

Ueber die Bildung der Flügel, Schuppen und Haare bei den Lepidopteren.

Von

C. Semper, Dr. phil. aus Altona

Mit Tafel XV.

Die nachfolgenden Untersuchungen über die Bildungsweise der Schmetterlingsflügel, Schuppen und Haare wurden während des Winters 1855/56 an Puppen von *Saturnia carpini* und *Sphinx pinastri* angestellt. Sie wurden hauptsächlich unternommen, um das Verhältniss der verschiedenen äusseren Antheile, als Flügel, Schuppen und Haare zu der Epidermis festzustellen, eine Aufgabe, welche durch die bisherigen ziemlich zahlreichen Untersuchungen wohl deshalb noch nicht gelöst worden ist, weil man nur die ausgebildeten Theile untersuchte, ohne auf ihre Bildungsweise in der Puppe Rücksicht zu nehmen.

Die erste Entstehung der Schmetterlingsflügel in der Raupe, vor ihrer Verwandlung zur Puppe, ist wenigstens in Bezug auf die gröberen Verhältnisse so ausführlich von *Agassiz*¹⁾ geschildert worden, dass ich diese Punkte übergehen und gleich das feinere histologische Verhalten der Flügel während dieses Zeitraumes beschreiben kann. Die erste Anlage der Flügel in der Raupe geschieht durch Ausstülpung der Epidermis in Form eines doppelten Blattes. Die Zellen derselben scheiden einen Stoff aus, welcher sich aussen um die Flügel legt, erhärtet (chitinisirt) und zur eigentlichen Flügelscheide wird. Nach dem Abstreifen der Raupenhaut wird erst der Stoff ausgeschieden, welcher an der Puppe die dunkelbraun oder schwarz gefärbte Lage bildet und theils dazu dient, die Flügelscheiden, Fühlerscheiden, Kopf, Beine mit

¹⁾ *Agassiz*, The classification of Insects from embryological Data. In «*Smithsonian Contributions to knowledge*.» 1850, March 6, Vol. II, Art. 6.

dem Rumpfe fest zu verkitten, theils ein Schutzmittel gegen äussere Einflüsse abgibt. Zuerst ist derselbe farblos und weich, erst nach und nach wird er braun und hart. Im vollendeten Zustande zeigt er gegen Reagentien ein wesentlich verschiedenes Verhalten von dem des Chitin, namentlich in Bezug auf seine Löslichkeit in Säuren. Durch aufeinander folgendes Auskochen mit Wasser, Alkohol, Aether, Essigsäure und 18stündiges Auskochen mit concentrirter Kalilauge wurde der braune Farbstoff gar nicht ausgezogen, während die innere Flügel-scheide, welche die eigentliche Cuticula darstellt, durch diese Behandlung völlig entfärbt wurde. In der Kälte löst er sich weder in concentrirter Salzsäure, noch Salpetersäure und Schwefelsäure. Beim Kochen mit Schwefelsäure löst er sich völlig auf und färbt die Lösung schwarzbraun; dabei entweichen essigsäure Dämpfe. Beim Kochen mit Salpetersäure löst er sich leicht und färbt dieselbe hellbraun; durch weiteres Kochen und vorsichtiges Abdampfen erhält man Pikrinsäure und Oxalsäure. In kochender Salzsäure ist dieser Stoff absolut unlöslich und zugleich behält er seine dunkelbraune Farbe. Hiernach glaube ich also mit Bestimmtheit behaupten zu dürfen, dass nur die innere Hülle der Puppen, welche die ursprüngliche Cuticula der noch nicht verpuppten Raupe ist, aus Chitin, die äussere schwarzbraun gefärbte Hülle dagegen aus einem wesentlich von Chitin verschiedenen Stoffe besteht. Ist derselbe an der Luft erhärtet und braun geworden, so sieht man an der Puppe äusserlich durchaus keine Veränderungen mehr bis dicht vor dem Ausschlüpfen des Schmetterlings. Die Flügel-scheiden (Fig. 8) bestehen nun also aus zwei Lagen, einer äussern, nicht chitinisirten, und einer innern, chitinisirten, welche beide auf dem Durchschnitte eine deutliche, parallele Streifung zeigen. Eng an die innere Lage schliesst sich alsdann eine Zellenlage, die frühere Epidermis der Raupe, welche aus ziemlich platten Zellen besteht. Zwischen den beiden Blättern, welche in diesem Stadium den Flügel repräsentiren, befindet sich ein Hohlraum, in welchem sich Fettkörper, Nerven und Tracheen befinden. Der Fettkörper findet sich nie in so grossen zusammenhängenden Fetzen, wie er im übrigen Körper vorkommt, sondern wird meist nur durch einzelne, grosse Zellen repräsentirt, welche sich in den verschiedensten Umbildungsstadien befinden. Diese Umbildung besteht zunächst in einem Verschwinden des Fettes, und dann tritt eine Vermehrung der Zellen selbst auf, welche theils durch Vermehrung der Kerne und nachherige Theilung, theils durch directe Theilung der Zelle in zwei kleinere bewirkt wird. Der Theilung der Zellen in zwei scheint immer eine Theilung des Kernes in zwei voraus zu gehen. Auf diese Weise entstehen Zellen, welche einen homogenen, durchsichtigen Inhalt haben, in welchem sich selten einige Fettkörnchen finden, und welche ich wegen ihrer Rolle, die sie

bei der Bildung des Flügels spielen, Bildungszellen nennen werde. Aus ihnen bilden sich unzweifelhaft die neuen Aeste der Tracheen und wahrscheinlich auch die Nerven, doch bin ich über die Bildungsweise der letzteren nicht ins Reine gekommen. Die Hauptäste der Tracheen, welche gewissermaassen das Gerüst abgeben für die Bildung des ganzen Flügels, da von ihrer Richtung diejenige der Rippen abhängt, bilden sich in einer Weise, welche gerade so von der von *H. Meyer*¹⁾ beschriebenen Entstehungsart abweicht, wie bei den Wirbelthieren die Bildung der grösseren Gefässe von derjenigen der Capillaren. Während nämlich die feineren Aeste in einzelnen Zellen gebildet werden, entstehen die gröbereren dadurch, dass sich Bildungszellen zu soliden Strängen vereinigen, welche allmählig hohl werden, ohne dass die einzelnen Zellen ihre Selbstständigkeit einbüssen. In das Lumen dieses Stranges wird die chitinisirende Cuticula ausgeschieden, in der Weise, dass an gewissen Stellen dieselbe dicker wird, als an anderen, wodurch der sogenannte Spiralfaden der Trachee entsteht. Dabei bleiben die ausschliessenden Zellen, oder das Epitel der Trachee, wenigstens in den grösseren Stämmen vollkommen bestehen; und erst an den feineren Stämmen beobachtet man eine theilweise Resorption der Zellenwandungen, während die Kerne auch hier persistiren. An den feinsten Aesten der Tracheen bemerkt man noch eine ziemlich häufige, und wie es scheint, mit dem spätern Wachstum des Flügels in Verbindung stehende Bildungsweise derselben (Fig. 7). Eine einzige sehr feine Trachee, welche nur undeutlich den Spiralfaden erkennen lässt, schlingt sich vielfach in den verschiedensten Richtungen um sich selbst, und endigt mit einem sehr feinen Ausläufer, dessen letztes Ende nicht nachzuweisen ist. Dieser von einer einzigen Trachee gebildete Knoten wird in seiner Totalität von einer structurlosen Membran umbüllt, welche mit dem Epitel des Hauptastes zusammenhängt. Verbinden wir hiermit die Thatsache, dass die Bildung der feinsten Tracheen innerhalb der Bildungszellen vor sich geht, so ist es wohl erlaubt, wenn es mir gleich nicht gelungen ist, eine solche Annahme durch directe Beobachtung zur Gewissheit zu erheben, anzunehmen, dass dieser ganze Knoten auf einmal in einer Zelle entstanden sei. Was die muthmaassliche Bedeutung dieser Knoten betrifft, so werde ich später noch einmal darauf zurückkommen. Eine ähnliche Knotenbildung der Tracheen finde ich auch bei einigen Raupen, z. B. *Porthesia chrysorrhoea* (Fig. 10), bei welcher jedoch keine äussere Umbüllung als Andeutung der Membran der Zelle, in welcher jene Knoten

¹⁾ Ueber die Entwicklung des Fettkörpers, der Tracheen und der keim-bereitenden Geschlechtstheile bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 1, 1849, pag. 180 ff.

entstanden sein dürften, mehr zu bemerken war. Leider ist es mir nicht geglückt, weder bei den Puppen, noch bei jener Raupe, die erste Anlage solcher Tracheenknoten zu beobachten.

Das nächste Stadium in der Ausbildung des Flügels markirt sich durch die Herstellung einer Membran, welche das Lumen des Flügels gegen das Epitel oder die Epidermis verschliesst und alle Tracheen, Nerven, Fett- und Bildungszellen einschliesst. Diese Membran (Fig. 1) wird von Wichtigkeit für die Bildung des Flügels, da sie in den nächstfolgenden Perioden der Epidermis als Stütze dient, ausserdem aber ist sie noch interessant durch ihre eigentümliche Bildungsweise. Ein Theil der Bildungszellen, welche durch die Metamorphose der Fettzellen im Lumen des Flügels entstanden waren, legt sich dicht an die Epidermis an, doch ohne eine zusammenhängende Membran zu bilden. Diese Zellen wachsen, schicken Ausläufer aus, welche sich mit einander verbinden, bis schliesslich ein Netzwerk feiner Fasern hergestellt ist, welche hier und da Anschwellungen zeigen. Diese haben in der Regel einen Kern und sind deshalb wohl als die Reste jener ursprünglich runden Zellen anzusehen. Zugleich entwickelt sich eine ziemlich ausgebreitete Intercellularsubstanz, welche die Lücken zwischen jenen Netzfasern vollkommen ausfüllt, wegen ihrer vollkommenen Durchsichtigkeit und Strukturlosigkeit aber nur an den Rändern als feiner Saum (Fig. 1 a) zu bemerken ist. Nach und nach verschwinden diese anastomosirenden Zellen, so dass in späteren Stadien nur noch eine homogene Membran zu erkennen ist (Fig. 2 a), über welcher die Epidermis liegt.

In dem Stadium, in welchem sich noch in dieser Membran die Reste der Bildungszellen erkennen lassen, fängt auch schon eine weitere Umwandlung sowohl der Epidermis als des Flügelinhaltes an. Die Epidermis zieht sich von der innern Flügelscheide oder ihrer Cuticula ab, indem sie sich fest an die Grundmembran des Flügels anlegt, dabei wachsen die einzelnen Zellen in die Länge und werden so allmählig zu einem wahren Cylinderepitel. Zu gleicher Zeit bildet sich die erste Anlage der Rippen oder Adern, welche den Insectenflügel durchziehen und ein nach den Klassen und Gattungen ziemlich variirendes Netzwerk bilden. Leider sind mir die ersten Bildungsstadien nicht zur Beobachtung gekommen. Die am wenigsten entwickelten Rippen (Fig. 6) zeigten sich mir immer als ziemlich weite Röhren, welche von einer einzigen Lage glatter, polygonaler und kernhaltiger Zellen gebildet wurden und in ihrem Innern immer einen gegen das Lumen der Röhre mehr feinen centralen Strang aufweisen, welcher wohl ein Nerv sein dürfte. Zwar habe ich nie diesen Strang mit unzweifelhaften Nerven in Verbindung gesehen, doch glaube ich diese Annahme durch zweierlei Gründe ziemlich sicher machen zu können. Einmal stimmt das Ansehen desselben so vollkommen mit den anderen Theilen entnommenen

Nerven überein, dass es unmöglich wäre, durch das blosse Aussehen den Nerv von dem fraglichen Stränge zu unterscheiden; andertheils kann es weder eine Trachee, noch ein Gefäss sein, da erstere sich auf ganz andere Weise bilden, letztere überhaupt gar nicht vorhanden sind. Ebenso wenig finden sich im Lumen der Flügel Muskelfasern oder Sehnen, und es bleibt also nichts Anderes übrig, als diesen Strang für einen Nerven zu halten. Wie derselbe nun in die Röhre gelangt, ob diese sich um den vorgebildeten Nerv herumbildet oder ob sich ein vielleicht solider Zellenstrang theils in jenen Nerven, theils in die Röhre umwandelt, muss ich dahingestellt sein lassen. Doch ist mir deshalb das Erstere wahrscheinlicher, weil ich lange vor Ausbildung der Rippen schon solche Stränge oder Nerven ohne irgend welche Umbüllung sah, später aber nie mehr freie Nerven ohne die Röhre wieder fand. Die Richtung und der Verlauf der Rippen richtet sich aber nicht, wie es scheinen könnte, nach derjenigen der eingeschlossenen Nerven, sondern vielmehr nach dem Verlaufe der Tracheen, welche wenigstens die Hauptzüge der späteren Rippen schon andeuten, wenn von letzteren noch gar keine Spur zu sehen ist. Sind die Rippen angelegt, so sieht man neben jedem Längsaste einer Trachee, eng sich an das Epitel derselben anschmiegend, eine solche Röhre liegen, die dann durch Nebenäste, welche sich an die feineren Zweige der Trachee anschliessen, mit einer andern solchen Röhre zusammenhängt. Es liegen also die Tracheen nicht innerhalb, sondern ausserhalb der Flügelrippen. Die weitere Ausbildung dieser Rippen zu ihrer definitiven, festen Form, in welcher sie namentlich dem Flügel als feste Stützpunkte für dessen dünne Membran dienen, fällt in eine Periode der Flügelbildung, deren Schilderung ich diejenige der weiteren Veränderung der Epidermis voranschicken muss.

Wir haben die Epidermis in einem noch sehr unausgebildeten Zustande verlassen. Hat sich jene Grundmembran vollständig gebildet, so zieht sich wieder die Epidermis, deren Zellen, wie schon erwähnt, zu ziemlich grossen Cylinderzellen geworden sind, von derselben zurück und es entsteht zwischen der Grundmembran und der Epidermis ein ziemlich starker Hohlraum. In dem nächsten Stadium, welches mir zur Beobachtung kam, findet man bereits die Schuppen in Bildung begriffen (Fig. 2). In dem oben erwähnten Raum zwischen der Epidermis und der Grundmembran liegen in kurzen Abständen grosse runde Zellen, welche einen sehr grossen Kern besitzen und alle ohne Ausnahme einen Fortsatz tragen, welcher zwischen den Epidermiszellen hindurchtritt und in den frühesten Stadien, welche mir zur Beobachtung kamen, einen langen Stiel darstellt, der sich plötzlich in eine mehr oder minder kugelige Blase erweitert (Fig. 2 b). Diese Blase ist die erste Anlage der künftigen Schuppe. Zuerst wird die Blase unförm-

lich gross, wobei sich der sehr lange Stiel immer mehr verkürzt, allmählig wachsen am freien Ende einige Zipfel aus, die länger und länger werden, während der Körper und der Stiel sich mehr zurückbilden, bis schliesslich eine Form entstanden ist, wie sie Fig. 2 e zeigt. In dieser Form ist die Schuppe nicht mehr zu verkennen. Eigentümlich ist noch der Umstand, dass nicht alle Schuppen des ganzen Flügels auf einmal entstehen, sondern sie bilden sich nach einander, so dass man an einem und demselben Flügel oft die verschiedensten Stadien der Schuppenbildung beisammen findet. Dies Missverhältniss gleicht sich aber dadurch wieder aus, dass das Wachsthum der Schuppe in ihren früheren Stadien sehr viel schneller vor sich geht, als in den späteren, und also auch alle Schuppen ihre Vollendung so ziemlich zu gleicher Zeit erlangen. Zwischen diesem und dem vorigen Stadium, in welchem erst der Hohlraum sich gebildet hatte, welcher die Bildungszellen der Schuppen aufnimmt, liegt eine ziemliche Kluft, welche mir durch Beobachtung auszufüllen nicht gelang. Wenn ich also auch unentschieden lassen muss, auf welche Weise sich jene runden Zellen aus denen der eigentlichen Epidermis bilden, so ergibt sich doch so viel aus den geschilderten Verhältnissen, dass sie nur aus den Epidermiszellen selbst entstanden sein können. Welcher von beiden möglichen Fällen hier Statt hat, ob einzelne Zellen der Epidermis sich ganz ablösen und in jenen Hohlraum eintreten, oder ob sie sich der Quere nach theilen — wobei dann wohl der unterste abgeschnürte Theil zur Bildungszelle würde — das zu entscheiden, muss ich späteren Untersuchungen überlassen, da es mir nie geglückt ist, irgend eine in Umbildung begriffene Zelle aufzufinden, welche für einen der beiden möglichen Fälle spräche. Dies mag wohl in der, wie es scheint, sehr grossen Schnelligkeit liegen, mit welcher namentlich die ersten Stadien der Schuppenbildung vor sich gehen. Ganz dieselbe Weise der Entwicklung zeigen die feinsten Haare der Schmetterlinge, welche also mit den Schuppen vollkommen identisch sind. Namentlich deutlich ist ihr Verhalten an den männlichen starkgekrümmten Fühlern von *Saturnia carpini*. Jedes einzelne grössere Haar (Fig. 3) stellt eine von einer Lage Cylinderzellen gebildete Röhre dar, welche nur an der einen Seite jene feinsten Haare trägt. Diese dringen, gerade wie die Schuppen, zwischen den Zellen der Epidermis hindurch, und entspringen aus grossen runden Zellen, welche ebenfalls nur an einer Seite im Lumen des Haares liegen. Der übrige freie Raum wird von Flüssigkeit, Tracheen und Fettzellen ausgefüllt. Der einzige Unterschied zwischen den Schuppen und diesen Haaren liegt also nur in der äussern Form; auch finden sich zwischen beiden die zahlreichsten Uebergänge.

Wir haben jetzt noch die Bildung der chitinisirten Membranen zu betrachten, welche beim ausgekrochnen Insecte den hauptsächlichsten

Bestandtheil der äusseren Hautbedeckungen ausmachen und häufig sehr complicirte histologische Verhältnisse zeigen. Doch muss ich zuvor bemerken, dass die Darstellung, wie ich sie geben werde, nur auf die Schmetterlinge Bezug hat, da mir Beobachtungen über die Bildung der Flügel anderer Insecten fehlen. Alle Chitinmembranen ohne Ausnahme werden von einer Zellenlage — Epidermis, Epitel — als Cuticula ausgeschieden. Diese ist zuerst sehr dünn, wenig resistent gegen Reagentien, und erlangt erst nach Einwirkung der äussern Luft die charakteristischen Eigenschaften des Chitin. Pathologisch scheint jedoch noch eine andere Bildungsweise dieses Stoffes vorzukommen (Fig. 9). Hier und da findet man nämlich Zellen, welche ausser einem Kern und einigen Fetttropfchen noch eine hellgelbliche, körnige Masse im Innern besitzen. Die Zelle wächst und zugleich vergrössert sich jenes gelbliche Concrement, indem es immer dunkler braun wird, während Kern der Zelle und Fett ganz verschwinden. Schliesslich verschwindet auch die Zellmembran und es bleibt nur jener braune, feste Körper übrig, welcher nach seinem Verhalten gegen Reagentien unter dem Mikroskop Chitin zu sein scheint. Wegen der geringen Menge, in welcher er vorkommt, ist es unmöglich, denselben einer genaueren als mikrochemischen Untersuchung zu unterwerfen.

Die Bildung jener beiden Chitinmembranen des Flügels, welche durch die in ihrem ersten Bildungsstadium schon geschilderten Flügelrippen getragen werden und ihrerseits wieder als Stütze für die Schuppen erscheinen, fällt in eine Periode, in welcher die Schuppen und Haare schon ihre definitive Form erlangt haben. Sie werden von der eigentlichen Epidermis ausgeschieden und zeigen im vollkommen ausgebildeten Zustande eine der Oberfläche parallele Streifung, welche auf ihre schichtenweise Abscheidung hindeutet. Die Zellen der Epidermis sind viel kleiner geworden, als sie in der vorbergehenden Periode waren. Allmählig werden sie immer kleiner und kleiner, bis schliesslich am ausgekrochenen Insect keine Spur mehr davon aufzufinden ist. Die Chitinmembran ist unterdess nach allen Richtungen hin gewachsen, so dass sie nicht mehr recht in das Lumen der Flügelscheide passt und sich deshalb in zahllose Falten legt. Diese Falten verschwinden beim Auskriechen gänzlich. Zu derselben Zeit bilden sich auch die Rippen, welche wir als hohle, aus Zellen bestehende und in ihrem Innern einen Nerven beherbergende Gebilde verlassen haben, weiter aus. Die Zellen verschmelzen an ihrer Aussenseite mit den Epitelzellen der sie begleitenden Tracheen, nach innen dagegen scheiden sie eine Cuticula aus, welche dicker und dicker wird und schliesslich mit der Cuticula der eigentlichen Epidermis verschmilzt, nachdem die umhüllenden Zellen allmählig ganz verschwunden sind. Durch dieses Zurückbilden der verschiedenen Zellenlagen im Innern

des Flügels rücken die beiden Membranen, welche der Ober- und Unter-Seite des ausgebildeten Flügels entsprechen, so nahe an einander, dass die Rippen, welche vorher von aussen nicht zu sehen waren, stark hervortreten und die charakteristische Felderung des Insectenflügels bedingen. Die Schuppen hatten wir in der Weise entstehen gesehen, dass grosse Zellen einen Fortsatz ausschicken, welcher durch die Epidermis hindurchwächst, aussen sich erweitert und nach verschiedenen Umbildungen die Form der Schuppe annimmt. Dieser Fortsatz besteht, so lange noch keine Cuticula an der Epidermis aufgetreten ist, aus einer feinen Membran, welche eine directe Fortsetzung der Membran der Bildungszelle ist, und einem durchsichtigen, sehr feinkörnigen Inhalte, welcher sich nach Essigsäure trübt und zusammenzieht. So wie aber die Cuticula aufgetreten ist, sieht man auch an den Schuppen und Haaren — namentlich deutlich an denen des Fühlers von *Sat. carpini* (Fig. 3) — eine Verdickungsschicht entstehen, welche dort, wo das Haar oder die Schuppe an die Cuticula der Epidermis stösst, mit dieser verschmilzt; der dünne Stiel, welcher die Schuppe mit ihrer Bildungszelle verbindet, scheidet noch auf eine kurze Strecke zwischen den Zellen der Epidermis eine solche Verdickungsschicht aus, wodurch also die Verbindung der Schuppen mit ihrer stützenden Membran noch fester gemacht wird. Zuerst sieht man nun an den Schuppen nur eine einfache, ziemlich dünne Membran, bald aber bilden sich Längsstreifen auf derselben dadurch, dass nur an gewissen Stellen eine weitere Verdickung der ausgeschiedenen Membran Statt findet, und endlich beschränkt sich die fernere Ablagerung auf Querstreifen, welche sich zwischen den einzelnen Längsstreifen bilden. Jetzt ist bis auf das Pigment, welches bei manchen Arten noch in diese Schicht kurz vor dem Ausschlüpfen abgelagert wird, die Schuppe fertig. Eine ähnliche Ausscheidung einer Cuticula aus Fortsätzen von Zellen zeigt die Epidermis des Hinterleibes (Fig. 5), nur mit dem Unterschiede, dass eine einzige Epidermiszelle sehr viele kleine Fortsätze trägt. Ist die Schuppe fertig gebildet, so verschwinden ebenfalls die Bildungszellen derselben, der körnige Inhalt wird resorbirt, die Zellmembran geht zu Grunde und es bleibt nur die chitinisirte Cuticula als Schuppe zurück, mit ihrer Wurzel festsetzend in einem Loche der Epidermis.

Die ferneren Umwandlungen der Flügel am ausgekrochenen Schmetterlinge bestehen hauptsächlich in dem ausserordentlich starken Wachs- thum derselben, welches man oft in erstaunlich kurzer Zeit vor sich gehen sieht. Bei dieser Erscheinung 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 erstere, die grosse Ausdehnung der Membranen, scheint dadurch ermöglicht zu werden, dass, wie ich schon

oben erwähnt habe, dieselben in der Puppe mannichfach zusammengefaltet liegen. Durch das Ausdehnen dieser Falten könnte leicht der Flügel sich vergrössern, ohne dass demselben allzu grosse Elasticität 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 einem frisch ausgekrochenen Insecte eine solche Ader ansticht, durch die Wunde dringt dann ein kleiner Tropfen Blut, welcher allmählig immer grösser und grösser wird. Ferner dringt in die im Flügel enthaltenen Tracheen Luft ein, und zwar mit 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, das dürfte überhaupt schwer zu entscheiden sein. Zugleich mit dem Wachsthum der Flügel geht die Consolidirung der Chitinmembranen vor sich, welche vorher, ehe noch die Luft auf dieselben eingewirkt hatte, gegen Reagentien eine viel grössere Empfindlichkeit zeigen, als das ausgebildete Chitin.

Die Schmetterlingsschuppe haben von jeher das Interesse hauptsächlich der entomologischen Forscher angeregt, ohne dass es jedoch durch dieselben zu einem genügenden Resultate gekommen wäre. Von Anatomen sind sie ebenfalls ziemlich zahlreichen Untersuchungen unterworfen worden. Unter diesen ist es nur *Leydig* ¹⁾, welcher die Schuppen, Haare, äusseren Bedeckungen, kurz, alle bisher sogenannten epidermoidalen Gebilde richtig als Ausscheidungsproducte darunter liegender Zellen erkannt hat, während alle anderen Untersucher noch der alten Meinung anhängen, dass die Chitingebilde aus Zellen beständen. Kürzlich hat sogar *Auerbach* ²⁾ die Behauptung aufgestellt, dass alle Chitinmembranen nur durch Chitinisirung der Membranen der ursprünglichen Epidermiszellen entstanden, eine Behauptung, welche wohl hinreichend durch die oben angeführten entwicklungsgeschichtlichen Daten widerlegt wird.

¹⁾ *Leydig*, Zur feineren Anatomie der Arthropoden. *Müller's Archiv*, 1855

²⁾ Ueber die Einzelligkeit der Amöben. *Zeitschr. f. wissensch. Zool.*, Bd. VII, pag. 419.

Was die Darstellung *Newport's*¹⁾ von der Bildung der epidermoidalen Gebilde von *Meloë* betrifft, so ist aus seinen Worten leicht ersichtlich, dass er ebenfalls die wahre Zellenlage der Epidermis verkannt, dagegen die Chitinmembranen für diese gehalten hat. Am angeführten Orte pag. 378 heisst es: «The growth of the tegument *Mr. Newport* showed to depend on the division of the nuclei of the cells; that the subsequent consolidation of the tegument in the formation of the hardened dermo-skeleton of the insect is the result of the secretion of earthy materials by the nuclei of the tegumentary cells, in a manner similar to that in which bonies formed by the Vertebrata, by the calcification of the cells in layers of the surface of the periosteum», und ferner pag. 379: «The cornea was showed to be composed of numerous transparent dermal cells, continuous with those which form the surface of the head etc. etc.» Daraus geht hervor, dass er die eigentliche Epidermis, welche ja nicht aus mehrfachen Zellenlagen, sondern nur aus einer einzigen Cylinderzellenlage besteht, übersehen hat und deshalb ist auch die Darstellung, welche er von der Entwicklung der Haare und Stacheln gibt, eine falsche. Indem er nämlich die Facetten, welche häufig die Chitinbedeckungen der Insecten zeigen, für wirkliche Zellen und eine in der Regel dunkler gefärbte centrale Stelle für den Kern derselben hält, erklärt er die Haare und Stacheln, welchen die Schuppen der Schmetterlinge analog sind, für «übermässige Ausbildungen der Zellenkerne». (The spines and hairs were showed to originate from the «centre of tegumentary cells», and were regarded as «excessive developinents of the nuclei» as single bodies, l. c. pag. 378). Dieser letztere Ausdruck erinnert einigermaassen an die Entwicklung der Schuppen, wie ich sie in Obigem gegeben habe, so dass es scheinen könnte, als ob diese Beobachtung bereits von *Newport* gemacht worden sei. Dies ist aber deshalb nicht möglich, weil er die Schichten welche nur Ausscheidungsproducte der Epidermis sind, für diese selbst genommen hat, ihm also nothwendig die tieferliegenden, grossen Zellen entgangen sein müssen, von welchen aus die Bildung der Haare und Schuppen erfolgt. Noch habe ich zweier anderer Forscher zu erwähnen, welche speciell einige Angaben über Schmetterlingsschuppen machen, mit denen ich nach meinen Untersuchungen nicht übereinstimmen kann. Der eine, *Holland*²⁾, sucht sie den Haaren der Wirbelthiere zu vergleichen, indem er «wahre Follikel» (véritables follicules) beschreibt, die er den Haarbälgen vergleicht, und in welche Tracheen,

¹⁾ *Newport*, On the anatomy and development of *Meloë*. In *Annals and Magazine of Natural History*, 1848, Vol. I, pag. 377, Vol. II, pag. 145.

²⁾ *Recherches sur les caracteres anatomiques des dépendances de la peau chez les animaux articulés*. *Revue et Magasin de Zoologie*, 1851, T. III, pag. 385

Nerven und vielleicht sogar Gefässe einmünden sollen. Ein solcher «Follikel» ist nun nichts Anderes, als der Theil der Schuppe, welcher gewöhnlich Wurzel genannt, in der Chitinmembran festgewachsen ist und dessen Entstehung ich oben genauer angegeben habe. Ganz eigenthümlich aber ist seine Deutung der Schuppe selbst, die er als aus vielen feinen parallel neben einander liegenden Tracheen bestehend annimmt. (Les écailles des Lépidoptères me paraissent constitués par des espèces de petites trachées, placées parallèlement sur un même plan, entre deux feuilletts épidermiques, l. c. pag. 290.) Näher hierauf einzugehen, halte ich nach der von mir gegebenen Entwicklungsgeschichte dieser Gebilde für überflüssig. Die neueste Arbeit über die Epidermisbildungen der Insecten ist von *Menzel*¹⁾. Dieser Forscher geht ebenfalls, wie *Hollard* und *Newport*, noch von der Annahme aus, dass die Chitinmembranen die eigentliche Epidermis darstellen, eine Auffassung, deren Unrichtigkeit schon hinlänglich erwiesen sein dürfte. In dem Streben, die Anhänge derselben mit den Haaren der Wirbelthiere zu vergleichen und Stützpunkte für einen solchen Vergleich aufzufinden, kommt er zu sehr gezwungenen Deutungen der von ihm genauer als von allen anderen Forschern geschilderten feineren Verhältnisse. So sagt er²⁾ über das Verhalten der Haare einer Myrmeleonlarve: «Sie sitzen mit einer verschmälerten Wurzel in einer entsprechenden Vertiefung, welche dadurch entsteht, dass sich die Haut (Cuticula Aut.) um eine cylindrische Grube wallartig erhebt. Bei genauerer Betrachtung bemerkt man, dass die Chitinhaut, wie überall, so auch hier, aus zwei mit einander verbundenen Lagen besteht, einer äussern dünnen und einer innern dicken. Jene reicht nicht etwa bloß bis zur Höhe des Ringwalles, sondern senkt sich, hier angelangt, nach einwärts und kleidet die Grube seitlich und im Grunde aus. Somit ist die Grube eine wirkliche Einstülpung der beiden Hautlagen, im Wesen ein Haarbalg. An diesem Haarbalge würde die äussere Lage der Chitinhaut der Epitelia-Auskleidung oder äussern Wurzelscheide, die innere der eingestülpten Lederhaut des Säugethierhaarbalges entsprechen; es fehlt daher nur noch ein Analogon der zwischen beiden gelegenen eigenthümlichen Glashaut, um die völlige Uebereinstimmung beider Arten von Haarbalgen nachzuweisen. An einem der Haarbalge der Myrmeleonlarve glaube ich nun auch diese Zwischenhaut angedeutet gefunden zu haben.» Dieser Vergleich, so plausibel er auch zuerst erscheinen mag, fällt, sobald man nur erwägt,

1) Die Chitingebilde im Thierkreise der Arthropoden. Von *A. Menzel*, Prof. in Zürich. Zürich, 1850. Orelli Füssli u. Comp.

2) *A. Menzel*, «Ueber die Anhangsgebilde der Arthropodenhaut». *Entomologische Zeitung*, 17. Jahrgang, No. 3 u. 4, pag. 424.

dass die sämmtlichen von *Menzel* in Betracht gezogenen Theile nichts weiter als Cuticularschichten sind. Aus demselben Grunde muss ich seine Deutungen anderer Verhältnisse für unrichtig erklären. So hält er die Kanäle, welche die äussere Haut durchsetzen und in die Haare oder Schuppen einmünden, für Zuleitungsröhren der Säfte, welche die zur Bildung und Verlängerung des Haares erforderlichen Stoffe liefern. Diese Röhren sind aber, wie oben gezeigt ist, dadurch entstanden, dass der Fortsatz der Haarbildungszelle durch die Epidermis hindurch wächst und durch seine spätere Rückbildung eine Röhre in dem untern Theile der Cuticula zurücklässt. Ist aber die Bildungszelle verschwunden, so hört auch jede weitere Ausbildung und Wachsthum der Haare und Schuppen auf. Als Andeutungen von «Saftkanälen» (l. c. pag. 123) sieht er ferner die buchtigen Züge an, welche das den Schuppenhaug umgebende dunklere Feld, gegen jenen convergirend, durchziehen und mit denen anderer Bälge anastomosiren. Diese sind jedoch nichts weiter als Faltungen der Cuticula, welche überall dort entstehen, wo irgend ein Fortsatz, sei es Haar, Schuppe oder Dorn, aus jener hervortritt. Was schliesslich die von ihm in den Haaren des Flusskrebsses aufgefundenen Papillen betrifft, so bin ich zwar nicht im Stande, durch die Entwicklungsweise seine Deutung derselben als Haarpulpen (l. c. pag. 124) als falsch nachzuweisen, doch halte ich es nicht für zu gewagt, aus aprioristischen Gründen dieselbe für falsch zu erklären.

Nachdem ich so die verschiedenen aufgestellten Vergleiche einer Kritik unterworfen habe, will ich zum Schlusse noch einige Worte hinzufügen über die Analogien, welche die Epidermisanhänge der Arthropoden mit denen der Pflanzen und der Wirbelthiere bieten. An den epidermoidalen Anhängen der Arthropodenhaut muss man zwei Arten scharf von einander trennen, nämlich solche, welche nur Ausstülpungen der Epidermis selbst sind, und solche, welche durch Auswachsen einzelner Zellen, die aus der Epidermis hervorgegangen sind, entstehen. Zu den ersteren gehören alle Extremitäten, also Beine, Flügel, ferner die Fühler, Kiefer, Dornen und grösseren Haare, an welchen allen in unentwickelten Zuständen eine deutlich in Zellen geschiedene Epidermis zu erkennen ist; zu letzteren gehören die Schuppen und die feineren Haare, welche sich an allen Theilen des Körpers sowohl, wie auch an den Fühlern, grösseren Haaren u. s. w. finden. Die Aehnlichkeit der ersten Gebilde mit den Dornen der Pflanzen ist bereits von *Menzel* (l. c. pag. 149) hervorgehoben worden, es bleiben uns also nur noch die Schuppen und feineren Haare zu betrachten übrig. Diese lassen sich nun ebensowohl mit den Haaren der Pflanzen, als mit denen der Säugethiere, wenigstens in einem gewissen Grade, vergleichen. Eine Aehnlichkeit mit jenen erlangen sie dadurch, dass sie im vollendeten Zustande aus einer, nur von einer einzigen Epidermiszelle ausgeschie-

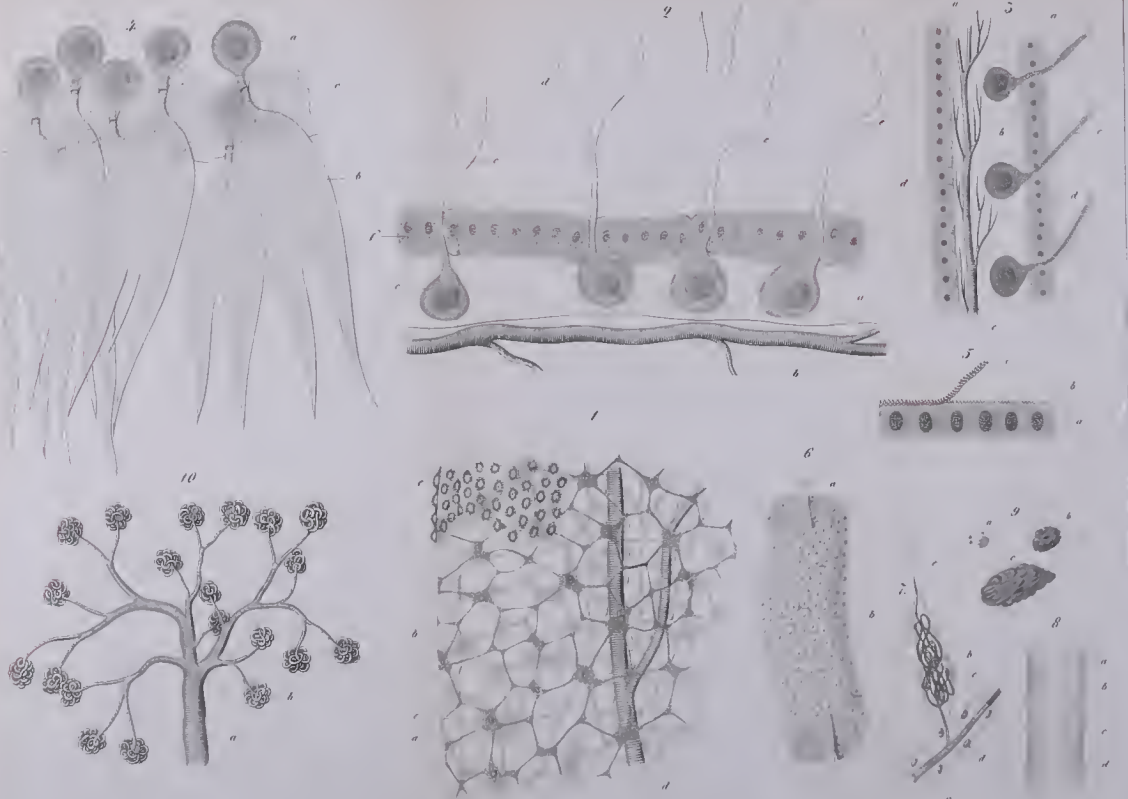
denen, Cuticula bestehen, doch sind sie wieder von ihnen dadurch unterschieden, dass bei letzteren die Zelle als solche (Primordialschlauch) bestehen bleibt, während sie bei den Schmetterlingsschuppen vergeht. Eine, wenn gleich viel weniger ausgesprochene, Analogie bieten sie mit den Säugethierhaaren dar. Wie nämlich bei diesen die ersten Anlagen durch Einstülpung der *Malpighi'schen* Schicht der Epidermis in das Carium entstehen, so ist gewissermaassen die Entstehung der Schuppenbildungszelle aus den Zellen der Epidermis auch als eine Art Einstülpung der letzteren anzusehen, mag man nun die eine oder die andere mögliche Art der Bildung jener Zelle annehmen. Hier also entspricht die einzige Zelle der ganzen Zellenmasse, welche die Anlage des Säugethierhaares ausmacht und wie in diesem der das Haar darstellende centrale Kegel durch sein Wachsthum die ihn bedeckenden Schichten der Epidermis durchbricht, so dringt auch der Fortsatz jener Bildungszelle zwischen der ihn zuerst noch bedeckenden Epidermis hindurch, um erst mit dem an die Aussenfläche gelangten Theile zum eigentlichen Haare oder zur Schuppe zu werden.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XV.

- Fig. 1. Bildung der Grundmembran des Flügels. *Saturnia carpini*. *a* Kante des Flügels; *b* anastomosirende Zellen der untern Fläche; *c* anastomosirende Zellen der obern Fläche; *d* Trachee mit ihrem Epitel; *e* Epitelzellenlage, welche sich von ihrer Cuticula losgerissen hat und auf der Grundmembran sitzen geblieben ist. Die Zellmembranen sind in diesem Stadium nicht zu erkennen.
- Fig. 2. Bildung der Schuppen. Die Epitelzellen sind zu Cylinderzellen geworden. Durchschnitt. *Sphinx pinastri*. *a* Grundmembran des Flügels; *b* darunter liegende Trachee; *c* Bildungszellen der Schuppen; *d* kolbenförmige Erweiterung des Zellenfortsatzes, erste Anlage der Schuppe; *e* weiter ausgebildete Stadien derselben; *f* Epitelzellen.
- Fig. 3. Durchschnitt durch einen Fühlerast von *Saturnia carpini*. *a* Epitel; *b* Bildungszellen der Haare; *c* Haare; *d* Cuticula; *e* Trachee.
- Fig. 4. Weiter ausgebildete Schuppen. *Sphinx pinastri*. *a* Bildungszellen der Schuppen; *b* Längsstreifen in der Cuticula der Schuppen; *c* Epitel.
- Fig. 5. Durchschnitt durch die Haut des Hinterleibes. *Saturnia carpini*. *a* Zellen der Epidermis; *b* Spitzen derselben; *c* Cuticula, theilweise abgelöst.
- Fig. 6. Bildung der Rippen. *Sphinx pinastri*. *a* Centraler Nerv; *b* Epitelzellen, welche die Rippen nach innen zu in einem spätern Stadium als Cuticula ausscheiden.

- Fig. 7. Endzweig einer Trachee. *Saturnia carpini*. *a* Hauptast; *b* Tracheenschlinge; *c* austretende Endfaser der Trachee; *e* die sie umhüllende Zellmembran; *d* Kerne der Zellen, aus denen die Haupttrachee *a* hervorgegangen ist.
- Fig. 8. Durchschnitt durch die Flügelscheide eines Flügels. *a* Acussere, nicht aus Chitin bestehende Lage; *b* chitinisirte Cuticula; *c* Epitel; *d* Lumen, in welchem sich die Tracheen, Bildungszellen und Nerven des künftigen Flügels befinden.
- Fig. 9. Pathologische Ablagerung von Chitin in Zellen. *a* Ziemlich frühes Stadium; *b* Stadium, in welchem der Kern der Zelle verschwunden ist, *c* die Zelle ist fast ganz angefüllt, die Zellmembran sehr dünn geworden.
- Fig. 10. Trachee aus der Raupe von *Porthesia chrysorrhoea*. *a* Hauptstamm; *b* Endschlingen, ohne solche austretende Endfasern, wie bei den Tracheenschlingen im Flügel von *Saturnia carpini*.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1856-1857

Band/Volume: [8](#)

Autor(en)/Author(s): Semper Carl Gottfried

Artikel/Article: [Ueber die Bildung der Flügel, Schuppen and Haare bei den Lepidopteren. 326-339](#)