupe von *Oeneria dispar* bei der vierten Häutung.

Fig. 2. Ein Stück Haut vom Rücken der Raupe von *Oeneria monacha* beim Anfang der vierten Häutung.

Fig. 3. Querschnitt einer Trachee des letzten Körpersegments bei der vierten Häutung von *Oeneria dispar*.

Fig. 4. Ein Stück Haut von einer sich verpuppenden Raupe von *Orgyia antiqua*. Die alte Cuticula ist nicht abgebildet.

Fig. 5. Ein Stück Haut bei der Häutung der Puppe von *Orgyia antiqua*. Die alte Cuticula ist nicht abgebildet.

Fig. 6. Kristalle oxalsauren Kalks zwischen den beiden Cuticulae bei der zweiten Häutung von *Bombyx mori*.

Fig. 7. Ein Stück Haut vom Rücken der Raupe bei der vierten Häutung von *Bombyx mori*. Die alte Cuticula ist weggelassen.

Fig. 8. Ein Stück Haut vom Rücken der Raupe von *Bombyx mori* im vierten Lebensalter.

Fig. 9. Ein Stück der abgetrennten Cuticula vom Rücken der Raupe von *Smerinthus populi* (vierte Häutung).

Fig. 10. Ein Stück Haut von einer Syrphiden-Larve.

Fig. 11. Ein Stück Haut einer sich häutenden Larve von *Tenebrio molitor*. Die alte Cuticula ist weggelassen. Die Häutung ist bald zu Ende.

Fig. 12. Ein Stück Haut vom Rücken beim Anfange der Verpuppung einer Larve von *Tenebrio molitor*.

Fig. 13. Ein Stück Haut bei der Verpuppung von *Smerinthus populi*. Die alte Cuticula ist weggelassen.

Fig. 14. Ein Stück Cuticula an der Grenze der Segmente bei einer Puppe von *Papilio podalirius*.

Fig. 15. Dasselbe bei einer Larve von *Tenebrio molitor*.

Fig. 16—25. *Bombyx mori*.

Fig. 16, 17, 18. Die VERSONSche Drüse im ersten Lebensalter in verschiedenen Stadien ihrer Tätigkeit.

Fig. 19. Die VERSONSche Drüse des mittleren Abdominalsegments bei der zweiten Häutung.

Fig. 20. Dieselbe des achten oder neunten Abdominalsegments bei der zweiten Häutung.

Fig. 21. Ein Stück Sekretzelle derselben.

Fig. 22. Die VERSONSche Drüse eines der vorderen Abdominalsegmente nach der dritten Häutung.

Fig. 23. Die VERSONSche Drüse eines der vorderen Abdominalsegmente im vierten Lebensalter. Nur ein Teil der Sekretzelle ist abgebildet.

Fig. 24. Die VERSONSche Drüse eines der vorderen Abdominalsegmente bei der vierten Häutung. Nur ein Teil der Sekretzelle ist abgebildet. Die alte Cuticula ist weggelassen.

Fig. 25. Ein Teil der Sekretzelle der VERSONSchen Drüse bei der Verpuppung.

Fig. 26. Die VERSONSche Drüse bei der vierten Häutung von *Smerinthus populi*.

Tafel XXII.

Fig. 27. Die VERSONSche Drüse des zweiten Thorakalsegments einer Raupe von *Ocneria monacha* im fünften Lebensalter.

Fig. 28. Die VERSONSche Drüse mit der sackförmigen Vertiefung der Haut in einem der vorderen Abdominalsegmente einer Raupe von *Ocneria monacha* im vierten Lebensalter.

Fig. 29. Dieselbe bei der vierten Häutung.

Fig. 30. Ein Teil der Fig. 28, stärker vergrößert.

Fig. 31. Ein entsprechender Teil der VERSONSchen Drüse des sechsten oder siebenten Abdominalsegments.

Fig. 32. Die VERSONSche Drüse des dritten Thorakalsegments bei der fünften Häutung (Verpuppung) von *Ocneria dispar*.

Fig. 33. Die VERSONSchen Drüsen (die zukünftige doppelte sackförmige Drüse) des sechsten Abdominalsegments im Anfange des ersten Lebensalters von *Ocneria monacha*.

Fig. 34. Die VERSONSche Drüse mit der sackförmigen Vertiefung eines der vorderen Abdominalsegmente einer Raupe von *Orgyia antiqua* im fünften (letzten) Lebensalter.

Fig. 35. Ein Stück Haut von einer sich verpuppenden Larve von *Tenebrio molitor*.

Fig. 36. Ein Stück Haut von einer Larve von *Tenebrio molitor* in einem etwas späteren Stadium als in der Fig. 35.

Fig. 37, 38, 39, 40. Härchen, einfacher und komplizierter Ausführungsgang an der abgetrennten Cuticula einer Larve von *Tenebrio molitor*.

Fig. 41. Das Härchen in der neuen Cuticula des Käfers von *Tenebrio molitor* (schematisch).

Fig. 42, 43. Die Exuvialdrüsen einer Chrysomeliden-Larve im ersten Lebensalter.

Fig. 44. Eine Exuvialdrüse einer Chrysomeliden-Larve bei der Verpuppung.

Fig. 45. Dieselbe vor der Verpuppung.

Fig. 46. Eine Exuvialdrüse der sich verpuppenden *Coccinella*-Larve.

Fig. 47. Eine Exuvialdrüse der sich verpuppenden Chrysomeliden-Larve; beiderseits derselben sieht man zwei sezernierende Zellen der benachbarten Drüsen.

Fig. 48. Eine Exuvialdrüse der sich häutenden Nematiden-Larve.

Fig. 49. Dieselbe nach der Häutung.

Fig. 50. Ein verstopfter Ausführungsgang in der alten Cuticula.

Fig. 1.



Fig. 2.

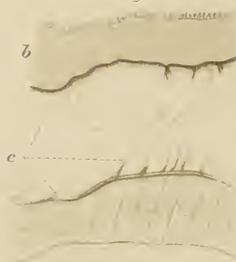


Fig. 3.

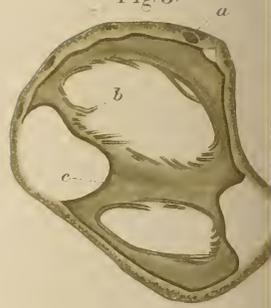


Fig. 8.



Fig. 10.

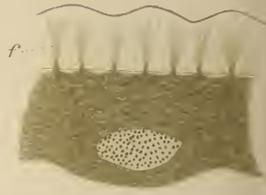


Fig. 14.



Fig. 15.



Fig. 17.

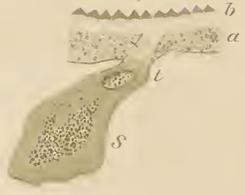


Fig. 20.

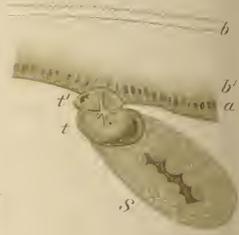


Fig. 16.

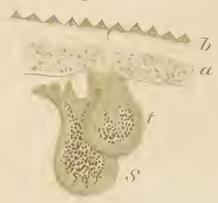


Fig. 21.



Fig. 18.

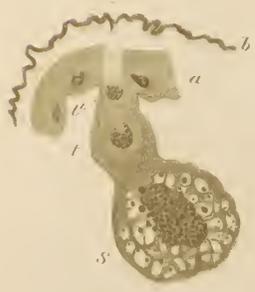


Fig. 19.

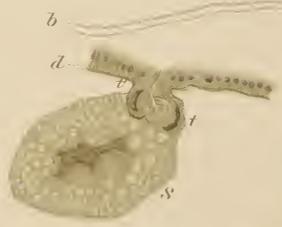


Fig. 22.

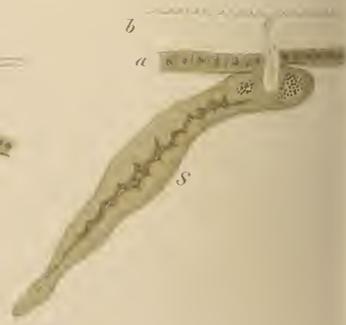


Fig. 4.



Fig. 6.



Fig. 7.



Fig. 5.



Fig. 11.



Fig. 12.

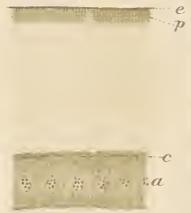


Fig. 9.



Fig. 13.



Fig. 25.

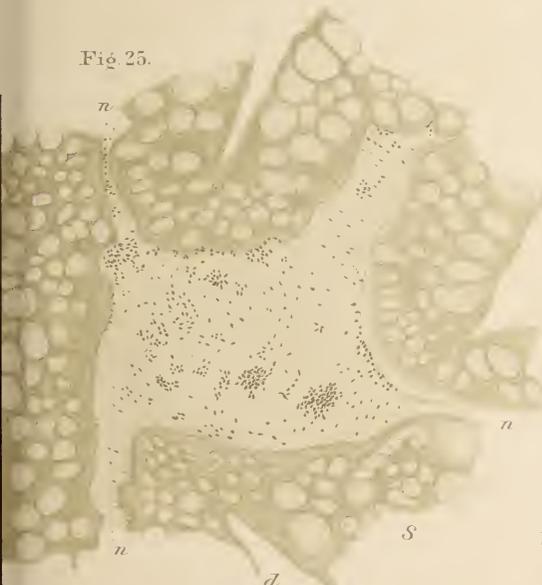


Fig. 26.

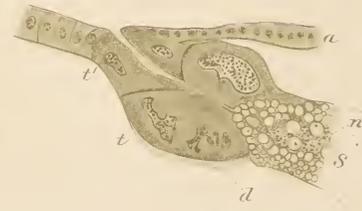


Fig. 23.

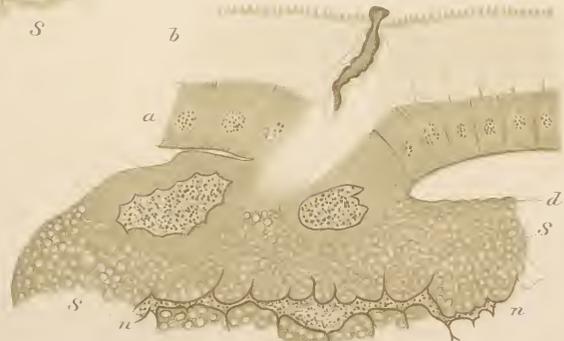


Fig. 24.



Fig. 1.

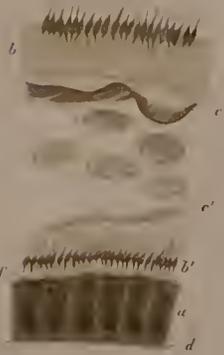


Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 6.



Fig. 7.



Fig. 8.



Fig. 10.



Fig. 5.



Fig. 11.



Fig. 12.



Fig. 14.



Fig. 15.



Fig. 13.



Fig. 9.



Fig. 25.

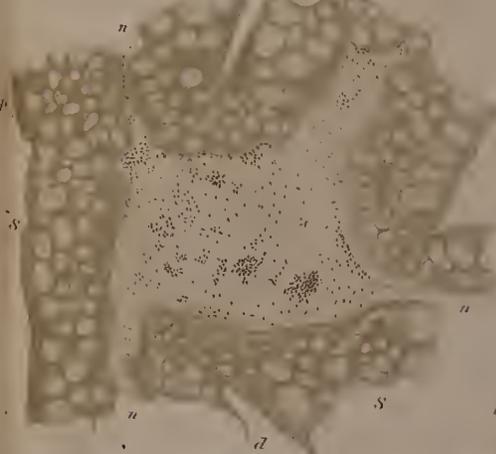


Fig. 26.



Fig. 16.



Fig. 17.



Fig. 20.



Fig. 21.



Fig. 18.



Fig. 19.



Fig. 22.



Fig. 24.



Fig. 23.

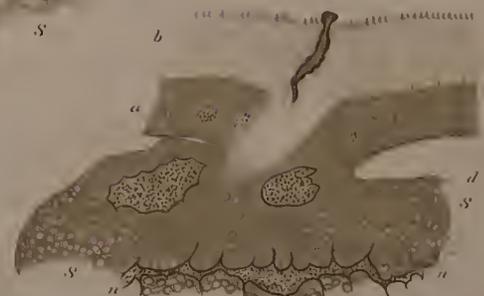




Fig. 27.

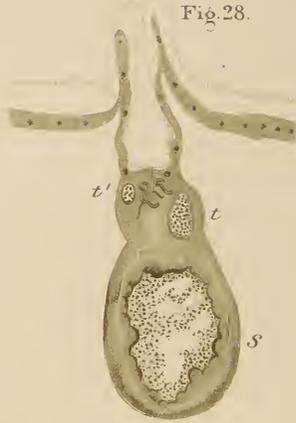


Fig. 28.

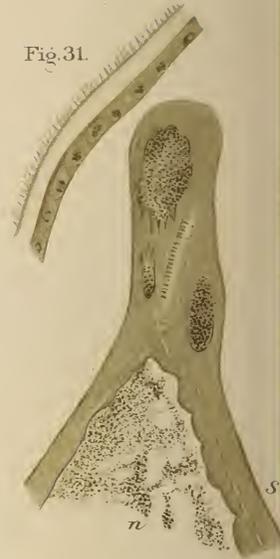


Fig. 31.

Fig. 29.

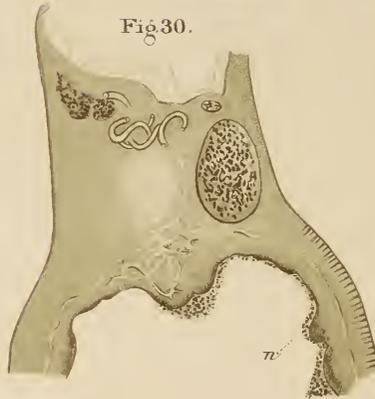


Fig. 30.

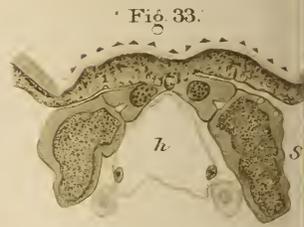


Fig. 33.

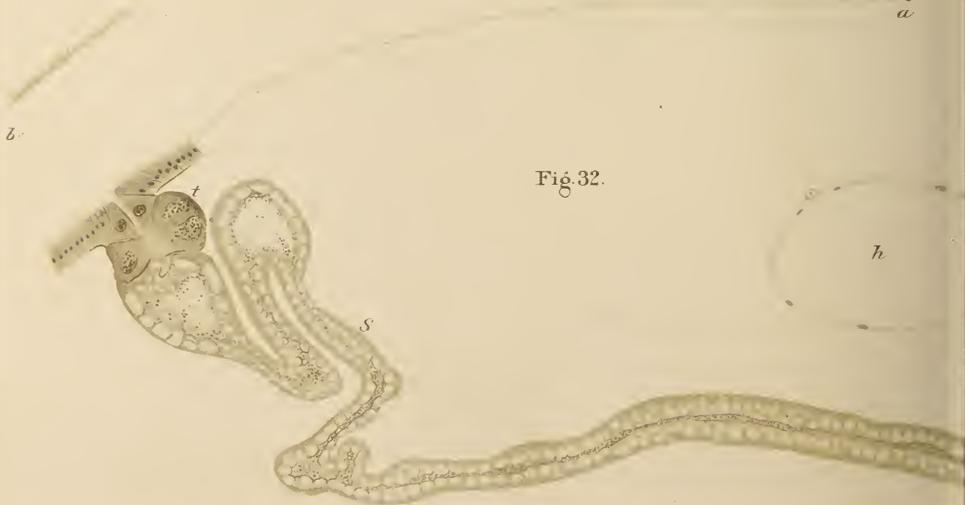


Fig. 32.

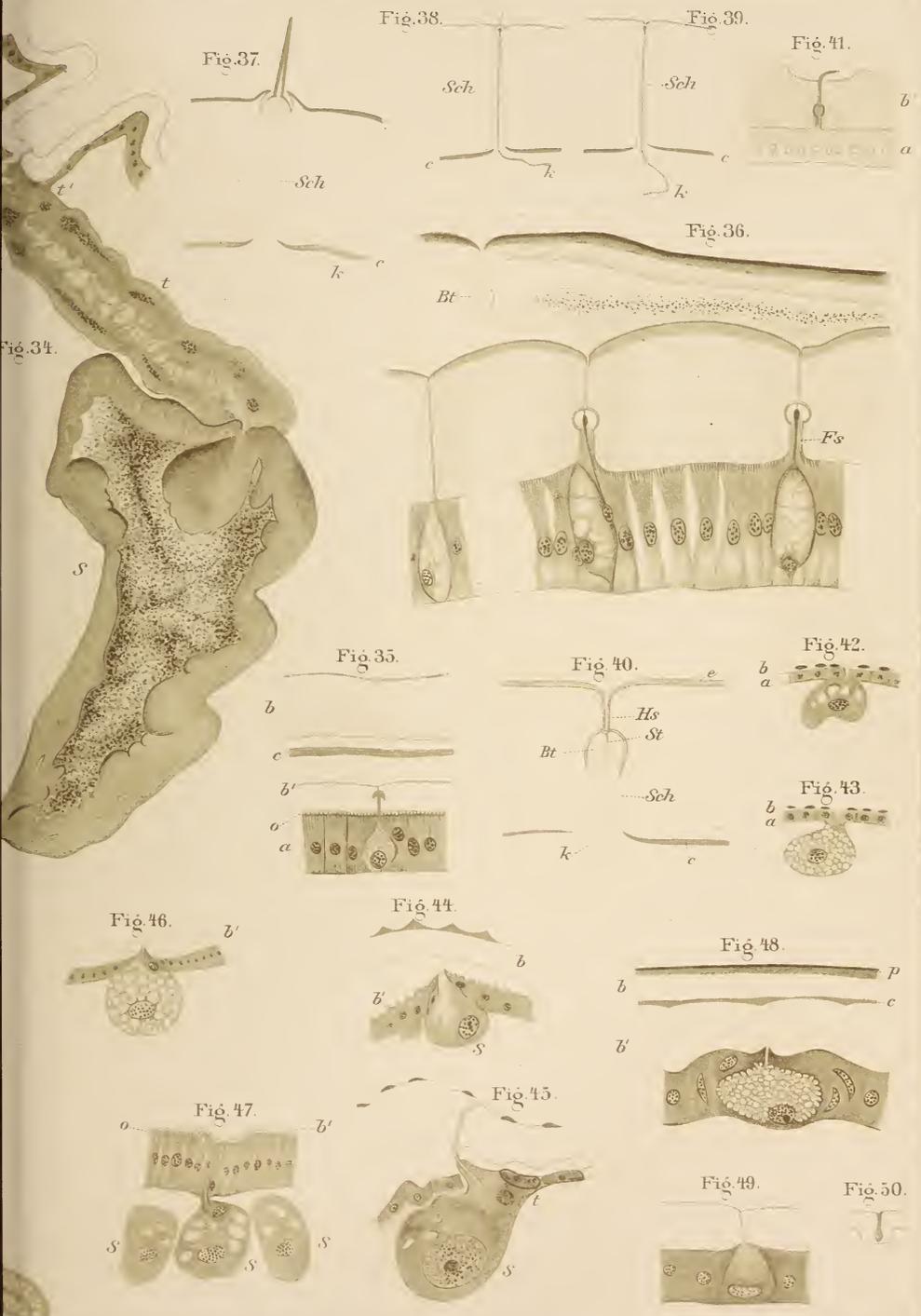




Fig 27

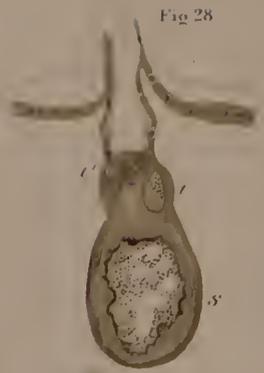


Fig 28



Fig 29



Fig 30



Fig 31



Fig 33



Fig 33

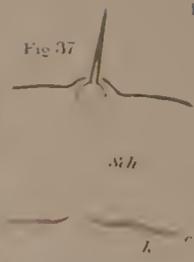


Fig 37

Fig 38

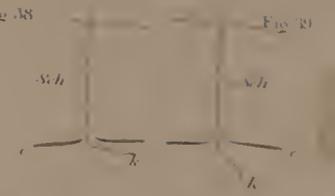


Fig 39



Fig 41

Fig 36



Fig 35

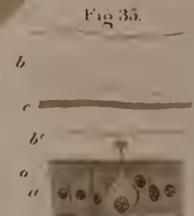


Fig 40

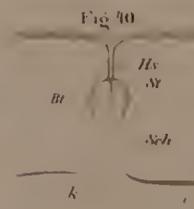


Fig 42



Fig 43

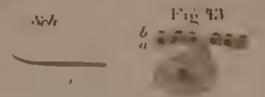


Fig 46



Fig 44



Fig 48

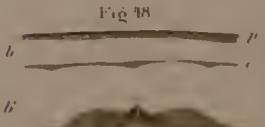


Fig 32



Fig 47



Fig 45



Fig 49



Fig 50



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: [76](#)

Autor(en)/Author(s): Plotnikow W.

Artikel/Article: [Über die Häutung und über einige Elemente der Haut bei den Insekten 333-366](#)