O POCHODZENIU SKRZYDEŁ OWADÓW

NAPISAŁ

JAROSŁAW L. M. ŁOMNICKI

Z 11 figurami w tekscie i z niemieckiem streszczeniem.
(Mit einem deutschen Résumé).

WE LWOWIE.
Nakładem autora.

DRUKARNIA NARODOWA ST. MANIECKIEGO I SPÓŁKI. — HOTEL ŻORŻA.
Klisze wykonane przez rytownika Stesłowicza.

Główny skład w księgarni Gubrynowicza & Schmidta we Lwowie.
1898.

O POCHODZENIU SKRZYDEŁ

OWADÓW

NAPISAŁ

JAROSŁAW L. M. ŁOMNICKI

Z 11 figurami w tekscie i z niemieckiem streszczeniem.
(Mit einem deutschen Résumé).

WE LWOWIE.
Nakładem autora.

DRUKARNIA NARODOWA ST. MANIECKIEGO I SPÓŁKI. — HOTEL ŻORŻA.
Klisze wykonane przez rytownika Stesłowicza.

Główny skład w księgarni Gubrynowicza & Schmidta we Lwowie.
1898.

Budowa owadów wykazuje nam, że łączy je wspólność pochodzenia z wijami (wraz z dziwaczną formą: *Peripatus*), pajęczakami i skorupiakami.

Wyróżniają się jednakże owady od swych pobratymców już na pierwszy rzut oka cechą, która, chociaż nie wspólna wszystkim owadom, jednak jest najwybitniejsza. Jest nią posiadanie skrzydeł, to jest narządów, służących przeważnie do latania.

Podczas gdy inne części ustroju owada dały się zestawić i zhomologizować z częściami ustroju reszty stawonogów — skrzydła były i są dla wielu entomologów do dziś dnia przeszkodą w zrozumieniu filogenezy owadów.

Ponieważ w kwestyi zhomologizowania i pochodzenia skrzydeł, wielu wybitnych zoologów głos już zabierało, zadaniem mojem będzie w niniejszej skromnej publikacyi zestawić znane mi poglądy i krytycznie je omówić.

Jak skrzydło wygląda i jakie funkcye ma w udziale, nad tem się szerzej rozwodzić nie będę. Jest ono zdwojeniem skóry, czyli woreczkiem, albo fałdem rozmaitego kształtu, po największej części wydłużonym i spłaszczonym, tak że dwie przeciwległe ścianki przylegają do siebie szczelnie, pozostawiając tylko miejscami wolne przewody (tak zw. żyłki skrzydła), w których rozlewa się krew, przebiegają nerwy i tchawki. Po największej części przedstawia się wskutek tego skrzydło jako błonka złożona z dwu cieńszych blaszek, trudnych do odróżnienia.

Skrzydło nie zawsze służy miejscozmienności, lecz nieraz zupełnie tę funkcyę zatraca. Tak naprzykład nikt nie będzie utrzymywał, jakoby przezmianki (*haltery*, druga para skrzydeł) służyły muchom lub *Coccidom* (z oddziału *Rhynchotów*) do latania, lub jakoby pokrywy chrząszczów odgrywały przy lataniu jakąkolwiek rolę.

Skrzydło jednakże typowo rozwinięte i służące niewątpliwie do latania może równocześnie być siedzibą organów innej funkcyi służących, tak n. p. skrzydło pszczół i wielu innych owadów przez drgania podczas lotu wykonywane, jest źródłem ruchu falowego, manifestującego się jako głos, powszechnie pod nazwą brzęku znany. Organa, bez wszelkiej wątpliwości do wydawania głosu przystosowane, mają siedzibę w typowo do latania zbudowanych skrzydłach wielu szarańczaków. Ale nie koniec jeszcze na tem. W skrzydłach drugiej pary u chrząszczów znaleziono zakończenia nerwów, tworzące organ percepcyi zmysłowej, którego funkcyi bliżej nie znamy[1]), to też błędne jest mniemanie Langa, jakoby skrzydła drugiej pary u chrząszczów wyłącznie tylko funkcyi latania służyły[2]).

Wracając do kwestyi pochodzenia skrzydeł, musimy zaznaczyć, że badania embryologów, które stwierdziły, iż skrzydła powstają jako wypuklenia hypodermalne, nie wiele się przyczyniły do wyjaśnienia całej sprawy. Paleontologia w kwestyi pierwotnych owadów nie zawiera również żadnych danych, gdyż pierwsze owady, które spotykamy, są wprawdzie typami kolektywnymi, ale już wysoko rozwiniętymi. Uciekamy się więc do anatomii porównawczej i to do niej jedynie.

---

[1]) Dr. C. Claus. Lehrb. d. Zoologie, V. Aufl. S. 571.
[2]) Prof Dr. Arnold Lang. Lehrb. d. vergl. Anatomie, 2. Abt. 1889. S. 455.

Gegenbaur[3]), opierając się na wielkiem podobieństwie w położeniu i w budowie listkowatych skrzelotchawek u odwłoka jętek *(Ephemera)*, uznał te narządy za homologiczne ze skrzydłami. Za tym poglądem przemawiałby jeszcze rozwój skrzydła u much[4]).

Pogląd Gegenbaura uznali za słuszny Lubbock[5]), Redtenbacher[6]) i wielu innych, między nimi także Lang, który sobie przedstawia, że *Apterygogenea* (Apterygota, Thysanura), według Brauera owady najstarsze i najpierwotniejsze, przystosowały się najpierw do pobytu we wodzie i wytworzyły skrzelo-tchawki. W ten sposób z form pokrewnych zwierzęciu *Campodea* powstały owady podobne do larw dzisiejszych jętek. Dalej owady te miały używać skrzelo-tchawek do pływania we wodzie a gdy się później powtórnie przystosowały do pobytu na suchym lądzie, użyły niepotrzebnych już do pływania i do oddechania skrzelo-tchawek jako skrzydeł.

Z hypotezy Gegenbaura dowiadujemy się, że skrzydła należy uważać za morfologiczne ekwiwalenty skrzelotchawek; nie mówi nam jednakże ani twórca tej hypotezy, ani jego następcy, skąd się one wzięły. Lukę tę w filogenezie skrzydeł starał się zapełnić najpierw Dohrn[7]), odnosząc skrzelotchawki do *elytrów* pierścienic morskich, jako przodków stawonogów. Bliskie pokrewieństwo pierścienic ze stawonogimi jest tak uderzające, że nawet myśl połączenia dwu tych grup w jedno zworze wcale nie byłaby nową; jednakże wywodząc owady od pierścienic, przechodzimy przez grupy tchawkodysznych (Tracheata) stawonogów bezskrzydłych, między innemi przez *Aptery-*

---

[3]) C. Gegenbaur. Grundzüge d. vergl. Anatomie. 2. Aufl. 1870.

[4]) Dr. E. Korschelt u. Dr. K. Heider. Lehrb. d. vergl. Entwickelungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Spec. Theil. II. Jena. 1891. S. 862. Ci autorowie, jak się zdaje przeciwnicy poglądu Gegenbaura, zwracają jednakże uwagę na to, że z tarczek imaginalnych (Imaginalscheiben) u much rozwijają się skrzydła i przezmianki (haltery) z meso-i metatorakalnych, oddechowe zaś organa (Corethra i Simulia) z protorakalnej pary.

[5]) J. Lubbock. Origin and Metamorphoses of Insects. Nature Series, London 1883.

[6]) J. Redtenbacher. Vergl Studien über das Flügelgeäder der Insecten. Ann. Hofmus. Wien, 1. Bd. 1886.

[7]) A. Dohrn. Die Pantopoden des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Leipzig. 1881.

gogenea[8]) a idąc tą drogą zatracamy elytra występujące i tak nie u wszystkich pierścienic. — Drugim zoologiem, który usiłował hypotezie Gegenbaura dać trwalszą podstawę, jest Jaworowski[9]). Odnosi on nie tylko odnóża ale też skrzydła i skrzelotchawki do wypukleń hypodermalnych, które powstały w miejscu dawnych wpukleń, służących sprawie oddechania. Modyfikacya Jaworowskiego czyni wprawdzie teoryę Gegenbaura prawdopodobniejszą, wykluczając niezbędne stadyum wodne, które musielibyśmy za Langiem przyjąć, a które przyjąwszy, musielibyśmy uznać larwę jętki za formę pierwotną (filetyczną larwę), do czego żadnych danych nie mamy, jak to zresztą Korschelt & Heider i Jaworowski sam l. c. zaznaczają; ale modyfikacya ta nie wyjaśnia nam kwestyi w zupełności, gdyż wywodząc skrzydło od narządu oddechowego, nie podaje nam dokładnie jego morfologicznego znaczenia, jego położenia w organizmie, słowem jego homologii*).

Obok omówionego wyżej poglądu Gegenbaura zyskał i zyskuje sobie coraz więcej zwolenników pogląd F. Müllera[10]). Jak wiadomo, skrzydła powstają jako zdwojenia czyli fałdy skórne po bokach tergitów śródtułowia i zatułowia. U owadów z t. zw. niedoskonałem przeobrażeniem, jak n. p. u szarańczaków i prasiatnic fałdy te po każdem

---

[8]) J. v. Kennel. Die Verwandschaftsverhältnisse der Arthropoden. Schriften der Naturf. Gesellsch. zu Dorpat, Bd. VI. 1891.

[9]) A. Jaworowski. Die Entwickelung des Spinnapparates bei Trochosa singoriensis Laxm. mit Berücksicht. der Abdominalanhänge und der Flügel bei d. Insecten. Jenaische Zeitschr. Bd. XXX. N. F. XXIII.

[10]). F. Müller. Beiträge zur Kenntniss der Termiten. Jenaische Zeitschr. 7. Bd. 1873.

*) W ciągu druku tej publikacyi otrzymałem od dra Jaworowskiego nowszą jego notatkę zawartą w nr. 532. „Zool. Anzeiger" z dnia 31. V. b. r. Jaworowski odstępuje w niej od popierania poglądu Gegenbaura wobec tego, że Heymons wykazał odmienne pochodzenie skrzelotchawek (siatkoskrzydłych i prasiatnic) owadów od skrzydeł (Tenebrio) tychże.

lenieniu są coraz większe i coraz więcej do skrzydeł zbliżone. Otóż F. Müller spostrzegł u młodego bielca (u larwy bielca), *Calotermes rugosus*, podobne fałdy także u tergitu przedtułowia czyli u przedplecza (fig. 1.); fałdy te w dalszym rozwoju zanikają, podczas gdy fałdy śródtułowia zaopatrują się w tchawki i w ten sposób przechodzą w zawiązek skrzydeł, równocześnie zaś występują zawiązki skrzydeł u tergitu zatułowia.

F. 1.
Larwa bielca, Calotermes rugosus (F. Müller.).

Według F. Müllera przedstawiają się więc skrzydła jako fałdy skórne, przynależne do tergitów tułowiowych.

Podobne fałdowate rozszerzenia boczne tergitów można widzieć na przedpleczu *Machilis* i *Blatta*[11]).

Homologami skrzydeł *pterygotów* (owadów skrzydlatych i tych, które pochodząc od skrzydlatych, skrzydła w rozwoju rodowym utraciły, jak n p. wszy, pchły i t. p.) u apterygogeneów byłyby więc boczne części tergitów śród- i zatułowia. To też, jeżeli Grassi[12]) uważa skrzydła owadów za „nowotwory“ powstałe przez usamodzielnienie odczłonkowanych od tergitów fałdów, jeżeli Korschelt i Heider idą za tem zapatrywaniem — są oni widocznie zwolennikami poglądu F. Müllera.

Pogląd ten, mówiący nam nie to, do jakich funkcyi skrzydła przed tem, nim były skrzydłami, służyły, ale wyznaczający nam dokładniej położenie ich w organizmie, musimy uważać za krok uczyniony naprzód w kwestyi filogenezy skrzydeł. Wiemy więc już, że skrzydło jest wedle F. Müllera istotną częścią *tergitu**).

---

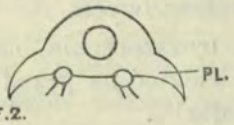
[11]) Korschelt & Heider l. c.

[12]) R Grassi. I progenitori dei Myriapodi e degli Insetti. Memor. VIII. Anat. compar. dei Tisanuri e considerazioni generali sull' organisazione degli Insetti. Atti Acad. Lincei (4), Vol. 4. 1888.

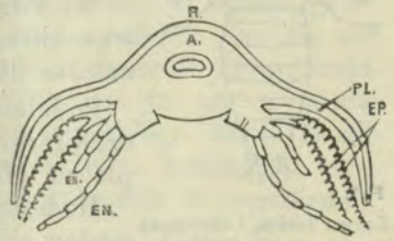
*) W nowszych czasach zyskał pogląd Müllera poparcie w pracach Heymonsa, v. str. 6. uw.

Pogląd Müllera nie wyjaśnia nam jednakże, która część tergitu bierze udział w budowie skrzydła, nie podaje nam morfologicznych równoważników (ekwiwalentów) skrzydeł owadzich w obrębie innych grup stawonogów. Czyni to natomiast z wielką dokładnością Huxley[13]), który odnosi skrzydła do „pleuronów“ skorupiaków.

Pleurony są to boczne rozszerzenia tergitu, występujące szczególnie typowo u segmentów odwłokowych raka (f. 2.), lub u tułowiowych wymarłych *trylobitów* (f. 3.). Zresztą opis u Huxleya l. c.



Schem. przekrój przez segment odwłokowy raka rzecznego; pl.= pleuron.



Schemat. przekrój poprzeczny trylobita. (Heider & Korschelt); pl. = pleuron.

Kwestya pochodzenia skrzydeł byłaby w ten sposób zupełnie ubita, gdyby *pleurony* były utworami wspólnymi prawie wszystkim a przynajmniej przeważnej części stawonogów, gdy jednak tak nie jest — postaramy się o wyjaśnienie, skąd się pleurony wzięły, gdzie trzeba szukać ich homologów u innych form stawonogów.

Tą sprawą zajął się Dybowski[14]). Przyjmując najpierw, że *epimer*, czyli płytka przyboczna segmentu jest zupełnie tem samem co pleuron, wykazuje jasno, że epimer jest również niczem innem od zmienionego *epipoditu* (płatu przybocznego) odnóża. Dalszą konsekwencyą tego jest, że pleuron morfologicznie jest epipoditem a więc częścią odnóża.

---

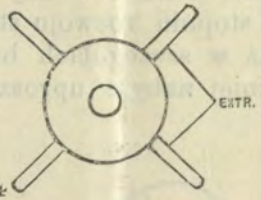
[13]) Th. H. Huxley. Grundzüge der Anatomie der wirbellosen Thiere. Deutsche Ausgabe von Dr. Spengel. Leipzig. 1878.

[14]) Dr. B. Dybowski. Nowe poglądy i teorye z zakresu anatomii porównawczej. Kosmos 1896. R. XXI. Zesz. VII. str. 400. — 401.

Że wykryta przez Dybowskiego homologia między epimerem a epipoditem rzeczywiście istnieje, nie można zaprzeczyć; natomiast homologii pleuronu z epimerem nie widzimy, gdyż pleuron należy jako część istotna do tergitu, podczas gdy epimer, jak to badania właśnie Dybowskiego wykazały, jest istotną częścią odnóża.

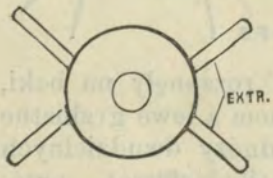
Ale nie dość na tem; przecząc homologii pleuronu z epimerem, obalamy homologię epimeru czyli epipoditu ze skrzydłem a natomiast musimy wykazać, z jakiej to części organizmu stawonogich rozwinął się pleuron a w dalszej konsekwencyi i skrzydło.

Idąc za cennemi wskazówkami, zawartemi w rozprawie Dybowskiego pt. „O osobowości istot organicznych[15])“, musimy uznać organizm członkowca*) za kolonię somitów, z których każdy z pewnemi modyfikacyami odpowiada osobnikowi jamochłona. Przodkami członkowców byłyby więc zwierzęta zbliżone do dzisiejszego stadyum rozwojowego niektórych jamochłonów, zwanego



F.4

Schem. przekrój poprzeczny przez czworopromienne problematyczne „Strobilozoon“.



F.5

Pierwotny czworoboczno-symetryczny członkowiec Przekrój poprzeczny (schem.).

F.6.

Pierwotny dwuboczno-symetryczny członkowiec Przekrój poprzeczny, schemat.

---

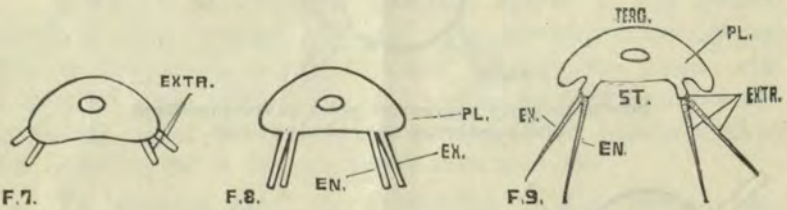
[15]) Dr. B. Dybowski. O osobowości istot organicznych. Kosmos 1894. Z. X. — XII.

*) członkowcami nazywamy „Articulata“ Cuvierowskie, obejmujące grupy pierścienic i stawonogów.

„strobila". Przyjmijmy, że pewna grupa tych „*strobilozoów*" budowy czworopromiennej, zaczęła przez podział pracy wytwarzać różnice w poszczególnych somitach a wyobrazimy sobie przez to typ pierwotnego członkowca.

Gdy dalej zwierzę takie w postępie rozwoju rodowego zarzuciło życie sedentarne, właściwe strobili, musiała stąd wyniknąć utrata promienistej budowy ciała, korzystnej przy życiu sedentarnem.

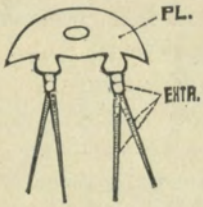
Gdy strobilozoon, pływając we wodzie, przybrało poziome położenie głównej osi ciała, stał się kształt czworoboczno-symetryczny (podobnie jak u *żebropławów*) a następnie dwuboczno - symetryczny dla zwierzęcia korzystniejszym; to też dobór zaczął działać w tym kierunku, aby wytworzyć formy (fig. 5. i 6.) zbliżone już mocno do pierścienic. Odnóża (tentacula, później parapodia) rozmaitego kształtu i złożenia, zaczęły, stosując się do symetryi, panującej w ciele, usuwać się na boki a przy tem wystąpiła różnica strony grzbietnej i brzusznej ciała. Na tym stopniu rozwoju stoją dziś przeważnie pierścienice, chociaż w szczegółach budowy, okazują pewnego rodzaju później nabyte uproszczenia (fig. 6. i 7.).



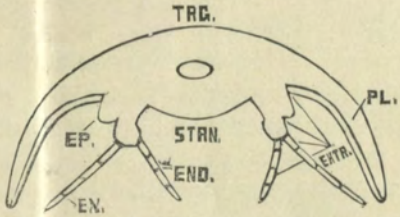
Gdy się odnóża do tego stopnia rozsunęły na boki, że prawe grzbietne z prawem brzusznem a lewe grzbietne z lewem brzusznem utworzyły parę odnóży dwudzielnych (fig. 8. i 9.), czyli „wiosełkowych" (Ruderfüsse), przekształcenie postaci pierścienicy w postać stawonoga zostało dokonane. Za tem poszły tylko dalsze zmiany i wydoskonalenia, prowadzące do typu najpierwotniejszych skorupiaków (fig. 9.)

Zesunięcie się odnóży na stronę brzuszną wywołało silniejszy rozrost tergitu od sternitu a następnie potrze-

ba ochrony odnóży, przystosowanych do różnych funkcyi życiowych, wywołała dalszy rozrost tergitu na boki (fig. 8, 9., 10.) i w ten sposób powstały *pleurony* (fig. 3. i 11.



F.10.



F.11.

pl.), dające początek w dalszym ciągu rozmaitym narządom tak ochronnym, jak ruchowym, między innymi też i skrzydłom. Skrzydła więc są przeobrażonymi pleuronami.

RÉSUMÉ.

Es wird zuerst eine Uebersicht verschiedener Theorien über die Abstammung der Insectenflügel gegeben und endlich die Huxley'sche Anschauung, die bekanntlich Flügel als den Crustaceenpleuronen homologe Bildungen erklärt, angenommen. Die Crustaceenpleuronen aber werden von den schon ganz früh im Bereiche der Articulaten*) entwickelten seitlichen Erweiterungen der Tergiten abgeleitet. Die Lage dieser Erweiterungen im Organismus der Articulaten wird folgendermassen erklärt.

Im Anschluss an die neueste Ansichten über die Individualität der Organismen (Dybowski; s. S. 9. Anm. dieser Abhandlung) — wird der Articulaten-organismus als ein Thierstock, welcher in seinem Baue sich auf die Strobilaform (Entwickelungsstadium mancher Coelenteraten) zurückführen lässt, aufgefasst. Als Urarticulaten gelten solche *Strobilozoen* (hypothetische Strobilen, welche geschlechtsreif waren und noch in vorkambrischer Epoche der Erdgeschichte gelebt haben mochten), welche bei dem vierstrahligen Körperbaue die Individualität einzelner Thiere (— Ephyren) eingebüsst hatten (siehe schem. Querschnitt, Fig. 4.).

Der bei sedentärer Lebensweise vortheilhafte radiäre Bau ist bei dem Uebergange der Thiere in andere, namentlich pelagische Lebensweise verloren gegangen und es entwickelte sich eine andere Symmetrie, wie solche z. B. den Rippenquallen eigen ist (s. Fig. 5.).

Von der vierseitigen Symmetrie, welcher auch Extremitäten(Tentakeln)vertheilung folgte, war nur ein Sprung zur zweiseitigen Symmetrie (s. Fig. 6)

Diese Art der Symmetrie ist beim Leben auf dem Boden der Wässer und auf trockenem Lande, überhaupt auf fester Unterlage vortheilhaft.

---

*) Articulaten = (Arthropoden + Anneliden).

Bei den schon so weit veränderten Strobilozoen entwickelte sich der Unterschied zwischen der dorsalen und ventralen Körperseite ganz deutlich, woraus hier schon auf ein Uebergangsstadium zu echten Articulaten geschlossen wird. Der allgemein im Organismus herrschenden Symmetrie folgten alle innere uud äussere Organe. Die Tentakeln (später Parapodien) rückten auf die Seite (s. Fig. 7.) um sich später solcherweise zu verbinden, dass die rechte dorsale und rechte ventrale Extremität zusammen eine zweitheilige rechte Extremität, die zwei linken aber eine zweitheilige linke Extremität bilden (Ruderfusstypus! s. Fig. 8.) Arbeitstheilung und Vervollkommung in den Einzelheiten des Baues haben von den letzterwähnten Stadien einerseits zur Bildung primitiver Anneliden, andererseits zur Entstehung ursprünglichster Crustaceen geführt (s. Fig. 6. 7. und 9.).

Sobald die zweitheiligen Extremitäten auf die Bauchseite (beim Leben auf fester Unterlage) rückten, entwickelte sich der Tergit mehr als der Sternit und diese Ueberhandnahme des Tergiten führte zur Bildung seitlicher Erweiterungen des Tergiten (= Pleuren). Die Bildung der Pleuronen (s. Fig. 10.) war eine vortheilhafte Erwerbung, denn sie wurden bald zu Schutzorganen, sie haben die verschiedenen Lebensverrichtungen dienende Extremitäten des Thieres von oben und von den Seiten vor den schädlichen Einflüssen des Milieu gedeckt und geschützt.

Weitere Anpassungen der Pleuren im Bereiche der Arthropoden haben zur Entwickelung verschiedener Schutz- und Locomotionsorganen geführt, was schon Huxley[1]) und Dybowski[2]) behaupteten. Im Anschluss an diese Ansichten werden auch die Insectenflügel nur als besondere Anpassung der Pleuronen aufgefasst.

Lemberg, am 27. November, 1897.

---

[1]) Siehe S. 8. Anm. dieser Abhandl.
[2]) „ „ „ „ „ „