Untersuchungen zur Entwicklungsphysiologie des Flügel- musters der Schmetterlinge.

I. Mitteilung.

Einige Vorstudien

von

Richard Goldschmidt

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

Mit Tafel I—IV und 12 Textabbildungen.

(Eingegangen am 14. November 1919.)

Die folgenden Untersuchungen schließen sich eng an meine Arbeiten über Vererbung bei Lepidopteren an, die im letzten Jahrzehnt ausgeführt, aber erst zum Teil veröffentlicht wurden. Eine der Aufgaben jener Studien war es, in die Physiologie der Vererbung einzudringen, nachdem ihr Mechanismus durch die Mendelforschung völlig geklärt war, und von hier aus zum Evolutionsproblem fortzuschreiten. Bei diesen Untersuchungen zeigte es sich, daß das Verständnis vieler Tatsachen eine Kenntnis der Entwicklungsphysiologie des Schmetterlingsflügels voraussetzt. Die gleiche Notwendigkeit ergab sich aber auch aus allgemeinen Überlegungen. Seit Wallace und Fritz Müller haben sich immer wieder Forscher, die in die Geheimnisse der Artumwandlung einzudringen suchten, an den Schmetterlingsflügel gewandt, und es erscheint unzweifelhaft, daß eine Lösung aller Probleme in bezug auf Zeichnung und Färbung der Schmetterlinge einer Lösung des Entwicklungsproblems gleichkäme. Mit den eigentlichen Vererbungsstudien konnte zweifellos in dieser Richtung viel erreicht werden, aber nicht alles. Solange nicht die Entwicklungsphysiologie der Charaktere, deren Vererbungsmechanismus wir studieren, bekannt ist, können wir in der Vererbungslehre nicht weiterbauen. Wir glauben, diesen Satz auf das schönste an unseren Studien über Intersexualität demonstrieren zu können, bei denen die Verbindung beider Arbeitsmethoden allein die Lösung eines verwickelten Problems und den Schritt vom Mechanismus zur Physiologie der Vererbung ermöglichte. So führten wir denn auch in den letzten Jahren neben unseren Hauptarbeiten ständig Untersuchungen zur Entwicklungsphysiologie des Schmetterlingsflügels aus, die leider aber durch die Zeitereignisse immer wieder Rückschläge erlitten. Immerhin sind sie jetzt über das Stadium der ersten Vorarbeiten hinaus, so daß wir eine erste Mitteilung wagen können, die

bereits zeigt, wohin wir steuern, wenn sie auch infolge äußerer Gewalt fragmentarischer ist als wir es gern sehen.

Trotz der Fülle von Einzelarbeit (die vortrefflich von Biedermann in Wintersteins Handbuch zusammengestellt ist) wissen wir noch sehr wenig über die Entwicklungsphysiologie der Schmetterlingszeichnung. Einige Andeutungen finden sich bei Gräfin Linden und Urech über mögliche Beziehungen von Zeichnungselementen zu Segmentgrenzen und Skulpturen der Chitinhülle, ferner bei Gräfin Linden über Beziehung von Querbändern zu Queradern. Auch einige Experimente sind gemacht worden, wie Urechs Schnürungsversuche. Irgendwelche nennenswerte Erkenntnis konnte nicht daraus geschöpft werden. Der Hauptgrund scheint uns zu sein, daß die betreffenden Untersuchungen die Entstehung der Zeichnungselemente des Flügels als phylogenetisches Problem studierten. Das dürfte auch der Grund sein, weshalb die unendliche Fülle von Tatsachen, die die Temperaturexperimente bei Lepidopteren zeitigten, noch so wenig zur Lösung des entwicklungsphysiologischen Problems des Schmetterlingsflügels beitrugen. Es ist uns nur ein Versuch bekannt, die Zeichnung des Schmetterlingsflügels physiologisch zu erklären, Gebhards geistreicher Versuch, die Zeichnung auf die Liesegangschen Niederschlagsfiguren zurückzuführen. So bestechend seine Ideen sind, leider widersprechen sie den Tatsachen, wie aus folgendem ohne weiteres hervorgeht.

Wir beschränken unsere Untersuchungen zunächst auf das Zeichnungsmuster, das im großen Ganzen unabhängig von der Chemie der Farben behandelt werden kann. Es wird dabei im Anfang eine Erleichterung sein, wenn zunächst nur Formen betrachtet werden, deren Farben auf verschiedenen Oxydationsstufen eines Chromogens von gelb bis schwarz beruhen, so daß das Problem der Ablagerung verschiedenartiger Chromogene, Harnsäurederivate usw. an verschiedenen Stellen des Musters zunächst ausgeschaltet ist. Das erste und wichtigste Problem ist es also, die entwicklungsphysiologischen Ursachen der typischen Lagerung des Zeichnungsmusters und seiner Elemente im Flügel zu eruieren (im Rahmen der ererbten Faktorenkonstitution).

Von vornherein bieten sich da zwei Möglichkeiten: Jede Stelle des Flügelchens könnte bereits in der Puppe für sein Zeichnungsmuster determiniert sein, die Epithelzellen des jungen Flügelchens wären ein Mosaik in Hinsicht auf ihre prospektive Bedeutung: wäre dem so, dann wäre die Untersuchung ziemlich hoffnungslos. Die andere Möglichkeit ist, daß die Bildung des Zeichnungsmusters auf dem Flügel das Produkt seiner entwicklungsgeschichtlichen Gesamtsituation, also seines Baues wie seiner gesamten Beziehungen zum übrigen Organismus ist. Dies ist in der Tat, wenigstens bis zu einem gewissen Grad, der Fall. Die Voraussetzung der experimentellen Erforschung

ist die Kenntnis der normalen Entwicklung des Flügels und seiner Zeichnung. Da die für die physiologische Betrachtung wichtigen Tatsachen bisher nicht oder unvollständig oder auch unrichtig beschrieben sind, so erwies sich eine Neubearbeitung als notwendig, die allmählich auf alle wichtigen Typen von Zeichnungsmuster ausgedehnt werden soll. Im folgenden beschränken wir uns zunächst auf die amerikanischen *Samia cecropia*, *Telea polyphemus*, *Callosamia promethea*, *Hyperchiria io*, *Anisota stigma*, die ausgesucht wurden, weil sie sehr verschiedenartige und typische Zeichnungselemente besitzen, wie verschiedene Arten von Augen, Querbänder, Wellenlinien usw.

Die Untersuchungen wurden 1914–1918 im Osborn Zoological Laboratory der Yale University, New Haven, Conn., ausgeführt, wo mir mein verehrter Freund, R. G. Harrison, Gastfreundschaft und Schutz gewährte.

1. Die Entwicklung des Flügels und die Beziehung von Struktur zu Zeichnung.

a) Der junge, häutige Flügel.

Es ist bekannt, daß der häutige Flügel der jungen Puppe (bei überwinternden Puppen bleibt der Flügel bis wenige Wochen vor dem Schlüpfen in diesem Zustande) vollständig von dem späteren Flügelchen verschieden ist, und zwar in allen seinen Teilen.

Die Tracheen. Die Anordnung der Tracheenhauptstämme ist, wie ebenfalls bekannt, eine andere wie die der späteren Flügeladern. Anstatt langer Beschreibungen verweisen wir auf Textabb. A–D, die die Anordnung für *S. cecropia* und *T. polyphemus* zeigen. Alle untersuchten Arten haben eine entsprechende charakteristische Anordnung, auf deren Beschreibung wir wohl verzichten können, obwohl merkwürdigerweise die Entomologen dieses Stadium sehr vernachlässigt haben. Von diesen Hauptstämmen entspringen der ganzen Länge entlang meist in spitzem Winkel abgehende Seitenäste, die nach der Peripherie des Flügels immer zahlreicher werden. Im ganz jungen Flügel enden sie in den charakteristischen Tracheenknäueln, die von Semper in den Imaginalscheiben entdeckt wurden und sich nach Verson auch in anderen wachsenden Organen finden. Sie bestehen aus dicht zusammengeknäuelten Bündeln von Tracheenkapillaren, die alle in einer Mutterzelle mit einem großen, oft polymorphen Kern eingelagert sind (Taf. I, Abb. 1, 2). Jedem Tracheenseitenast sitzen eine ganze Reihe dieser Knäuel an, so daß die Seitenäste ein sehr charakteristisches Bild, gleich Bäumchen oder Kandelabern, darbieten (Taf. I, Abb. 1). Die erste Spur weiterer Entwicklung wird an diesen Knäueln von Tracheenkapillaren sichtbar. Sie beginnen sich in die

Länge zu strecken und aufzulösen, Bündel von Tracheenkapillaren treten heraus und durchziehen den Raum zwischen den Hauptästen (Taf. I, Abb. 3, 4). Es scheint, daß dabei der Kern der Mutterzelle amitotisch

Abb. A. *S. cecropia*. Vorderflügel.

Abb. B. *S. cecropia*. Hinterflügel.

in kleine Tracheenkerne zerfällt. Abgesehen von weiterer Vermehrung und Auswachsen der Kapillaren bleiben die Tracheen auf diesem Stadium bis etwa zur Zeit der Aderbildung stehen.

Abb. C. *T. polyphemus*. Vorderflügel.

Abb. D. *T. polyphemus*. Hinterflügel.

b) Die Bluträume.

Der junge häutige Flügel wird gewöhnlich als ein blutgefüllter Sack beschrieben. Obwohl seine Histologie von Mayer größtenteils richtig beschrieben ist, scheint man sich bisher kein völlig korrektes Bild gemacht zu haben. Der Wahrheit am nächsten dürfte man kommen, wenn man das Flügelchen mit einem Dialysator vergleicht: ein flüssigkeitsgefüllter Sack hängt in einem anderen. Der innere Sack ist mit der Leibeshöhle in Kontinuität und mit der gewöhnlichen Hämolymphe gefüllt. Er kann leicht von der Leibeshöhle aus injiziert werden. In einem solchen Injektionspräparat erscheint ein ziemlich gleichmäßiges Netzwerk von Blutlakunen, in dem einige dem Verlauf der Haupttracheen entsprechende Längsräume hervortreten (Taf. II, Abb. 10). Das so erhaltene Bild der Blutlakunen entspricht genau dem von Gräfin Linden für *Vanessa prorsa* beschriebenen »Adernetz«. Am uninjizierten Flügel kann es aber bei den von uns studierten Formen nicht beobachtet werden, weil das Blut in den Lakunen die gleiche Lichtbrechung hat wie das im äußeren Sack. Nur bei *H. io* ist es durch körnige Einlagerungen unterschieden. Die Anordnung ist aber bei allen untersuchten Formen prinzipiell die gleiche und dürfte wohl allgemein vorkommen. Daß der innere Blutsack nun die Form eines Netzes hat, hat folgende Bewandnis. Die Wand der Blutlakunen ist gebildet von einer dünnen, durch ein Netzwerk feinsten Fibrillen versteiften Membran. Zwischen ihr und dem Epithel des Flügelchens findet sich ein ebenfalls mit Blut gefüllter Raum, der aber gegen die Leibeshöhle abgeschlossen ist. Dieser Raum wird, wie von Mayer beschrieben, von zarten, fadenförmigen Basalfortsätzen der Epithelzellen durchzogen, Fortsätze, die in die trennende Membran übergehen. In regelmäßigen Abständen sind diese Fortsätze sternförmig angeordnet und stark verlängert und gehen in die Wandung eines Kamins über, der quer durch die Blutlakune hindurchzieht und so die subepithelialen Bluträume der Ober- und Unterseite des Flügelchens verbindet. Von der Fläche gesehen, bieten diese Kamine mit den einstrahlenden Basalfortsätzen des Epithels ein sehr charakteristisches Bild, das in Taf. II, Abb. 8 bei schwächerer Vergrößerung an einer vom Epithel befreiten Stelle wiedergegeben ist (4 Kamine). Abb. 9 zeigt stärker vergrößert das typische Flächenbild mit den Sternen von Basalfortsätzen, am Rande links auf einen Kamineingang eingestellt. Auf weitere histologische Einzelheiten sei nicht eingegangen, da sie für den Gegenstand dieser Untersuchung irrelevant sind. Die Kamine stellen aber genau das Negativbild des Blutlakunennetzes dar. Dieses Netz kommt also dadurch zustande, daß der innere Blutsack in regelmäßigen Abständen von den kaminartigen Verbindungsröhren

der oberen und unteren subepithelialen Bluträume durchbohrt wird. Der junge Flügel stellt also tatsächlich ein Dialysatorsystem dar: zwei flüssigkeitsgefüllte Räume sind durch eine dünne Membran getrennt, deren Oberfläche durch kaminartige Durchbohrungen des inneren Sackes vergrößert ist. Die Annahme liegt nahe, daß dies eine Einrichtung ist, die die Diffusion der zur Schuppenbildung usw. benötigten Stoffe aus dem Blut in den subepithelialen Raum kontrolliert. Dieser Zustand der Blutversorgung bleibt bis nach der Schuppenbildung erhalten und ändert sich erst, wenn die Flügeladern gebildet werden.

Außer dieser allgemeinen Blutversorgung gibt es noch ein spezielles zirkumtracheales Blutnetz im jungen Flügelchen. Es wird gelegentlich bei Leibeshöhleninjektion mitinjiziert und besteht aus einem Netz gewundener, unregelmäßig anschwellender Kanäle, das aber nicht genau der Tracheenverteilung folgt, sondern nur streckenweise Tracheenbündel einschließt (Taf. I, Fig. 6). In diesen Gefäßen finden sich reichlich Blutzellen, die sich bei Osmiumbehandlung bräunen. Die Nerven im jungen Flügelchen sind leicht mit Methylenblau darzustellen und verdienen ihrer interessanten histologischen Struktur halber eine gründliche Bearbeitung. Doch interessiert uns dies hier nicht.

Wenn wir die Gesamtstruktur des jungen Flügelchens überblicken, können wir sagen, daß nichts in ihr irgend eine Beziehung zum späteren Zeichnungsmuster zeigt.

c) Die Aderbildung.

Wenn die Bildung der Schuppen im Epithel weit vorgeschritten ist und auch die Faltung des Epithels begonnen hat, die später die Ausbreitung des Flügels ermöglicht, werden die Flügeladern angelegt. Als Vorbereitung dazu sind allerlei Veränderungen in der Tracheenanordnung im Flügelchen vor sich gegangen. Die Haupttracheenstämme verändern teilweise ihre gegenseitige Lagerung in einer für jede Spezies typischen Weise. Wir können wohl von einer eingehenden Beschreibung absehen, die nur entomologisches Fachinteresse hätte. Das wesentliche ist, daß einige weit auseinanderliegende Stämme zusammenrücken und gemeinsam verlaufen, so daß die Zahl der Zwischenräume zwischen den Hauptstämmen verringert wird. Ein Vergleich der Textabb. A—D des jungen Flügels von *S. cecropia* und *T. polyphemus* mit Textabb. E—H, die das Verhalten kurz nach dem Beginn der Aderbildung zeigt, illustriert ohne weiteres die Veränderung.

Eine weitere Veränderung im Tracheensystem betrifft die Seitenäste. An einigen bestimmten Stellen verstärken sich Seitenäste und bilden damit kräftigere Verbindungen zwischen zwei Hauptstämmen. Das tritt z. B. an den mit X bezeichneten Stellen der jungen Flügel von *Cecropia* und *Polyphemus* ein. Hier bildet sich dann später ein Teil einer Ader.

Eine dritte Veränderung betrifft die peripheren Enden der Haupttracheen. Sie wachsen aus und biegen entlang dem Außenrand des

Abb. E. *S. cecropia*. Vorderflügel.

Abb. F. *S. cecropia*. Hinterflügel.

Flügelchens arkadenförmig um; die vordere Hälfte der Tracheen biegt nach hinten, die hintere nach vorn, und eine oder zwei mittlere

Tracheen gabeln sich. Auf diese Weise entsteht eine nahezu kontinuierliche Gruppe von Flügelrandtracheen. Auch dies zeigt Textabb. E—H.

Abb. G. *T. polyphemus*. Vorderflügel.

Abb. H. *T. polyphemus*. Hinterflügel.

Endlich verändern sich auch die Massen der kleinsten Tracheen und Tracheenkapillaren. Die zahlreichen Knäuel entwirren sich immer mehr und die Seitenäste der Hauptstämme mit ihren sekundären Verästelungen strecken sich erst zu besenförmigen Bildungen und ver-

einigen sich schließlich mit benachbarten Kapillaren zu einem dichten und ziemlich regelmäßigen Tracheennetz, dessen Maschen aus Bündeln von kapillaren Tracheen gebildet werden, wie Taf. II, Abb. 7 zeigt.

Die gleichzeitigen Umwandlungen des Epithels bei der Schuppenbildung sind von Mayer u. a. eingehend beschrieben und beschäftigen uns als solche hier nicht. Als Ganzes löst das Flügelchen um diese Zeit seine Verwachsung mit der Puppenhülle, von der es vorher nur mit Instrumenten losgelöst werden konnte, und kann nun relativ leicht herauspräpariert werden. Es ist aber sichtlich in der Längsrichtung stark gespannt und schnurrt, wenn isoliert, beträchtlich zusammen. In diesem kontrahierten Zustande verlaufen die Seitentracheen in parallelen Bögen entlang den Epithelfalten der Flügeloberfläche. Das Flügelchen steht in diesem Stadium unter beträchtlichem Druck und quillt aus einer Wunde heraus, was Experimente mit diesem Stadium wohl unmöglich macht.

Die Aderbildung, die in diesem Stadium einsetzt, ist zunächst eine Angelegenheit der Blutlakunen, wie schon Spuler erkannte. Durch Obliteration der »Kamine«, Näherung der beiden Wände des inneren Blutsackes und Ausbildung fester Verwachsungen zwischen ihnen wird das weite Blutlakunennetz im Flügelchen zu einem engen Blutraum zusammenpreßt. Nur eine Anzahl von Längsräumen, die Blutadern, genau den späteren Flügeladern entsprechend, bleiben als weite Räume erhalten und treten durch die Färbung ihres Blutes deutlich hervor. Ihre Beziehung zu den Haupttracheenstämmen geht klar aus den Textabb. E—H für *Cecropia* und *Polyphemus* hervor. Die Abbildungen zeigen uns, daß einige Blutadern genau dem Verlaufe von Haupttracheen folgen; daß andere zwei dicht zusammengrückte Hauptstämme einschließen; daß die Verzweigung der Hauptblutadern stellenweise ganz unabhängig ist von den Tracheen und den peripheren Teil einer Haupttrachee zu einem benachbarten Adersystem zuzieht, während der basale Hauptteil der Trachee von keiner Blutader (und späteren Flügelader) begleitet wird; endlich, daß es Haupttracheenstämmen gibt, denen keine Blutader folgt. Wir verweisen wieder anstatt langatmiger Beschreibungen auf die Abbildungen und bemerken, daß die Einzelheiten der topographischen Beziehungen für jede untersuchte Form spezifisch sind. Ihrer Beschreibung und Abbildung könnte man beliebigen Umfang geben. Wir weisen in den Abbildungen von *Cecropia* und *Polyphemus* nur auf folgende Einzelheiten hin: 1. die Y-förmig gegabelte große Trachee der Mitte der Flügelbasis, die nicht in eine Ader eingeht, während sie peripher in zwei Adern eingeschlossen ist; 2. die im letzten Aderzwischenraum verlaufende Haupttrachee, der keine Blutader folgt; 3. die bei *Polyphemus* auftretende kurze Querader, die die Hauptadersysteme des Flügels verbindet und sich unabhängig von irgend einem größeren Tracheenstamm ausbildet.

Von histologischen Einzelheiten abgesehen (in denen vieles den bisherigen Beschreibungen zugefügt werden könnte) besteht die Vollendung der Aderbildung nur darin, daß sich eine chitinisierte Wand bildet, die Blutadern und ihr folgende Haupttracheen einschließt, sich in den Faltungen des schuppenbildenden Epithels entsprechende Falten legt und damit die charakteristischen Flügeladern als Bildungen beendet, die bei jedem weiteren Wachstum des Flügelchens als ein unverschiebbares Skelett bestehen bleiben.

An dieser Stelle sei auf ein interessantes entwicklungsphysiologisches Problem hingewiesen, das eine (sicherlich technisch nicht leichte) experimentelle Bearbeitung verdiente. Bei einigen Formen, wie *S. cecropia* und *C. promethea*, findet sich die Aderanordnung des Vorderflügels auf der Puppenhülle in stark vorspringendem Relief vorgezeichnet, lange bevor die Aderbildung im Flügel beginnt. Das gleiche Problem bietet sich bei den Antennen dar: die Puppenhülle zeigt die genaue Struktur der späteren Antenne mit Hauptstamm und Seitenästen, während die Antennenanlage noch ein undifferenzierter blutgefüllter Sack ist.

d) Die Vollendung der Flügelstruktur.

Wir sehen wieder von allen histologischen Einzelheiten ab, obwohl sie keineswegs bisher genau beschrieben wurden, und betrachten nur die Anordnung der Teile, die eventuell für die Physiologie des Zeichnungsmusters in Betracht kommen.

Die Tracheenanordnung verändert sich nicht mehr und bleibt bis zur fertigen Ausbildung des Flügels erhalten, sowohl die Hauptstämme innerhalb und außerhalb der Adern, als auch das feine Netz der Tracheenkapillaren. (Es läßt sich im älteren Flügel gelegentlich sehr schön mit Osmiumsäure darstellen, s. Taf. I, Abb. 5).

Die Bluträume erhalten mit der Ausbildung der festen chitigen Brücken zwischen den beiden Flügellamellen eine sehr charakteristische Anordnung. Da diese Stützen die enge Blutlücke durchbrechen und in Reihen entsprechend den Falten des Flügelchens angeordnet sind, so ergibt eine Injektion dieser Blutlücken von den Hauptadern aus ein völlig regelmäßiges Netzwerk über den ganzen Flügel hin, wie Taf. II, Abb. 11 zeigt.

Die Tracheengefäße. Wir sahen im jungen Flügelchen ein besonders feines Netzwerk von Blutkapillaren, das die Tracheen umspült. Dies ist immer noch vorhanden, wie Injektionspräparate zeigen, und scheint den Maschen des Netzwerkes der Tracheenkapillaren zu folgen. In Taf. II, Abb. 12 ist ein Versuch gemacht es photographisch wiederzugeben.

Wenn wir die Anordnung der den Flügel aufbauenden hauptsächlichsten Systeme überblicken und versuchen, eine Beziehung zu dem

späteren Zeichnungsmuster des Flügels herzustellen, so ergibt sich folgendes: Die Anordnung der Bluträume als solche zeigt keinerlei direkte Beziehung zu dem Zeichnungsmuster, weder bei den untersuchten Formen noch den meisten anderen. Das einzige, was für eine eventuelle physiologische Analyse in Betracht kommen könnte, ist die Tatsache, daß das Kapillarnetz zwischen den Hauptlängsadern im älteren Flügel einen beträchtlichen Widerstand darstellt für Flüssigkeit, die von den Hauptadern aus übertritt. Das spezielle Blutkapillarnetz, das das Tracheennetz zwischen den Hauptadern begleitet, scheint dagegen ein Oxydationszentrum zu sein, das Zeichnungselemente im Flügel beeinflußt. Bei *Cecropia* wie bei *Polyphemus* findet sich nämlich, besonders auf der Flügelunterseite, eine zarte Netzzeichnung pigmentierter Schuppen, die sichtlich mit jenem Tracheenblutnetz übereinstimmt (Taf. II, Abb. 13). (Es liegt nahe, die gleiche Beziehung bei dem feinen Wellenmuster von Vanessen, Brahmaeen usw. zu vermuten.) Die Anordnung der Tracheen als solche hat sichtlich nichts mit dem Zeichnungsmuster zu tun. Wir verweisen auf die nicht in Adern eingeschlossenen Haupttracheen, wie auf die Verteilung der Nebentracheen. Von speziellen Einzelheiten abgesehen, ist die Tracheenversorgung aller Flügel praktisch identisch und irgend eine Korrelation zur Diversität des Zeichnungsmusters konnte nicht festgestellt werden. So verbleiben noch die Flügeladern. Ihre Bedeutung für das Zeichnungsmuster bedarf keiner besonderen Erklärung; ein Blick auf Pieriden-, Danaiden-, Arctiidenflügel demonstriert sie. Aber im einzelnen stellt sie ein sehr komplexes Problem dar: man vergleiche etwa die sehr ähnliche Aderanordnung von *Cecropia* und *Polyphemus* (Textabb. E—H) mit der völligen Verschiedenheit des Zeichnungsmusters. Als erste Bedeutung der Adern bietet sich ohne Zweifel dar, daß sie die Zentren der Blutversorgung und damit des Chemismus der Flügelfärbung sind. Wir werden aber bald sehen, daß ihre mechanische Bedeutung als feste Rippen, die das differentielle Wachstum der Flügelfläche beeinflussen, eine viel größere Bedeutung für die Entstehung der Zeichnung besitzt.

2. Die Entstehung des Zeichnungsmusters.

Die Entstehung des Zeichnungsmusters des Flügels kann vollständig unabhängig von der Färbung studiert werden, da alle wesentlichen Teile der Zeichnung fertig sind, bevor eine Spur von Farbe auftritt. Wir können nicht glauben, daß diese so leicht zu beobachtende Tatsache bisher völlig übersehen wurde; aber es gelang uns bisher nur, einen nicht ganz klaren Satz von Urech zu finden, der diesen Befund andeutet. Da aber die Untersuchungen über den Gegenstand meist die Aufdeckung der Phylogenie

des Zeichnungsmusters bezweckten, so ist es denkbar, daß die wichtigen Stadien, die dem Erscheinen der Färbung vorausgehen, tatsächlich unbeachtet blieben.

a) *Samia cecropia*.

Textabb. J stellt den Vorderflügel von *S. cecropia* dar mit den Bezeichnungen der Hauptelemente des Musters, die wir im folgenden benutzen wollen. Die Ausbildung der wesentlichen Elemente des Musters findet in einer kurzen Periode nach Fertigstellung der Adern und der Beschuppung statt. Erst viel später tritt dann der Beginn der Färbung ein. Alle Hauptteile des Musters werden durch differentielles Wachstum der Flügeloberflächen hervor- gebracht und werden zuerst als Gruben, Falten, Kanten,

Abb. J.

Auslaufränder sichtbar. Das erste Element, das am Vorderflügel sichtbar wird, ist das Hauptauge im zweiten Aderzwischenraum. An dieser Stelle bildet sich eine tiefe, ovale Grube, nach der Flügelwurzel zu am tiefsten und hier von einem scharfen Rand begrenzt, halbmondförmig und nach außen verstreichend. Die ovale Grube entspricht genau dem Hauptfleck des Auges, der scharfe Rand dem späteren weißen Halbmond an der Basis des Auges. Ungefähr gleichzeitig bildet sich eine hohe Falte mit einem tiefen Knick in der Mitte in dem der offenen Diskoidalzelle entsprechenden Zwischenraum aus. Ihre Lage entspricht ziemlich genau dem späteren sichelförmigen Fleck. Nun beginnen sich in jedem Aderzwischenraum hohe Falten aufzuwölben, die nach der Peripherie zu verstreichen. Ihr verstreichendes Ende bildete eine V-förmig begrenzte flache Grube, die allmählich in den dünneren Außenrand des Flügels übergeht. Dieser Verstreichungsrand der Flügelalten entspricht genau dem späteren Wellenband

und der Wellenlinie. Die Stelle, an der sich außen die Falten zum Verstreichen einsenken, entspricht genau einer Körpersegmentgrenze. Um diese Zeit tritt auch quer über den Flügel weg eine tiefe Knickung auf, die wieder genau einer Segmentgrenze entspricht. Hier liegt die spätere Hauptbinde. Damit sind alle wesentlichen Zeichnungselemente

Abb. K. *S. cecropia*.

Abb. L. *S. cecropia*.

des Flügels als ein Oberflächenrelief gebildet, ohne daß eine Spur von Farbe vorhanden ist.

Diese Darstellung sei an einigen Abbildungen erläutert, die eine ausführlichere Beschreibung ersetzen mögen. Textabb. K, L geben nach dem frischen Objekt entworfene Skizzen der Ausbildung des Musters als Oberflächenrelief wieder. In Textabb. K hat sich nur die ovale Grube des späteren Augenfleckes eingesenkt, aber auch der

scharfe Rand des weißen Apikalfeldes im ersten Aderzwischenraum tritt plastisch hervor. In Textabb. *L* tritt das gesamte Muster deutlich als Relief hervor. In der Taf. III, Abb. 14 ist der Versuch gemacht, eine solche Oberflächenkonfiguration zu photographieren, allerdings nur nach einem Trockenpräparat, das viel weniger deutlich ist als das frische Objekt. Taf. IV, Abb. 18 zeigt die Oberflächenkonfiguration des Hauptauges vom gleichen Objekt bei stärkerer Vergrößerung und Abb. 15 ebenso die Stelle des späteren Sichelfleckes.

In Taf. III, Abb. 16 ist die Stelle des Augenfleckes von einem stark osmierten Präparat in durchfallendem Licht wiedergegeben und läßt an der stärkeren Schwärzung das Oberflächenrelief erkennen. Endlich ist die Region des Hauptauges und der Nachbarschaft in einem etwas späteren Stadium in Taf. III, Abb. 17 wiedergegeben, die gut das Relief der Oberfläche erkennen läßt, besonders auch den scharfen proximalen Rand der ovalen Grube (Trockenpräparat).

In Kanadabalsam eingeschlossen ist das Flügelchen gleichmäßig durchsichtig. Wird es aber ausgetrocknet, so füllen sich bereits die Schuppen an Stellen, die später weiß sein werden, mit Luft und grenzen damit bereits Teile des Musters sichtbar ab. Beim Austrocknen eines solchen Flügelchens, das noch keine Spur von Pigment besitzt, färben (oxydieren) sich aber in späteren Stadien die Stellen, die später schwarz werden, in einem leichten rosigen Ton, so daß ein solches Präparat bereits eine Art von Schattenbild des späteren Flügels gibt. Taf. IV, Abb. 23, 30 zeigen solche trockenen Flügelchen von der Oberseite mit den luftgefüllten weißen Schuppen, Abb. 24, 31 die gleichen Flügelchen auf der dem Objektträger zugekehrten Seite, auf der die zarte Färbung sichtbar ist.

Die Ausbildung des Zeichnungsmusters als Relief geht am Unterflügel ganz ähnlich vor sich. Hier tritt zuerst die Hauptbinde als scharfer Rand auf, der den Übergang von einem dickeren in einen dünneren Flügelteil darstellt. Hier füllen sich schon auf sehr frühen Stadien die Schuppen beim Austrocknen mit Luft. Die gebuchtete Falte des Sichelfleckes bildet sich wie beim Vorderflügel. Dann tritt außen am Flügelrande noch eine Kante auf, die wieder, wie die Hauptbinde, einer Segmentgrenze entspricht und die Grenze einer weiteren Verflachung des Flügels darstellt. Die groben Falten und Ausläufer des Vorderflügels fehlen. Es sei bemerkt, daß in späteren Stadien der Hinterflügel seine Lage so verschiebt, daß die Bänder nicht mehr den Segmentgrenzen entlang laufen.

Die Ausbildung der sichtbaren Färbung des Flügels ist von Mayer und Linden ausführlich beschrieben; sie ist für unser Problem nicht sehr wichtig. Wir bemerken nur, daß die erste Pigmentierung in der Tiefe von Furchen und Gruben auftritt, und zwar in der Umgebung

des Sichelfleckes und der Reihe der Augen; dann folgt die Pigmentierung der Ränder der Hauptbinde, dann die zwischenliegenden Teile und zuletzt die Wellenlinie und die schwarze Pigmentierung der peripheren Aderteile. Jede Stufe der Pigmentierung kann durch Austrocknen verstärkt werden.

b) *T. polyphemus* und *H. io*.

Diese beiden Formen interessieren hauptsächlich wegen der großen Augen auf den Flügeln und wegen des Fehlens der komplizierten Zeichnung am Flügelrande. Was das letztere betrifft, so ist es wohl kein Zufall, daß die Falten, Gruben und Auslaufränder des *Cecropia*-flügels vollständig bei diesen Formen fehlen. Was im ungefärbten Flügel als Relief sichtbar ist, sind hier außer dem Auge nur Kanten,

Abb. M. *H. io*. Hinterflügel.

die den Segmentgrenzen entsprechen und später die Hauptbinden und Schattenbinden darstellen. Was nun die Augen betrifft, so sahen wir bereits für *T. polyphemus*, wie die Querader gebildet wurde, die später durch das Zentrum des Auges zieht. In ihrer Umgebung findet keine Schuppenbildung statt, wohl aber faltet sich die Flügelmembran; so entsteht das

durchsichtige Zentrum des Auges. In dem jungen, noch ungefärbten Flügelchen stellt es eine tiefe Grube dar. Im Hinterflügel bildet sich um diese ein kreisförmiger Wulst, so daß die gesamte Augenstruktur wieder als Relief vorliegt. Noch schöner ist das gleiche bei *Io* zu sehen, wie Textabb. M zeigt. Hier liegt die Querader exzentrisch und auch die Grube trägt Schuppen. Das Auge ist auf das schönste als Oberflächenrelief vorhanden.

3. Schlußfolgerungen und Arbeitshypothese.

Das wesentliche Resultat dieser vorläufigen orientierenden Untersuchungen ist, daß das Zeichnungsmuster des Flügels völlig unabhängig von der Färbung gebildet wird und als strukturelles Relief auf der ungefärbten Flügeloberfläche vorhanden ist; daß seine Bestandteile Falten, Wülste, Kanten u. dgl. sind, die mit dem differentiellen Wachstum des Flügels zusammenhängen. Daraus läßt sich nun eine Anzahl von Folgerungen für die Entwicklungsphysiologie der Flügelzeichnung

ziehen, die als Arbeitshypothesen für die experimentelle Erforschung des Problems dienen können.

A. Wenn wir zunächst von dem Chemismus der Flügelfärbung völlig absehen und nur das Muster der Zeichnung als solches betrachten, so scheinen folgende Punkte zunächst beachtenswert:

1. Innere Wachstumsspannungen des Flügels. Die erblich festgelegten Prozesse des differentiellen Wachstums der Flügelfläche sind zweifellos die entscheidenden Faktoren für die Anordnung des Musters. Sie sind verantwortlich für all die Gruben, Falten, Buckel, Kanten, die das Muster bilden, in das dann die Färbung gewissermaßen hineingegossen wird. Ihre experimentelle Beeinflussung dürfte besonders schwierig sein.

Eine wesentliche Rolle bei diesen Wachstumsprozessen spielen die Adern, die als puncta fixa dienen und damit die Anordnung der Falten usw. begrenzen. Besonders deutlich wird das in der Diskoidalzelle und in der Umgebung der wachstumshemmenden Querader, um die die großen Augen von *Polyphemus* und *Io* gebildet werden.

2. Die Lage des Flügels in seiner Umgebung. Daß diese nicht unwesentlich ist, geht aus der schon von früheren Autoren hervorgerufenen Übereinstimmung von Zeichnungselementen mit Segmentgrenzen hervor. Die Beziehung beider kann verschiedener Art sein. Um die Zeit, in der die Bildung des Musters im Flügel erfolgt, chitinisieren die darunter liegenden Segmentgrenzen stark und man sieht deutlich, daß bei den Atembewegungen der Puppe die Membran der Segmentoberfläche stark gegen den Flügel gedrückt wird. Es könnte also eine direkte Druckwirkung oder ein Druckreiz in Betracht kommen. Der Flügelsack ist aber außerdem von vorn nach hinten von verschiedener Weite und die Verengung nach hinten erfolgt sprunghaft an den Segmentgrenzen. Daraus folgt die Möglichkeit, daß es vielleicht nicht Druck ist, sondern der zum Dickenwachstum verfügbare Raum, der die entscheidende Rolle spielt. Außer den Segmentgrenzen kommen noch andere Lagerungsverhältnisse als mögliche Faktoren in Betracht. So findet sich der Apikalrand des Flügels wie der Außenrand in einem besonders engen Teile der Flügeltasche eingezwängt, und die Zeichnungsbesonderheiten vieler Schmetterlingsflügel, die sich gerade an diesen Stellen finden, stimmen mit der Ausdehnung der engen Stellen überein. Auch der Vorderrand des Hinterflügels kommt als mechanisches Agens in Betracht in den Fällen, in denen er in der Puppenlage quer über den Apikalteil des Vorderflügels weg verläuft. Zahlreiche Fälle liegen vor, in denen das Zeichnungsmuster des Vorderflügels diese Linie erkennen läßt. Die genannten Möglichkeiten bieten sich zuerst einer experimentellen Erforschung dar auf dem Wege der Verlagerung des jungen Flügels.

B. Eine Fülle von schwierigen, aber experimentell angreifbaren Problemen ist gegeben, wenn versucht wird, den Chemismus der Färbung zum Muster in Beziehung zu setzen. Warum füllen sich an bestimmten Kanten und Rändern die Schuppen mit Luft, an anderen mit dichtem Pigment? Warum sammelt sich letzteres am Rande von Gruben und Falten an, oft aber auch in der Tiefe? Wie ist der Prozeß beschaffen, der, im Fall von Melaninen, die verschiedenen Pigmentintensitäten an verschiedenen Stellen bedingt? Nach den Tatsachen der Entwicklung scheint es, daß bereits frühzeitig Chromogen in verschiedener Dichte an den verschiedenen Stellen des Musters abgelagert wird und erst dann eine gleichmäßig fortschreitende Oxydation zu Melanin beginnt. Zeitpunkt des Beginns der Oxydation wie Quantität der Oxydase wären dann entscheidende Faktoren. Komplizierter gestaltet sich das Ganze, wenn im gleichen Flügel chemisch verschiedene Farbstoffe abgelagert werden. Dann muß wohl ein Rhythmus verschiedenen Stoffwechsels vorhanden sein neben den physikalischen Bedingungen, die die Lokalisation der Ablagerungen bedingen. Hierher gehören auch solche Fälle von sexuellem Dimorphismus und natürlichem Melanismus, in denen ganz zum Schluß der Entwicklung über das Stammuster ein dunkles Pigment hinweggegossen wird. Die nächstliegende Idee ist, daß hier kurz vor Ende der Entwicklung eine besonders hohe Oxydaseproduktion erfolgt. Endlich sei noch als eine wichtige Möglichkeit die erwähnt, daß an verschiedenen Stellen des Musters die Schuppen sich aus physikalischen oder nutritorischen Gründen verschieden schnell entwickeln oder mechanisch vom Blutstrom abgeschlossen werden nebst allen Konsequenzen eines solchen Vorganges. (Gräfin Linden sieht hierin die Hauptursache des Farbenmusters.)

Mit diesen Andeutungen sollen keineswegs alle Möglichkeiten erschöpft sein. Sie sollen nur zeigen, wie das Problem als ein rein entwicklungsmechanisches und entwicklungschemisches angefaßt werden muß.

4. Experimentelle Vorversuche.

Unsere Versuche sind leider noch nicht über das Stadium der Vorversuche gediehen, hauptsächlich weil die wichtigsten Versuchsserien im entscheidenden Augenblick zum Kriegsoffer wurden. Wir hoffen aber bald weiter zu kommen. Die Versuche sind aus vielen Gründen nicht ganz leicht. In den jüngsten Puppenstadien hängt das Flügelchen der Puppenhülle an und ist außerdem außerordentlich zart. In den folgenden Umbildungsstadien wird durch den starken Blutdruck das Flügelchen aus einer Wunde herausgepreßt und unkontrollierbar geschädigt. Das folgende Stadium aber, vor Ausbildung des Musters, in dem die Umstände für Operationen günstig sind, verläuft sehr schnell.

A. Unsere ersten Versuche wurden mit der Absicht gemacht, durch grobmechanische Mittel das Zeichnungsmuster zu beeinflussen. Die Schnürungsversuche von Urech wurden wiederholt und verschiedenartig variiert. Silberringe, Glasstäbchen u. dgl. wurden in den verschiedensten Lagerungen in die Flügelscheide eingeführt, Einschnitte und Brandwunden an verschiedenen Stellen gesetzt. Alle diese Versuche waren bis jetzt völlig negativ. Wenn ein Effekt vorhanden war, betraf er nicht das Muster. Ein Silberring z. B. zwischen Chitin und Vorderflügeloberseite produzierte eine schuppenfreie Stelle, genau dem Ring entsprechend, aber sonst war das Muster richtig ausgebildet. Es hat keinen Zweck, die Einzelheiten all dieser Versuche zu erwähnen, da sie zwar Schädigungen, Hemmungen, Zerstörungen hervorbrachten, aber keinen Einblick in den Mechanismus der Ausbildung des Musters gewährten.

B. Eine zweite Serie von Versuchen, alle bis jetzt an *S. cecropia* ausgeführt, ergab sich daraus, daß wir stets am rechten Flügel der Puppe operierten und den linken als Kontrolle benutzten. In sehr vielen Fällen resultierte die Operation in einer Verlangsamung der Entwicklung des operierten Flügels. Das war hauptsächlich bei Verlagerungsversuchen der Fall, bei denen die Flügelbasis geschädigt worden war und damit jedenfalls die Blutversorgung. (Es sei an dieser Stelle bemerkt, daß es sich als nötig erwies, die Flügelchen der Experimentaltiere der reifen Puppe kurz vor dem Schlüpfen zu entnehmen und nicht auf das Schlüpfen zu warten, nachdem viel wertvolles Material dadurch verloren wurde, daß der operierte Flügel durch Blutgerinnsel der Puppenhülle anklebte und beim Schlüpfen so zerstört wurde, daß er weder ausgebreitet, noch auch sonst erfolgreich studiert werden konnte.) Das Resultat war, daß, während der Kontrollflügel vollständig ausgefärbt war, der operierte Flügel ein mehr oder minder weit vorgeschrittenes Entwicklungsstadium der Färbung zeigte, genau den normalen Entwicklungsstadien entsprechend. Dies ist eine sehr wichtige Tatsache. Denn sie zeigt, daß bei *Cecropia* die Serie der Flügelfärbungsvorgänge nicht auf rhythmischen Vorgängen im Gesamtstoffwechsel oder in der chemischen Beschaffenheit des Blutes beruht, sondern ein Vorgang ist, der im Flügel mit einer bestimmten Geschwindigkeit fortschreitet. Der Vorgang kann in einem Flügel rein mechanisch durch Schädigung der Stoffzufuhr verlangsamt werden, während er auf der anderen Körperseite weiterschreitet. Es ist zu erwarten, daß bei Formen mit chemisch verschiedenen Flügelfarben (z. B. Melanine und Harnsäurederivate, die typisch nacheinander abgelagert werden) ein anderes Resultat erhalten wird. Das Flügelchen ist also in hohem Maße ein selbstdifferenzierendes Organ. Chemisch

betrachtet kann das Resultat auf zweierlei Art hervorgebracht sein. Entweder wird durch die Erschwerung der Blutzufuhr das Chromogen in nicht genügender Quantität abgelagert, oder aber wird aus gleicher Ursache zusammen mit der Schädigung der Tracheen die Oxydation verlangsamt. Die Tatsachen des folgenden Abschnittes scheinen mehr für die zweite Möglichkeit zu sprechen. Taf. IV, Abb. 19, 20 u. 21, 22 zeigen Beispiele für diese Versuche.

C. Was für rechten und linken Flügel gilt, trifft auch für Teile des gleichen Flügels zu. Wenn im jungen Flügel die Adern an der Basis des Flügels abgelenkt werden, so bleibt der von den betreffenden Adern versorgte Flügelteil je nach dem Maße der Schädigung in der Ausbildung zurück, während der Rest des Flügels sich normal ausfärbt. Es werden so die verschiedenartigsten Kombinationen erhalten. Ein Flügel kann z. B. im Bereich der beiden oder drei vorderen Hauptadern völlig normal ausgefärbt sein, der Rest des Flügels aber ein früheres Entwicklungsstadium der Zeichnung zeigen. Ist die Schädigung noch weiter gegangen, dann mögen die zwei oder drei vorderen Aderzwischenräume normal ausgefärbt und der Rest des Flügels auf dem Entwicklungsstadium, in dem die Operation ausgeführt wurde, stehen geblieben sein. Ein solcher Flügel ist in Taf. IV, Abb. 26 abgebildet. Schließlich kann sich aber auch noch Oberseite und Unterseite des Flügels in solchen Fällen different verhalten, wie Taf. IV, Abb. 27 zeigt, die Unterseite des gleichen Flügels wie Taf. IV, Abb. 26. Auf der Oberseite (Taf. IV, Abb. 26) sind die drei bis vier ersten Aderzwischenräume ausgefärbt, der Rest ist völlig unentwickelt. Auf der Unterseite sind die gleichen Teile wie oben ausgefärbt, der Rest ist in der Entwicklung vorgeschritten, zeigt eine rudimentäre blasse Färbung mit Andeutung der Augen, aber die Hauptbinde fehlt, ebenso wie die Differenzierung von dunkeln und hellen Schuppen in der Fläche. Flügelober- und -unterseite, wie Teile der Flügelfläche im Bereiche der Adern, sind also ebenfalls selbstdifferenzierend. Da man den ganzen Flügel von einer Ader aus injizieren kann, erscheint es nicht sehr wahrscheinlich, daß die Blutversorgung entscheidend ist, während, zum mindesten in früheren Stadien, die Tracheengebiete in den Aderzwischenräumen getrennt sind. Dies scheint uns bei der unter B gegebenen Alternative zu gunsten der Schädigung des Oxydationsprozesses zu sprechen.

D. Aus der Beschreibung der Entwicklung des Zeichnungsmusters geht hervor, daß die Wachstumsprozesse, die für die Ausbildung des Reliefmusters entscheidend sind, einmal geregelt werden durch die Lage der als punctum fixum dienenden Flügeladern, sodann durch die Gesamtlage des Flügelchens, sei dies die Lage der Segmentgrenzen oder die Weite des Flügelsackes. Über letzteren Punkt sollten Ver-

suche Auskunft geben, die eine Verlagerung des Flügels bewirken. Bis jetzt wurde nur eine Methode angewandt (andere in Aussicht genommene mögen sich als besser erweisen), nämlich den Flügel an der Basis in jungen Stadien hochzuziehen. Leider sind die Gründe zahlreich, weshalb der Versuch meistens nicht zum gewünschten Resultat führt. Entweder stellt das Flügelchen nach der Operation seine alte Lage wieder her; oder die Schädigung ist eine solche, daß die Entwicklung ganz oder teilweise gehemmt wird; oder der Flügel ist nur gedehnt, nicht verlagert. Aus diesen Gründen (und infolge der Zerstörung meiner größten Serien vom Winter 1917/18 als Folge der amerikanischen Kriegspsychose) sind bis jetzt nur wenige positive Resultate erzielt. Sie zeigen aber immerhin schon, daß wir auf dem richtigen Wege sind und daß sich hier ein interessantes Forschungsgebiet erschließt. Als vollständiger Erfolg ist nur ein einziges Experiment zu bezeichnen. Das interessante Objekt ist in Taf. IV, Abb. 28, 29 abgebildet, so gut es ohne Farben geht, Oberseite (Abb. 28): Das helle, wellenförmige Band liegt dem Flügelrande näher als sonst; der Flügelrand ist dunkler, das Band aber weißlicher als normal. Stellenweise ist das Band verwaschen, außerdem teilweise zu breit, teilweise zu schmal. An Stelle der innen das Wellenband begrenzenden scharfen schwarzen Linie ist eine verwaschene, teilweise verbreiterte Linie vorhanden, die aber kaum dunkler ist als der Grund. Die helle Zone zwischen Wellenlinie und Reihe der Augenflecke fehlt ebenso wie die dunkle Pigmentierung der Adern in dieser Zone. Die Reihe der Augenflecke ist kaum angedeutet durch eine schwache Verdunkelung des Grundes in einem halbmondförmigen Bogen. Nur das Hauptauge ist ganz schwach und schattenhaft, nach innen nicht scharf abgegrenzt vorhanden, sein weißer Halbmond rudimentär und an falscher Stelle liegend. Die angedeutete Augenreihe liegt in einer nach innen halbmondförmig begrenzten dunkleren Zone, die bis zum Wellenband reicht. Dann folgt eine bis zur Hauptbinde reichende hellere Zone. Die Unterseite (Abb. 29) ist der Oberseite ähnlich, aber die Verlagerung der Teile des Musters noch mehr ausgeprägt. Die Reihe der Augenflecke ist ganz rudimentär und noch mehr peripher gelegen. Vom Hauptauge ist nur der weiße Halbmond und ein paar verwaschene Flecken vorhanden. Die dunkle Zone, die die rudimentären Augenflecke einschließt, ist schmaler, die nach innen davon liegende helle Zone unregelmäßiger begrenzt und die Hauptbinde rudimentär und verlagert. Es hat wohl keinen Zweck, zu versuchen zu analysieren, was bei diesem Experiment vor sich gegangen ist, solange nicht mehr Material vorliegt; jedenfalls aber zeigt es bereits, daß auf dem eingeschlagenen Wege weiterzukommen ist.

Von den anderen Objekten, die im Verlagerungsversuch teilweisen

Erfolg zeigten, sei folgendes erwähnt: In zwei Fällen war das äußere Wellenband verbreitert. Bei einem davon war außerdem die Augenreihe und die Hauptbinde gegen die Flügelbasis verschoben. (Immer verglichen mit dem nicht operierten Vorderflügel der gleichen Puppe.) In einem Falle hatte der weiße Apikalfleck eine zu große Ausdehnung und die Hauptbinde fehlte. Das sind bisher alle Erfolge, aber sie ermutigen, wie gesagt, weiterzugehen.

E. Um die Rolle der Adern als punctum fixum bei dem differentiellen Wachstum der Flügeloberfläche zu prüfen, wurde, etwa zur Zeit der Faltenbildung, der Flügel außen aus der Scheide gezogen, gedehnt und der vorgezogene Teil abgeschnitten. Zwar wurde das Erwartete erhalten: in den gedehnten Aderzwischenräumen verläuft das Wellenband und die Wellenlinie in einem flachen Bogen anstatt der tiefen Einbuchtung, wie Taf. IV, Abb. 25 zeigt. Der Versuch ist aber nicht beweiskräftig, bevor gezeigt wird, daß nicht etwa die gleichen Schuppen, die auch sonst diese Teile gebildet haben würden, nur verlagert wurden, sondern tatsächlich andere Schuppen am Faltenauslauf die veränderte Bildung übernahmen. Die Entscheidung darüber kann leider am nicht ausgebreiteten Flügel nicht erbracht werden. Dagegen scheint das Verhalten des Hauptauges zu zeigen, daß nicht etwa determinierte Schuppen aus ihrer Lage gezerzt wurden, sondern daß andere Schuppen sich an der veränderten Bildung beteiligten. Der weiße Halbmond scheint zu demonstrieren, daß nicht bestimmte, vorher determinierte Schuppen ihn bilden, sondern ganz allgemein die Schuppen, die am scharfen Rande der Grube stehen, der im gedehnten Flügel anders gelagert und geformt ist als im normalen.

F. Wenn die Flügelscheide in dem Entwicklungsstadium angeschnitten wird, in dem der hohe Blutdruck das Flügelchen (vor der Aderbildung) aus der Wunde herauspreßt, und wenn dann die Entwicklung ungestört vollendet wird, so ist ein rohes und im einzelnen unkontrollierbares Experiment ausgeführt. Der Flügel gewinnt zum Teil seine normale Lage wieder und kann seine Entwicklung vollenden, zum Teil ist er nicht dazu imstande, so daß ein ganz sonderbares Endprodukt entsteht. Taf. IV, Abb. 32, 33 zeigt ein solches Flügelchen kurz vor Ausschlüpfen des Falters. Auf der Unterseite (Abb. 33) ist der Vorderrand des Flügels ziemlich normal ausgefärbt, nur ist die Wellenlinie, die den peripheren Rand des weißen Apikalfleckes bildet, etwas verlagert. Die Hauptbinde geht noch durch den zweiten Aderzwischenraum, in dem das Hauptauge liegen soll; im gleichen Zwischenraum findet sich innerhalb der Stelle, an der das Auge liegen sollte, eine weiße Binde und ein schwarzer Fleck, die keinem normalen Teile der Flügelzeichnung entsprechen; ein verwaschener dunkler Fleck kennzeichnet die Stelle des Auges. Außerdem sind noch an verschie-

denen Stellen isolierte gefärbte Haarbündel vorhanden und eine verwaschene Andeutung der weißen Wellenbinde in falscher Position. Auf der Oberseite (Abb. 32) ist nur der Vorderrand des Flügels beschuppt. Der Apikalfleck tritt nicht aus der Umgebung heraus; sein weißer äußerer Rand ist angedeutet, aber mit falscher Kontur, und der ganz außen anschließende schwarze Fleck ist verwaschen und zu groß. Eine Analyse eines solchen Objekts ist nicht möglich, da die Ursachen der Schädigung nicht kontrolliert sind. Immerhin demonstriert es in seiner Art auch die Verschiebbarkeit des Musters.

Wir hoffen, auf diesen Versuchen, die sehr interessante Ausblicke eröffnen, bald weiterbauen zu können und fügen zum Schluß nur noch zu, daß die bisherigen Ergebnisse zu allgemeinen Vorstellungen über das Wesen des Musters führen, die den jüngst von Haecker entwickelten nahe verwandt sind. Bei Ausführung unserer Untersuchungen und Niederschrift dieser Mitteilung waren uns Haeckers Arbeiten unbekannt und auch — in Amerika — unzugänglich. Auf die einschlägige Literatur sei erst bei weiteren Mitteilungen eingegangen.

Tafelerklärung.

Sämtliche Abbildungen sind unretuschierte Mikrophotogramme, vom Verfasser zusammen mit Präparator M. Aigner aufgenommen.

Tafel I.

- Abb. 1. *Telea polyphemus*. Kandelaber von Tracheenknäueln im jungen häutigen Flügel. Trockenpräparat.
 Abb. 2. Desgl. ein stärker vergrößerter Knäuel.
 Abb. 3. *S. cecropia*. Entknäuelung der Tracheenknäuel. Trockenpräparat.
 Abb. 4. Desgl. stärker vergrößert.
 Abb. 5. *S. cecropia*. Das Tracheennetz im Flügelchen zwischen den Adern nach der Schuppenbildung durch Osmierung dargestellt.
 Abb. 6. *S. cecropia*. Das zirkumtracheale Blutkapillarnetz mit Berliner Blau injiziert. Flügelchen vor Schuppenbildung.

Tafel II.

- Abb. 7. *S. cecropia*. Tracheennetz wie in Abb. 5, aber Trockenpräparat.
 Abb. 8. *S. cecropia*. Flügelfläche, von der das Epithel abgepinselt wurde. Die Eingänge zu 4 Kaminen mit ihren ausstrahlenden Fibrillen sind sichtbar. Die in Wirklichkeit senkrecht den Flügel durchsetzenden Kamine sind durch die Präparation mehr in die Ebene des Flügelpräparats gepreßt. Eisenhämatoxylin.
 Abb. 9. *S. cecropia*. Flügelfläche nahe Haupttrachee im jungen Flügelchen, stark vergrößert. Die sternförmigen Ausstrahlungen der Kaminöffnungen gegen das Epithel (oben) zu. Teile von 7 Kaminen sichtbar, links die Hälfte einer Öffnung. Der nicht scharf eingestellte Faden parallel der Trachee ist ein Nerv. Eisenhämatoxylin.

- Abb. 10. *S. cecropia*. Junger häutiger Flügel. Injektion der Blutlakunen. Von rechts nach links zieht ein Längsstamm, unter dem die Trachee durchschimmert.
- Abb. 11. *S. cecropia*. Injektion der Bluträume im Flügelchen nach Vollendung der Schuppen und Adern. Der helle Teil links ist ein Stück einer Flügelader.
- Abb. 12. *S. cecropia*. Flügel wie voriger. Injektion des zirkumtrachealen Blutgefäßnetzes.
- Abb. 13. Stück der Flügelunterseite von *Samia cecropia* zur Demonstration der netzförmigen Anordnung dunkler Schuppen.

Tafel III.

- Abb. 14. *S. cecropia*. Getrockneter Vorderflügel mit der Anlage des Musters als zartem Relief.
- Abb. 15. *S. cecropia*. Die Falte an der Stelle des späteren Sichelflecks stark vergrößert. Trockenpräparat.
- Abb. 16. *S. cecropia*. Das Hauptauge als Oberflächenstruktur im osmierten Präparat eines mit 14 gleichaltrigen Flügels. Durchfallendes Licht.
- Abb. 17. Flügelrand von *S. cecropia* etwa zur Zeit des Beginns der Pigmentation im Bereich des weißen Apikalfeldes, des Hauptauges und des Wellenbandes im 3. Aderzwischenraum. Trockenpräparat, weiße Schuppen bereits mit Luft gefüllt. Das Oberflächenrelief der genannten Teile des Musters deutlich.

Tafel IV.

Alles aus der Puppe entnommene Flügel von *S. cecropia*.

- Abb. 18. Die Region des Hauptauges vom Flügel Abb. 14 stärker vergrößert, um die ovale Grube des Hauptauges zu zeigen.
- Abb. 19—22. Der operierte Flügel Abb. 20, 22 zeigt ein früheres Stadium der Ausfärbung als der Kontrollflügel Abb. 19, 21. Trockenpräparat.
- Abb. 23, 24. Unter- und Oberseite des gleichen Flügelchens. Auf der an den Objektträger angetrockneten Seite (24) erscheint die im frischen Zustand unsichtbare Zeichnung.
- Abb. 25. Flügelchen, das in jungen Stadien gedehnt und hinten abgeschnitten war. Veränderung des Wellenbandes im 3. Aderzwischenraum.
- Abb. 26, 27. Ober- und Unterseite eines operierten Flügelchens. Auf der Oberseite nur der halbe Flügel ausgefärbt. Auf der Unterseite Vorder- und Hinterhälfte verschieden weit ausgefärbt.
- Abb. 28, 29. Unter- und Oberseite eines verlagerten Flügels mit völlig verschobenem Muster.
- Abb. 30, 31 wie 23 und 24, ein wenig älter.
- Abb. 32, 33. Ober- und Unterseite eines irregulär verlagerten Flügelchens. S. Text.

Abb. 1

Abb. 3

Abb. 5

Abb. 2

Abb. 4

Abb. 6

Abb. 7

Abb. 8

Abb. 10

Abb. 12

Abb. 9

Abb. 11

Abb. 13

Abb. 14

Abb. 16

Abb. 15

Abb. 17