

Original-Mitteilungen.

Die Herren Autoren sind für den Inhalt ihrer Publikationen selbst verantwortlich und wollen alles Persönliche vermeiden.

Die Zeichnungs-Variabilität von *Abraxas grossulariata* L. (Lep.), gleichzeitig ein Beitrag zur Descendenz-Theorie.

Von Dr. Chr. Schröder, Itzehoe-Sude.

(Mit 100 Abbildungen)

(Fortsetzung aus No. 8/9)

Ohne der Darlegung meiner Auffassung der Temperatur- als Rückschlagsformen vorzugreifen, versteht es sich von selbst, daß die Richtung der Abscissenachse vom 0-Punkt des Koordinatensystems (R. 0) als + und — Achse unterschieden werden kann. Im Anschluß an die Gewohnheit, den



Fig. 85.



Fig. 86.



Fig. 87.



Fig. 88.



Fig. 89.



Fig. 90.

Nachkommen des ♂ ♀ Fig. 7/8 (Zucht C_1).

links oben liegenden Quadranten als den ersten zu rechnen, zähle ich von 0 nach links als +1, +2, +... , nach rechts als -1, -2, ... -9 .. Bei den Zuchten A und B sind alle Reihenwerte negativ; ich habe das — Zeichen aber überall fortgelassen und erst bei C_1 und C_2 eingeführt.

Auch die Zuchten C_1 und C_2 lassen gerade wie A_{1-3} und A_2^1 und A_3 eine entschiedene Zunahme im Auftreten der betreffenden Aberrationen und gleichzeitig wie bei A eine Steigerung der aberrativen Charaktere erkennen. Das graphische Bild der Häufigkeitszahlen in Verbindung mit den Reihenwerten, wie es Fig. 95 bietet, veranschaulicht diese Erscheinungen, so daß ich auch hier von einem weiteren Eingehen auf die Einzelzahlen werde absehen dürfen.

Ich halte es ferner nicht für unwichtig, den Vergleich der Variationswerte der Kreuzungszuchten B_{1-3} und C_1 durch Berechnung des sogen.

Variationsindex zu erleichtern. Während die Variationsstärke im vorigen aus der Amplitude der Abscisse und dem Verlauf der Galton'schen Kurve unschwer so weit gefolgert werden konnte, als die Beobachtungspunkte erforderten, wird sich hier die Indexberechnung kaum umgehen lassen.

Sie geschieht in treffender Weise nach der Airy'schen Formel $\sqrt{\frac{\sum (x^2 f)}{\sum f}}$ in der x die Abscissen der Ordinatenreihen von der Schwerpunktsabscisse (vom Variationsmittel) ausdrückt. Die Rechnung ergibt für die Mittelwerte der Zuchten B_{1-3} , deren Schwerpunktsabscisse $\left(-\frac{\sum (\gamma f)}{\sum f}\right) = 0,69$ ist:

$\sqrt{\frac{355,75}{187}} = 1,3893$, für die Zucht C_1 , deren Mittel gleich $+0,21$ ist:

$\sqrt{\frac{11,673}{61}} = 0,1914$ als Variationsindex. Entsprechend der viel geringeren

Divergenz der aberrativen Form bei der C_1 -Zucht im Vergleich zu denen von B_{1-3} erscheint demnach auch die Amplitude der Variabilität bei ersterer sehr viel geringer. Der Prozentsatz im Auftreten der elterlichen Aberration unter den Nachkommen (erster Generation) hat aber bei C_1 mit $18,03\%$ einen



Fig. 91.



Fig. 92.



Fig. 93.



Fig. 94.

Nachkommen des ♂ ♀ Fig. 85/86 (Zucht C_2).

höheren Wert als im Durchschnitt mit $12,44\%$ (Maximum $14,75\%$) bei B_{1-3} . Vor allem liegt mir hier daran, festzustellen, daß die Variation nach der zeichnungsreicheren Seite hin eine ungleich größere Ausdehnung besitzt.

Endlich habe ich noch die Ergebnisse der E-Gruppe (mit A_{Temp} und C_{Temp}) bekannt zu geben, auf deren Falter ich bei den D- und B-Zuchten schon wiederholt verweisen mußte. '00 habe ich in vier Teilen Puppen getrennter Zucht (von A_1 und C_1) und verschiedenen Fundorts (E_1 und E_2) für Temperaturversuche verwendet. Die Puppen sind wohl fast ausnahmslos vom nächsten Tage nach ihrer Bildung an für die weiteren drei Tage je dreimal während einer Stunde einer Temperatur von 38° C. (in wasserdampfreicher Luft) ausgesetzt worden (vgl.⁷, p. 356 [2 des Separatum]). Gruppe A_{Temp} : 47 Puppen der Zucht A_1 haben 39 Falter (unter ihnen, wie bei den Temperaturexperimenten in der Regel, einige sich nicht oder nur mangelhaft entfaltende Imagines, die aber stets in den Zahlen eingeschlossen sind) ergeben, die sich auf die Reihen 0 bis 9 wie folgt verteilen: Reihe 0: 18 Stück; R. 1: 6 St.; R. 2: 2 St.; R. 3: 2 St.; R. 4: 3 St.; R. 5: 4 St.; R. 6: 1 St.; R. 7: 0 St.; R. 8: 2 St.; R. 9: 1 St., oder in Prozenten: $46,15\%$, $15,38\%$, $5,13\%$, $5,13\%$, $7,69\%$, $10,26\%$, $2,56\%$, 0% , $5,13\%$, $2,56\%$.

Gruppe $C_{Temp.}$: 25 der 90 Puppen von C_1 haben, in gleicher Weise behandelt, 21 Falter ergeben, die sich folgendermaßen einordnen: Reihe 0: 12 Stück; R. 1: 5 St.; R. 2: 0 St.; R. 3: 1 St.; R. 4: 1 St. (nahe R. 5); R. 5: 1 St.; R. 6: 0 St.; R. 7: 1 St., demnach prozentuell beziehungsweise: 57,14%, 23,81%, 0%, 4,76%, 4,76%, 4,76%, 0%, 4,76%. Ohne bei dem dürftigen Untersuchungsmaterial weitere Schlüsse ziehen zu wollen, möchte ich doch anfügen, daß das Variationsmittel für die von einem in beiden Eltern zeichnungsreichen ♂ ♀ abstammenden $A_{Temp.}$ -Falter mit 2,03 hiernach um fast einen Reihenwert höher ist als das der von einem normalen ♂ und zeichnungsärmeren ♀ herrührenden $C_{Temp.}$ -Falter (1,14), so daß es den Anschein hat, als ob die experimentell erzielbare Divergenz der Zeichnung

nicht nur von den Außenfaktoren, sondern auch von den konstitutionellen Eigentümlichkeiten des Organismus bedingt wird. Von den bei den D-Zuchten erwähnten E_1 und E_2 -Gruppen habe ich leider keinerlei nähere Angaben vermerkt, dagegen von einer '02 als fast erwachsene Raupen an derselben Schlehhecke wie E_1 eingesammelten Puppenzahl. Diese Gruppe E_3 lieferte mir, wie vorher behandelt, 87 Imagines, die sich auf die Reihen 0 bis 8 in folgender Weise einordnen lassen: Reihe 0: 49 Stück; R. 1: 14 St.; R. 2: 7 St.; R. 3: 1 St.; R. 4: 8 St.; R. 5: 5 St.; R. 6: 1 St.; R. 7: 0 St.; R. 8: 2 St., also beziehentlich in Prozenten: 56,32%, 16,09%, 8,05%, 1,15%, 9,19%, 5,75%, 1,15%, 0%, 2,3%. Das Variationsmittel von E_3 steht mit 1,365 etwas höher als E_2 , aber ebenfalls unter E_1 . Vielleicht darf ich noch darauf aufmerksam machen, daß bei $A_{Temp.}$ und bei $C_{Temp.}$ wie bei E_3 namentlich über R. 4/5 wiederholte Maxima liegen (vgl. auch in der Fig. 36

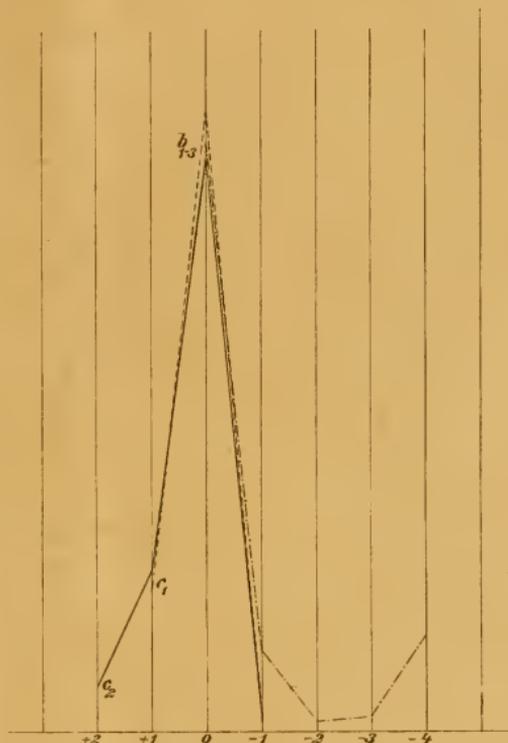


Fig. 95.

Graphische Darstellung der Zuchten C_1 (c_1), C_2 (c_2) und vergleichsweise E_{1-3} (b_{1-3}).

die $A_{Temp.}$ und $A_{2Temp.}$ betreffenden Kurven); es wäre meines Erachtens nicht unmöglich, daß die Formen dieser Reihen von stabilerem Charakter, vielleicht infolge besonderer phylogenetischer Beziehungen dieser Zeichnungsstufe, wären. Indem ich einer Schlußzusammenfassung das endgültige Hervorheben der Gesamtergebnisse dieser mühsamen Untersuchungen vorbehalte, gelange ich nunmehr von den Temperaturexperimenten aus zu einer kritischen Bezugnahme auf E. Fischers „Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften“²⁰), die mit Recht weitgehende Aufmerksamkeit gefunden

²⁰) Fischer, E.: Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. „A. Z. f. E.“, Bd. VI/VII. Neudamm, '01/'02.

haben; denn sie enthalten eine Fülle beachtenswerten Materials und zutreffender Gedanken. Bei dem hypothetischen Charakter eines großen Teiles des Inhalts ist es aber nicht zu vermeiden gewesen, den Erscheinungen mehrfach in ungewolltem Hinblick auf das Ziel der Arbeit eine abseits liegende Erklärung zu geben. Meines Erachtens sind ferner für die Folgerungen grundlegende Voraussetzungen äußerst unsicher oder selbst unzutreffend.

E. Fischer geht von einer im Sommer '99 begonnenen experimentellen Untersuchung aus [²⁰ Bd. VI, p. 49], welche die Vererbung einer bei Einwirkung von -8° C. auf die Puppe erzeugten ♂-Aberration von *Arctia caja* L. auf die Nachkommen (unter 173 Individuen 17 aberrative, davon zwei dem ♂ sehr nahe) dartut. Meine jedenfalls gleichzeitig beginnenden Untersuchungen, welche ich erst heute publiziere, um sogleich ein möglichst reichhaltiges Material vorlegen zu können, und weil ich andererseits auf Prioritäten keinen sonderlichen Wert lege, bestätigen diese vereinzelt Beobachtung in vollem Maße. Während nun E. Fischer für diesen Fall die Möglichkeit des Vererbungsvorganges im Weismann'schen Sinne (durch gleichzeitige direkte Beeinflussung des Somas infolge der extremen Temperatur) einräumt, behauptet er die ausschließliche Zulässigkeit der Lamarck'schen Anschauung (direkte Beeinflussung nur der betreffenden Organe [Flügel- und Flügel-schuppen] und von ihnen aus der Keimzellen) für eine Reihe anderer Erscheinungen, die er als die Äußerung des Einflusses allein des Lichtes anspricht.

Er stellt hier Temperatur (*caja*-Versuch) und Licht (4 noch zu nennende Beobachtungsgruppen) in einen scharfen Gegensatz, auf den er die Entscheidung für das eine oder andere jener beiden Vererbungsprinzipien gründet. Das ist aber in dieser Weise ganz unzulässig. Denn die Wärmestrahlen sind ihrer Natur nach den Lichtstrahlen gleich; diese bilden eine besondere Klasse jener. Die nicht sichtbaren Wärmestrahlen unterscheiden sich von den Lichtstrahlen nur durch den Wert der Schwingungsdauer oder Wellenlänge. Lichtstrahlen und Wärmestrahlen gehorchen genau denselben physikalischen Gesetzen; absorbierte Lichtstrahlen erhöhen die Temperatur, die Aufnahme dunkler Wärmestrahlen kann zu hellem Glühen führen (Kaloreszenz). Sowohl für die Basis der Ausführungen wie gelegentlich einzelner Betrachtungen scheinen diese Gesetze ungenügend beachtet zu sein. Ich selbst habe daher auch bislang nicht gewagt, meine experimentellen Untersuchungen an Eupitheciiden-Raupen, welche den Nachweis (!) der latenten Vererbungsfähigkeit von durch Belichtung erzielten Charakteren erbringen (vgl. „A. Z. f. E.“, Bd. VI, p. 255), als eine einwandfreie Begründung des Lamarck'schen Prinzipes zu betrachten.

Um das Lamarck'sche Prinzip aus den weiteren Beobachtungen zu begründen, sucht E. Fischer ferner den Nützlichkeitsgedanken von den behandelten Erscheinungen auszuschließen. Auch dieser Versuch ist meines Erachtens nicht haltbar. Seit mehreren Jahren beschäftigen mich experimentelle Untersuchungen über die biologische Bedeutung der Grundfarbe und Zeichnung bei den Raupen und Insekten-Imagines. Bezüglich der ersteren liegt bereits der sichere, eine Reihe von Arten betreffende Nachweis vor, daß diese Charaktere bei sogenannter sympathischer Färbung der Absorption der Lichtstrahlen, also gerade der Wärmebindung, dienen. 1859 stellte G. Kirchhoff das Gesetz auf, daß das Verhältnis zwischen dem Emissionsvermögen und dem Absorptionsvermögen für alle Körper bei derselben Temperatur dasselbe ist. Eine sympathisch gefärbte Raupe nimmt

demnach im besonderen die von der gleichfarbenen Unterlage reflektierten Strahlen auf, die eben die Färbung der Unterlage bedingen. Wer weiß, wie schnell beispielsweise Rhopaloceren an Ruheorte flüchten, sobald eine Wolke die Sonne verhüllt, wird die sympathische Färbung der Imagines gleichermaßen erklären müssen. An die atmosphärische Luft geben die Sonnenstrahlen nur wenig Wärme ab, sie erwärmen vielmehr den Erdboden, der seinerseits wieder Wärme ausstrahlt. Diese Wärmestrahlen absorbieren die sympathischen Färbungen, während der Träger ruht. Die durch Bestrahlung und die mechanische Arbeit des Fluges erzeugte höhere Erwärmung bedingt eine lebhaftere Reflektion durch dem Anfang des Spektrums angehörende „bunte“ Farben. Diese Momente fehlen bei der Ruhe, während welcher deshalb eine vermehrte Absorption unerlässlich ist. Eine ausführliche Publikation über diesen Gegenstand, welche geeignet sein wird, der bisher auf Täuschung der Feinde bezogenen Schutzfärbung eine annehmbarere Erklärung zu geben, sowohl in ihrer rein experimentellen Begründung wie nach spektralanalytischen Gesichtspunkten hin, werde ich vorlegen, sobald ich die diesjährigen Experimente durchgeführt habe. Einzelnes werde ich in folgendem noch andeuten können.

Auch in der Auffassung der Temperaturformen bin ich nicht E. Fischer's Ansicht. ⁷⁾ p. 357 (p. 4 des Separatum) glaube ich dargetan zu haben, daß die bei *Adalia bipunctata* L. durch extreme Temperaturen erhaltenen Formen Rückschlagsformen sind; sie zeigen (wie auch für andere Coccinelliden von mir festgestellt) eine Verminderung der schwarzen Zeichnung, ganz im Gegensatz zur *Abraxa grossulariata* L. (*Arctia caja* L. u. a.), bei denen dieselbe experimentelle Einwirkung eine Pigmenthäufung zur Folge hat. Dieses völlig gegensätzliche Verhalten findet vielleicht in der zeitlichen Verschiedenheit des Ausfärbungsprozesses eine hinreichende Erklärung; die Entscheidung hierüber ist für diese Erwägungen von keiner Tragweite. Ich halte trotzdem die aberrativen, experimentell erzielten Lepidopteren für im wesentlichen durch rückschlägige Zeichnungselemente charakterisierte Formen. Im nächsten Teile dieser Arbeit werde ich darzulegen versuchen, daß die ursprüngliche Zeichnung auch bei den Lepidopteren entsprechend der Richtung der Längsadern (im Sinne dieser Arbeit) angelegt gewesen ist. Diese Zeichnungselemente aber sind es auch, welche die Temperaturformen bei *Abr. grossulariata* L. und *A. caja* L. kennzeichnen. Die Mehrbildung an Pigment tritt auf den Längsadern über den querbindenartigen, weissen Grundfarbenresten als Flecken, öfter als (unregelmäßige) Längslinien auf, zwischen denen durch weitere Ausdehnung der Zeichnung die Grundfarbe mehr oder minder verschwinden kann. Wie ich schon bei den Erscheinungen der fluktuierenden Variabilität von *Adalia bipunctata* L. auf einer Wiederholung von Zeichnungseigentümlichkeiten phylogenetisch älterer Zeit geschlossen habe, muß ich es auch hier aus den regressiven Formen folgern. Es ist mir ein sehr annehmbarer Gedanke, daß jene Teile der Flügelfläche, welche phylogenetisch ältere Zeichnungen getragen haben, bei einer Zunahme der Pigmentbildung in erster Linie betroffen werden. Wie im besonderen die B₄ und B₅-Zuchten von *Abraxa grossulariata* L. erkennen lassen, können so durch individuelle Eigenarten, vielleicht auch mehr infolge nicht völlig dem Puppenalter, der Temperatur, Luftfeuchtigkeit und anderer Außenfaktoren nach übereinstimmender experimenteller Einwirkung, sehr verschiedene Zeichnungsbilder entstehen, die wohl innerhalb gewisser Grenzen Neubildungen vorstellen, ohne deshalb den allgemeinen Charakter der Rückschlagsform zu

verlieren. So gut bei *Ad. bipunctata* L. zwei völlig getrennte progressive Reihen von dem auch eine rückschlägige Zeichnungsform besitzenden Arttypus ausgehen können (von denen nur eine zur endgiltigen Weiterführung der Zeichnung verwandt wird), scheint es mir nicht unmöglich zu sein, daß sich von gelegentlichen Rückschlagsformen, denen bei *Abr. grossulariata* L. ähnlich, eine neue progressive Reihe und von verschiedenen Rückschlagstypen selbst mehrere progressive Reihen bilden. Das Auftreten verschiedener Zeichnungsanlagen bei Temperaturexperimenten, z. B. ²¹⁾, bedingt also keineswegs, daß nun die eine als progressiv anzusehen ist. Dafür sind die bis jetzt erzeugten Aberrationen als Beweis nicht zu verwerten, so wenig wie die Verbreitung jener regressiven Zeichnungselemente auf bisher unberührte Grundflächenteile oder selbst das spontane Auftreten von Pigment auf ihnen progressive Formen *s. str.* bestimmt. Erst wenn man beispielsweise die *Gonepteryx rhamni* L. ab. *progressiva* Geest²²⁾, eine unbedingt progressive Aberration, auf dem Wege dieser Experimente erzielt hat, wozu bisher allerdings keinerlei Aussicht ist, gebe ich gerne zu, daß so auch progressive Formen gewonnen werden können. Eine ganz andere Frage ist die nach dem konstitutionellen Werte der erhöhten Pigmentbildung. Auf diese will ich hier nur andeuten, daß wenigstens gewisse Aberrationen, welche meist zwischen einzelnen Querbinden des Typus eine Ausfüllung schwarzen Pigments besitzen, auf Grund experimenteller Zuchten an Raupen, sehr wahrscheinlich als Folge naßkalter Witterung zu betrachten sind (auch eigene Vererbungs-Untersuchungen liegen über diese Formen vor). Jeder Organismus hat ein Temperatur-Optimum, wie mir auch eingehende Beobachtungen an Aphiden und den Larven der *Ad. bipunctata* L. gezeigt haben; eine Verminderung oder Erhöhung der Temperatur hat eine Herabsetzung der Energie zur Folge. Für Temperaturunterschiede aber sind auch die Insekten und ihre Entwicklungsstadien sehr empfindlich, und jene, denen die konstitutionelle Fähigkeit hierfür zukommt, begegnen der durch Temperaturerniedrigung hervorgerufenen Verlangsamung (bzw. Hemmung) ihres Entwicklungsganges durch Mehrbildung des die Licht- und Wärmestralen am stärksten absorbierenden schwarzen Pigmentes, zumal ihnen die Möglichkeit der Bildung von Körperwärme durch erhöhte Nahrungsaufnahme fehlt. In der Bezeichnung der extremen positiven und negativen Temperaturen auf das Optimum liegt auch jedenfalls eine Möglichkeit des Verständnisses dafür, daß beide dieselben aberrativen Formen zu erzeugen vermögen.

Im Anschlusse an diese Bemerkungen möchte ich noch in möglichster Kürze, die allerdings gegenüber den ausgedehnten Betrachtungen E. Fischer's schwer fällt, die von ihm als „Beweise“ für den Lamarckismus vorgebrachten vier Beobachtungsgruppen streifen.

²⁰⁾, p. 129 und folgende führt er aus, daß namentlich die Arten der Genera *Papilio* (L.) Latr., *Parnassius* Latr., *Aporia* Hb., ferner *Lasiocampa* Schrk., *Endromis* O., *Saturnia* Schrk. ober- und unterseits dieselbe, auf der Unterseite nur mattere Färbung (Grundfarbe und Zeichnung) besitzen. Diese Erscheinung ist nun allerdings sehr viel verbreiteter, besonders unter den

²¹⁾ Frings, Carl. Bericht über Temperaturexperimente im Jahre 1901. 15 p. „Societas entomologica“, Jahrg. XVI.

²²⁾ Geest, W. Eine Aberration von *Rhodocera rhamni* und Entwicklung der Pieriden-Färbung. „A. Z. f. E.“, Bd. VII, p. 529.

Geometriden. E. Fischer erklärt diese lebhaftere Färbung der Oberseite mit ihrer stärkeren Bestrahlung durch die Sonne, die gleiche, nur „flauere“ Ausbildung derselben unterseits aus der geringeren, aber doch gegenüber den anderen Arten mit sympathischer unterseitlicher Färbung ausgesprochenen Belichtung der Unterseite, die sich aus abweichenden, jedenfalls überschätzten und bei den mehr gegen Abend fliegenden Geometriden sicher nicht vorhandenen Gewohnheiten bestimmen soll; der Autor leugnet gleichzeitig die Möglichkeit eines „Durchfärbens der Muster“. Diese Möglichkeit ist aber durchaus und wiederholt erwiesen; sie findet sich auch von M. von Linden dargetan⁴⁾, und noch vor wenigen Tagen hat mir Osk. Schultz eine kleine Mitteilung²³⁾ übersandt, nach welcher die oberseitliche Vorderflügelzeichnung bei einer *Neuronia cespitis* L. auf der Oberseite der Hinterflügel wiederholt ist. Es kommt auch vor, daß umgekehrt die unterseitliche Färbung klarer erscheint (*Eupithecia oblongata* Thnb. u. a.). Ich stehe aber nicht an, nachdrücklich zu behaupten, daß die Ausbildung einer ober- und unterseitlich gleichen Zeichnungsanlage den primären Zustand angibt, der namentlich durch die sekundäre Ausbildung der „Schutzfärbung“ geändert worden ist. Da wir uns das Pigment von dem Blutstrom den Flügeln zugeführt zu denken haben, könnte man zunächst auch gar nichts anderes erwarten, als daß das Pigment von dem die Blutbahnen führenden Geäder gleichermaßen an die obere und untere Flügellamelle abgegeben wird, solange nicht vor allem die Wärmeerhaltung des Organismus, deren Bedarf selbstverständlich artlich sehr verschieden sein wird und offenbar auch ist, eine (sympathische) Färbung an entsprechenden Flächenteilen der Flügel bedingt. Einen bemerkenswerten Beleg für die Richtigkeit dieser Auffassung liefern diese Untersuchungen über die Variabilität der *Abr. grossulariata* L., welche selbst bei den Temperatur- und asymmetrischen Formen ober- und unterseits dieselbe Zeichnungsanlage bietet. Auch die von N. Cholodkovsky²⁴⁾ gezogenen *Vanessa urticae* L. abs., bei denen die unterseitliche Schutzfärbung mehr oder minder ausgeprägt der oberseitlichen Färbung gewichen ist, liefern einen ausgezeichneten Beleg für diese Auffassung; die weiteren Beobachtungen desselben fügen sich ebenfalls vollkommen meiner Theorie ein. Daß sich die Färbungen der Ober- und Unterseite nicht genau decken, läßt sich aus der genannten Auffassung des Grundes ihrer gleichen Ausbildung und überdies als Folge des ontogenetisch erst nachträglichen Aneinanderlegens der beiden Lamellen verstehen [vgl. auch ²⁵⁾]. Die lebhaftere oberseitige Färbung wird im übrigen allerdings mit der ausgiebigeren Bestrahlung, aber, wie ich schon vorher dargetan habe, im Sinne des Wärmebedürfnisses der Träger, zu begreifen sein; die mattere Unterseite würde demnach die ursprünglichere, aber vielleicht auch sekundär für eine erhöhte Wärmeaufnahme modifizierte Färbung angeben.

Wenn E. Fischer im übrigen hervorheben zu müssen glaubt, daß die Färbung nur als Folge der Gewohnheiten aufzufassen sei, so ist das ein

²³⁾ Schultz, Osk.: Beschreibung einer Monstrosität von *Neuronia cespitis* F. „Berl. Entomol. Zeitschr.“, '02, p. 15—16.

²⁴⁾ Cholodkovsky, N.: Sur quelques variations artificielles du Papillon de l'Ortie (*Vanessa urticae* L.). 1 tab. col, „Ann. Soc. Entom. France“, '01, p. 144—177.

²⁵⁾ Schröder, Chr.: *Papilio hectorides* Esp. 4 Abb. „A. Z. f. E.“, Bd. II, p. 485, 497.

Gedanke, der schon öfters, zuletzt noch von L. von Aigner-Abafi²⁶⁾, ausgesprochen ist. Kein ernster Entomo-Zoologe hat bisher das Gegenteil behauptet; namentlich des letzteren Autors ausführlichere Darstellung ist gegen einen nicht vorhandenen Gegner gerichtet.

Es erscheint mir unmöglich, anzunehmen, daß die Pigmentbildung, wie M. von Linden zuläßt, der O-Aufnahme dient, wie sie daraus folgert, daß sich der als Chlorophyllderivat gebildete und aus dem Darmepithel herrührende rote Farbstoff unter die Epidermis, „namentlich um die Stigmen“, in den Blutbahnen bewegt. Denn bei dieser eines Analogon ermangelnden biologischen Bedeutung würde er dauernd und in gleichem Maße auch dem weiteren Tracheenverlaufe angelagert sein müssen, was nicht der Fall ist, sofern seine Funktion nicht an das Vorhandensein von Licht geknüpft werden soll; er könnte, als eine fundamentale Lebensbedingung, nicht, wie z. B. bei diesen Untersuchungen, eine so äußerst variable Ausdehnung (bei derselben Species) ohne tiefgreifende Einwirkung auf den Organismus besitzen. Ganz unmöglich halte ich es auch, in ihr einen Reservestoff zu erblicken, wie M. von Linden offen läßt, da der ihm als völlig gleichwertig betrachtete Urin ausgeschieden und das Pigment der Imago nie verwendet wird. Aber auch die dritte Lösung, in der Pigmentbildung ein Ausscheidungsprodukt zu erblicken, kann mit der Urin-Absonderung der Imago nicht begründet werden; so wird ein Plus an aufgenommenem Wasser, obwohl dem Organismus unentbehrlich, auch abgeschieden, und es wäre unverständlich, warum nicht der Gesamtvorrat des „roten Farbstoffes“ von der der Puppe entschlüpften Imago entleert wird. Bei der Annahme, daß das Pigment der Wärmebindung dient, verlieren sich diese Schwierigkeiten. Hiernach erklärt sich die Zeichnungs-Variabilität der Imagines bei experimenteller Temperatureinwirkung auf die Puppen in recht einfacher Weise, wie ich schon andeutete, als Reaktion des Organismus gegen die ghemmte Entwicklung, normal die Folge eines geringeren Plus oder Minus an Wärme in Bezug auf das Optimum, dem durch ein entsprechendes Minus oder Plus an Pigment, d. h. geringere oder größere Wärmebindung innerhalb gewisser Grenzen, begegnet werden kann.

Der zweite „Beweis“ E. Fischer's bezieht sich auf *Ornithoptera* Boisid. spec., deren nach oben umgeschlagener Hinterflügel-Innenrandsaum das metallische oberseitliche Grün zeigt. Dies ist gewiß eine merkwürdige Tatsache; deren hat aber schon im besonderen Brunner von Wattenwyl²⁷⁾ bezüglich der Insektenfärbungen eine stattliche Reihe aufgezählt, aus denen er schließen zu müssen geglaubt hat, daß die Färbung mit der Zielstrebigkeit in keine Beziehung gebracht werden könne. Seiner Auffassung, die auf unverständene Absonderlichkeiten gegründet erscheint, ist eine weitere Verbreitung mit Recht nicht zu teil geworden. Ich will aber doch den Versuch wagen, jene Beobachtung verständlich zu machen, verständlicher jedenfalls, als es die Fischer'sche Hypothese meines Erachtens je sein kann. Die Vermehrung der blauschillernden Randflecken bei den Temperaturformen von *Vanessa antiopa* L. weist auf die Einfachheit des Vorganges der organischen Überführung von schwärzlich pigmentierten Schuppen in metallschillernde hin, deren Färbung als reine Interferenzerscheinung zu verstehen ist, so daß es nicht unmöglich wäre, daß diese aus jenen im wesentlichen

²⁶⁾ Aigner-Abafi, L. von: Über Mimikry. „A. Z. f. E.“, Bd. VII, p. 368, 405.

²⁷⁾ Wattenwyl, Brunner von: Über die Farbenpracht der Insekten. 9 tab., col., 16 p. Leipzig, '97.

durch Fortfall des Pigmentes (und umgekehrt) hervorgehen können. Auf diese Möglichkeit einer wechselseitigen Überführung beider deutet die auch sonst häufige Verbindung von Schiller- und „sympathischen“ Farben hin, wie sie namentlich das Genus *Morpho* Fab. auf der Ober- bzw. Unterseite besitzt. Auch hier spreche ich die unterseitliche Färbung als die sekundäre, der Licht-(Wärme-)Absorption angepaßte an, während sich die oberseitliche in ihrem ursprünglichen Zustande erhalten hat. Die Pigmentbildung halte ich in jeder Farbenstufe für gleichen Wesens; ihre Erscheinungen können kaum den Wert chemisch verschiedener Verbindungen beanspruchen, wie ich aus experimentellen Untersuchungen an den in der Färbung sehr variablen Eupitheciiden-Raupen schließen muß, die ich später publizieren werde. Nach allem scheint es mir sehr wohl zulässig, die Oberflächenfärbung jenes unterseitlichen, nach oben umgeschlagenen Hinterflügelstückes von den entwickelten Gesichtspunkten aus zu verstehen, d. h. daraus zu erklären, daß jener Teil durch Entziehung des mindestens überflüssig, vielleicht durch zu große Wärmebindung von störendem Einflusse gewordenen Pigmentes in die ursprünglichere Prägung zurückgefallen ist.

Noch eine zweite Erscheinung stellt E. Fischer in die Beweisgruppe 2, die nämlich, daß manche Rhopaloceren (*Papilio* L. spec.) auf dem vom Vorderflügel bedeckten oberseitlichen Hinterflügel-Vorderrand eine ähnlich flauere Färbung besitzen wie die Unterseite anderer Rhopaloceren im Vergleich zu ihrer Oberseite; sie wird auch hier aus entsprechenden Gründen herzuleiten sein und gibt wahrscheinlich eine phylogenetisch ältere Färbung wieder (die lebhaften Farben [mit Ausnahme der Schillerfarben] stellen nach meinen ausgedehnten Untersuchungen über die Grundfarbe der Raupen eine phylogenetisch jüngere Stufe dar), die vielleicht in ihrer Anlage noch aus jener Zeit herrührt, in welcher Oberseite und Unterseite dieselbe Zeichnung besaßen.

Die Beweisgruppen 3 und 4 stützen sich im wesentlichen auf Färbungsverhältnisse bei *Arctia purpurata* L. (und *Deilephila* O. sp.), *Agrotis* O., *Catocala* Schrk.-Arten und *Phyllodes* (*fasciata* Moore und *verhuelli* Voll.), die den gemeinsamen Charakter besitzen, daß die während der Ruhe sichtbaren Stellen mehr oder weniger ausgesprochene sympathische Färbung, die dann bedeckten ober- und unterseitlichen wie die in Falten gelegten unterseitlichen (Hinter-) Flügelteile lebhaft („Kontrast-“) Farben zeigen. Ich muß davon absehen, dem Autor in seinen gewagten Hypothesen über die Entstehung dieser Farben als „Schreckfarben“ zu folgen; meines Erachtens ist keine Erklärung besser als die, sie „durch plötzliche Belichtungen“ entstanden zu denken, so daß die Erwägungen zu vagen Vermutungen wie bei *Apatura* F. und *Limenitis* F. werden. Gerade die *Phyllodes verhuelli* Voll., bei welcher unterseits auf dem Hinterflügel das äußere frei liegende Drittel des bei anderen Arten noch ganz ausgebildeten karminroten Fleckens fehlt und einer sympathischen Färbung gewichen ist, während sich der übrige Teil, in der Hinterflügelfaltung geborgen, erhalten hat, dient als unerwartete Bestätigung meiner rein experimentell gewonnenen Auffassung, daß die „Schutzfärbung“ einen phylogenetisch jüngeren Zustand auch bei diesem Falter darbietet, die eben, um eine dem Organismus vorteilhafte Vergrößerung an kräftiger Wärme-Absorptionsfläche zu schaffen, die ursprünglichere „Kontrastfärbung“ oft in haarscharfer Abgrenzung so weit von Wert, d. h. so weit der Bestrahlung direkt zugänglich, verdrängt hat. Wenn ich wiederholt von der phylogenetisch älteren oder ursprünglichen Lebhaftfärbung

gesprochen habe, so will ich nicht unterlassen hinzuzufügen, daß diese durchaus nicht immer die Ausbildung mehr zeigen wird, welche sie bei dem ersten Auftreten der „Schutzfärbung“ hatte; sie hat sich sehr wohl, sei es um eine lebhaftere Reflektion der Lichtstrahlen bei dem fliegenden Falter (namentlich Rhopaloceren) zu erzielen, weiter nach dem Anfangsteil des Spektrums hin (Phylogenie der Pieriden-Färbung) bewegen oder infolge anderer biologischer Faktoren unabhängig von der sympathischen Färbung verändern können. Denn ich will die Möglichkeit der Mitwirkung einer Zuchtwahl zu Gunsten des Schutzes gegen äußere Feinde, der bisher diesen Erscheinungen untergelegt ist, keineswegs völlig ausschließen. Die Einwirkungsfähigkeit der Temperatur auf die Pigmentbildung darf als in jeder Beziehung gesichert gelten. und ich hoffe, daß sich die von mir begründete, im vorigen kurz entwickelte Überzeugung einer weiteren Annahme erfreuen werde, da sie ein denkbar einfaches, experimentell in gewissem Umfange schon heute bestätigtes Prinzip liefert für die völlig unerwiesene und vielumstrittene, auch von mir früher trotz des reichen phantastischen Beiwerkes vertretene²⁸⁾ Hypothese der „Schutzfärbung“ (und „Schreckfarben“), die sich also (*Phyllodes verhuelli* Voll.) selbst da (Flügelunterseite) finden sollen, wo sie niemals zur Geltung gelangt sein können und von denen E. Fischer, in unklarer Benutzung der Begriffe von Grundfarbe und Zeichnung, bald die lebhaftige Grundfarbe [20), p. 167], bald die Ausbildung und Zunahme der schwarzen Zeichnungselemente [20), p. 241/2] als Folge der Belichtung anspricht. Übrigens liegt dasselbe auch innerhalb der Grenzen der Selektionstheorie, sofern nicht, im Anschlusse an die Temperaturexperimente, eine unbedingte und bei allen Individuen notwendig gleichmäßige Reaktion der Pigmentbildung auf fluktuierende oder mutierende Temperaturänderungen angenommen werden soll, wie ich für sehr wohl zulässig erachte. Einer späteren Arbeit behalte ich die eingehende Darlegung dieser neuen Theorie für jene verbreiteten Erscheinungen vor.

Diese möglichst kurz gehaltenen Ausführungen werden keinen Zweifel darüber lassen, daß die von E. Fischer vorgebrachten „Beweise“ leider nicht imstande sind, die Entscheidung zu Gunsten des einen oder anderen der beiden Vererbungsprinzipien zu liefern; alle jene Befunde sind einer ganz anderen Erklärung zugänglich, und ich glaube nicht unbescheiden zu sein, wenn ich die meinige für annehmbarer halte. Es erübrigt mir daher, auf den weiteren Teil der Abhandlung, die auch in ihm noch manche interessante Beobachtungen und Vergleichspunkte enthält, einzugehen; sie gewähren ebensowenig die behauptete sichere Bestätigung für das Lamarck'sche Prinzip. Die Unentschiedenheit bleibt nach wie vor bestehen; beide Prinzipien müssen theoretisch als möglich zugegeben werden, beide werden meines Erachtens nebeneinander für die Vererbungsvorgänge in Frage kommen. Es erscheint ebenso schwer, in den Einzelheiten zu begreifen, wie sich beispielsweise die sympathische und lebhaftige Färbung in haarscharfer Trennung durch physiologische Fernwirkung [auf dynamischen Leitungsbahnen 20), p. 302] von den allein direkt betroffenen Schuppen der Flügel zum Soma hin oder im Weismann'schen Sinne durch gleichzeitige entsprechende Beeinflussung von Schuppen und Soma vererben sollen. Im ersteren Falle liegt die Schwierigkeit in der Annahme jener Leitungsbahnen, im letzteren in der

²⁸⁾ Schröder, Chr.: Zur Tatsache der Schutzfärbung. 1 Taf. „A. Z. f. E.“, Bd I. p. 567.

Möglichkeit der gleichsinnigen und zweckmäßigen Reaktion des Somas in Bezug auf das betreffende Organ; doch läßt sich kaum verkennen, daß die Lamarck'sche Erklärung für diese Erscheinungen die natürlichere ist. Meine Untersuchungen über diese Fragen im besonderen sind, wie erwähnt, noch nicht abgeschlossen.

Wie ich schon eingangs hervorgehoben habe, bitte ich meine wiederholte Stellungnahme gegen die Auffassung anderer Autoren einzig von dem Gesichtspunkte aus zu verstehen, daß ich es für dem wissenschaftlichen Fortschritte gefahrdrohend erachte, auf nicht sicherem Grunde ausruhen oder aufbauen zu wollen. Auch in den weiteren Darlegungen scheint mir E. Fischer recht unglücklich abzuschneiden, aus denen er eine Überbrückung zwischen der organischen und anorganischen Welt herleiten zu können glaubt. Wie schon meine descendenztheoretischen Ausführungen im Anschlusse an die Untersuchungen über die Variabilität der *Ad. bipunctata* L. dargetan haben und die vorgenannten Darlegungen bestätigen werden, bin ich von einer weitestgehenden Beeinflussung des Organismus durch die Außenfaktoren, gerade auf Grund meiner experimentellen Variabilitätsstudien, völlig überzeugt. Doch kann der Vorgang des Entstehens der sympathischen Färbung unmöglich einfach nach Art der Lichtstrahlenwirkung auf die lichtempfindliche Platte verstanden werden; nur die spezifische selbsttätige Beteiligung der konstitutionellen Charaktere des Organismus vermag die Mannigfaltigkeit der Erscheinungswelt zu erklären.

Für noch verfehlter halte ich die Beziehung E. Fischer's auf die Untersuchungen P. Bachmetjew's über die Unterschmelzungsfähigkeit von p-Nitro-Toluol²⁹⁾, welche der Autor auf die Unterkühlungsfähigkeit von Lepidopteren-Puppen bezieht. Ebenso wenig aber wie aus der Tatsache, daß die Organismen der Wirkung der Schwere gleich der leblosen Materie gehorchen, eine „Brücke“ zwischen ihnen gewonnen ist, kann sie diese Erscheinung liefern. Wenn aber E. Fischer der Ansicht ist, daß die Erhaltung der Eigenschaft besonderer Unterkühlungsfähigkeit bei dem Zusammenschmelzen zweier entsprechender p-Nitro-Toluol-Teilchen „ein verblüffendes Analogon“ zu der Vererbung erworbener Eigenschaften sei, so vermag ich auch dieser Auffassung nicht beizutreten; denn die Bewahrung einer anorganischen Eigentümlichkeit bei der Vereinigung zweier gleichcharakterisierter Teile hat mit den Erscheinungen der Vererbung nichts zu tun.

Auch der Gedanke E. Fischers, in den Erscheinungen der Rinden- und Borkenbildung der Pflanzen (u. a.) ein Analogon zu Oxyd- (o. a.) Überzügen der anorganischen Körper zu erblicken, leidet an Unrichtigkeiten oder unzutreffenden Verallgemeinerungen. Erstere dürfen unmöglich als „auf einem Vertrocknungs- oder Verwitterungsprozeß beruhend“ gedacht werden. Die Rindenschichten bestehen in ihrem Bastteile aus einem vom Holzteile wesentlich abweichenden Gewebe, und die im Rindenparenchym auftretenden Korkschichten bedeuten wie die Cuticula eine Metamorphose der Zellwand. Erst die von ihnen von der Säftezufuhr abgeschnittenen Gewebsteile verdorren aus eben diesem Grunde, ohne jede Mitwirkung äußerer Faktoren, denen höchstens ihre vorzeitige Entfernung zugeschrieben werden darf. Im

²⁹⁾ Bachmetjew, P.: Unterkältungserscheinungen bei schwimmenden Nitro-Toluol-Kügelchen. 63 p. „Mém. Acad. Imp. Scienc.“ St. Petersburg, VIII. Sér., T. X, No. 7.

übrigen können natürlich die Pflanzen nicht mit einer mächtigen Rindenentwicklung geboren werden; alle aber besitzen in der Cuticula und den randständig gedrückten Gefäßbündeln etwas Ähnliches und schon vom zweiten Lebensjahre an mit der beginnenden Holzbildung die Anfänge der Rindenbildung. Andererseits erachte ich die Behauptung, daß z. B. die Oxyd- oder Carbonat-Überzüge einen Schutz gegen die weitere Einwirkung von O oder CO_2 liefern, für nicht den Tatsachen entsprechend (Na oxydiert an der Luft in sehr kurzer Zeit durch und durch); sie ist vielleicht eine Verwechslung mit der Bildung unlöslicher Oberflächenschichten, beispielsweise bei den chemischen Vorgängen in den Elementen, oder mit der bemerkenswerten, höchst geringen Reaktionsfähigkeit von Schwefelsäure und Salzsäure auf Blei (Pb SO_4 und Pb Cl_2 in ihnen unlöslich); auch zeigt schon dieses Beispiel, daß die unedlen den edlen Metallen nicht immer in diesen Beziehungen nachgeordnet sind. Jedenfalls entbehren derartige „Brücken“ zwischen der organischen und anorganischen Welt der Tragfähigkeit, ohne daß ich hiermit einen prinzipiellen Gegensatz zwischen ihnen behaupten möchte. Wie die physiko-chemischen Erscheinungen nur unter bestimmten Voraussetzungen als Charaktere der Materie zur Äußerung gelangen, wäre es nicht undenkbar, daß auch spezifisch vitale Vorgänge auf immanente Charaktere (und so wenig wie jene auf außerhalb stehende Ursachen) zurückzuführen sind, die sie z. B. im Entstehen der ersten Organismen zum Ausdruck brachten, sobald die äußeren Bedingungen hierfür gegeben waren. Hieraus könnte aber nicht gefolgert werden, daß die vitalen Erscheinungen ihrer Natur nach physiko-chemische seien. Es wird niemand auf den Gedanken kommen, die Gravitations-Theorie aus den Gesetzen der Optik zu entwickeln oder die Wärmelehre auf die Theorie der chemischen Affinitäten zu stützen; diese und andere Charaktere sind in ihren Äußerungen grundverschieden. Warum soll es neben ihnen nicht noch ein anderes geben, das nur in dem Kausalnexus seiner Äußerungen für uns nicht ähnlich offenkundig liegt; es mag mit allen den weiteren Eigenschaften in einer höheren Einheit verbunden sein. Doch liegt mir hier nichts ferner, als eine Entscheidung über diese Fragen treffen zu wollen. Jedenfalls bin ich der vollen Überzeugung, daß nicht der vitalistische oder mechanistische Standpunkt, sondern die Sorgfalt und Methode der Untersuchung für die weiteren Fortschritte der Wissenschaft entscheidend sein werden.

Ich gehe nunmehr zur kritischen Beziehung des Ergebnisses dieser Studien über die Zeichnungs-Variabilität von *Abraxas grossulariata* L. auf die Darlegungen M. von Lindens über die Zeichnungsentwicklung der Insekten¹⁾ über.

M. von Linden leitet die Zeichnung der Insekten einheitlich von einer aus „feinen Punkten oder Strichelchen bestehenden Längsstreifung“ ab, die „auf den Adern oder deren Begrenzung“ stehen. So sehr ich es wünschen würde, die Zeichnung aus einem solchen einheitlichen Prinzip erklären zu können, halte ich diese Auffassung doch für ungenügend begründet und mit sicheren Beobachtungen nicht in Einklang stehend. Schon eingangs habe ich darauf hingewiesen, daß von K. Escherich²⁾ dargelegt worden ist, daß die vier Zeichnungstypen der Coleopteren-Gattung *Zonabris* Harold auf 3 von der Flügelbasis zum Apex verlaufende und in deutlicher Beziehung zur Lage der Haupttracheenstämme stehende Längsstreifen *s. str.* zurückzuführen sind. Meine eigenen Untersuchungen an einem reichhaltigen Coccinelliden-Material (namentlich der Gattung *Adalia* Muls.), die allerdings während der Druck-

setzung der M. von Linden'schen Arbeit publiziert sind, haben jene Ausführungen bestätigt und erweitert. Es ist ferner für die Zeichnung der Lepidopteren-Raupen von sehr verschiedenen Autoren (Packard, Poulton, Weismann u. a.), von mir⁶⁾ auch für die kompliziertesten Geometriden-Zeichnungen erwiesen, daß sie sich in ähnlicher Weise aus einem dorsalen, ventralen und den lateralen Längsstreifen bilden, die sich weiterhin in mehrere auflösen können. Mit Sicherheit kann hiernach schon gesagt werden, daß die Verallgemeinerung der M. von Linden'schen Untersuchungen auf die Insekten überhaupt unzulässig ist. Nichtsdestoweniger kommen sowohl bei den Coleopteren (z. B. bei den Genera *Laeon* Lap., *Hylesinus* Fabr., *Bruchus* L., *Hylobius* Schönh., *Balaninus* Germ., *Rhagium* Fabr., *Cassida* L. . .) wie bei den Lepidopteren-Raupen (z. B. bei den Genera *Pieris* Schrk., *Acherontia* O., *Deilephila* O., *Lasiocampa* Schrk., *Mamestra* Hb., *Catocala* Schrk., *Biston* Leach., *Boarmia* Tr. .) Zeichnungen vor, die mit der M. v. Linden'schen Urzeichnung: Punkte und Strichelchen (auf den Queradern) übereinstimmen.

M. von Linden gründet ihre Schlußfolgerungen besonders auch auf die Zeichnungserscheinungen der Orthopteren. Aber selbst diese auf den Tafeln sicher in entsprechender Auswahl zusammengestellten Formen liefern meines Erachtens nicht einmal für diese Ordnung eine feste Stütze für die Auffassung jenes Autors. Besonders die *Myrmeleon spec.* [¹⁾ Taf. 16, Fig. 85 u. 86] lassen auf das unzweideutigste die Abhängigkeit der Fleckchen gerade von den Längsadern *s. str.* erkennen, deren Verlauf sie genau wiedergeben. Andere *Myrmeleon spec.* und z. B. *Phenax variegata* [¹⁾ Fig. 81, 87, 96 u. a.] zeigen gleichzeitig offenbar aus der Fusion jener hervorgegangene Querstrichelchen, die sich öfters (besonders ausgeprägt bei den *Myrmeleon spec.*) mit der Längsaderzeichnung zu netzartig erscheinenden Flecken vereinigen, welche durch spätere Ausfüllung einfarbig schwarz werden, auch naturgemäß bindenartig erscheinen können, ohne die Zeichnungshöhe der Lepidopteren auch nur annähernd zu erreichen. Auch die *Topha spec.* [¹⁾ Taf. 17, Fig. 105] mit ihrer gleichmäßigen Bestäubung der Längs- und bei der Imago vorhandenen starken Queradern, wie die *Dindubia spec.* [¹⁾ Taf. 17, Fig. 103] mit kräftiger Fleckenzeichnung mitten auf Quer- und nahe dem Saume auf den Längsadern geben nicht den geringsten Anhalt für eine Prävalenz der Queradern. Diese folgt ebenso wenig aus der Betrachtung ähnlicher Zeichnungsverhältnisse bei den Lepidopteren. Z. B. liegen bei *Argynnis* F. und *Melitaea* F. *spec.* die Flecken der Saumbinde auf, der anliegenden Randzellenbinden zwischen den Längsadern; dagegen besitzen *Mel. dictynna* Esp., *aurelia* Nick., *parthenie* Bkh. u. v. a. noch die ursprünglichere Maschenzeichnung, welche den sicheren Zusammenhang jener Flecken mit einer Zeichnung auf den Längsadern dokumentiert. Bei *Abr. grossulariata* L. dagegen sind beide, S und R, internerval, die Elemente von Q und Z aber supranerval angelegt. Wenn M. von Linden überdies selbst bemerkt, daß die Pigmentbildung auf oder neben den Queradern auftreten könne, liefert sie hiermit ebenfalls keine weitere Begründung für ihre Ansicht, die auch unfähig ist, die verschiedene Ober- und Unterseitenzeichnung bei den Lepidopteren zu erklären. Vorerst aber sei zusammengefaßt, daß die Orthopteren-Zeichnung (auch durch Anlehnung an ähnliche Erscheinungen bei den Lepidopteren) durchaus keine vorwiegende oder gar bedingliche Anlehnung an die Queradern besitzt.

Es fragt sich nun, welche Erscheinungen sonst bei den Lepidopteren (u. a. Insekten) für die M. von Linden'sche Anschauung heranzuziehen wären.

Was zunächst die Onto- und Phylogenie des Lepidopteren-Geäders betrifft, so scheint mir diese durch die bisherigen Untersuchungen noch nicht völlig aufgeklärt. Die offenbar sehr sorgfältigen Studien G. Enderlein's über die Entwicklung des Geäders wissen nichts von einer in der Ontogenese auftretenden primitiven Queraderung auf dem Lepidopteren-Flügel, wie sie M. von Linden in einem Abklatsch auf der chitinösen Puppenhülle darstellt. Übrigens erscheint das Geäder auf ihren Zeichnungen wiederholt in gänzlich anderer Auffassung; so kennzeichnet sie bei *Thais rumina* L. [4] Taf. 1, Fig. 5] 5 Längsadern *s. str.* im Diskus, deren Verlängerung die Randzellenadern (*m*, *cu*) etwa bilden. Auch bin ich sehr im Zweifel, ob die in den Fig. 111 bis 114 (Tafel 18) zur weiteren Begründung der primitiven Queraderung gegebenen Zeichnungen nicht vielmehr etwa sekundäre Gerinnungserscheinungen wiedergeben. Leider liegt mir kein hinreichendes Präparaten-Material vor, um der Entscheidung dieser Fragen näherzutreten. Ich halte es für durchaus fraglich, ob die Lepidopteren-Phylogenie überhaupt das Geäderstadium der rezenten Orthopteren aufzuweisen hat. Daß G. Enderlein die Entstehung der bei der Imago erhaltenen Queradern des Lepidopteren-Flügels aus Längsadern dargelegt hat, möchte ich als eine Art Bestätigung meiner Auffassung zwar nicht unerwähnt lassen, aber doch gleichzeitig anerkennen, daß dieser Nachweis die Annahme einer ursprünglicheren Netzaderung nicht notwendig ausschließt. Schwer aber wäre es zu begreifen, wie die strenge Abhängigkeit der Zeichnung von diesen Queradern, bei der ausgeprägten Homologie des Geäders, jene unvergleichliche Zeichnungsmannigfaltigkeit der Lepidopteren schaffen konnte; unmöglich aber erklärt sich aus ihr die Erscheinung, daß Pigmente verschiedener Farbennuance (d. h. nicht nur die schwarzen), die, wie bemerkt, von mir als ihrer Zusammensetzung nach fraglos gleichwertig bei den Eupitheciiden-Raupen (nach brieflicher Mitteilung vom 13. III. d. Js. auch von dem geschätzten Kenner dieses Lepidopteren-Genus: K. Dietze) befunden sind, von den Queradern sollten nebeneinander gelagert werden.

Der weitere Vergleich der Lepidopteren- und Orthopteren-Zeichnung hat mich aber zu der Ansicht geführt, daß beide keineswegs eine übereinstimmende Phylogenie besitzen dürften. Jene von M. von Linden als phylogenetisch erste Zeichnungsanlage angesprochene „Längsstrichelung“ (auf den angenommenen Queradern) findet sich auch bei einzelnen Lepidopteren, namentlich Geometriden, so bei *Arichanna melanaria* L., *Deilinia exanthemata* Sc., *Angerona prunaria* L. Besonders die *melanaria* zeigt die Strichelchen zu zarten bindenartigen Querstreifen verbunden, so daß es augenscheinlich ist, daß vereinzelt in dieser Weise ein querbindenähnliches Zeichnungsbild entstehen kann; ich war daher auch auf Grund dieses Befundes in der ersten Freude über die Möglichkeit einer einheitlichen Erklärung der Zeichnungserscheinungen zur Annahme der M. von Linden'schen Darlegungen bereit. Allein die weiteren Untersuchungen machen es mir doch sicher, daß diese Strichelchen der eigentlichen Lepidopteren-Zeichnung gegenüber eine phylogenetisch jüngere (sekundäre) Bildung darstellen. Das beweist schon die auswahllose Anlage derselben über der Grundfarbe wie den primären Zeichnungen (z. B. bei *Epione paralellaria* Schiff., *Angerona prunaria* L. *ab. sordidata* Fueßl.); das beweisen vor allem auch gewisse Temperaturformen (so die von *Vanessa urticae* L., welche Nic. Choldkovsky²⁴) gezogen hat), bei denen die primäre Zeichnung erhalten, die sekundäre Strichelung über ihr und der Grundfarbe geschwunden ist. Die Querstrichelung ist hiernach

nicht als Grundlage für die Lepidopteren-Zeichnung zu betrachten, sie ist von ihr völlig unabhängig und nicht im stande, zu einer höheren Entwicklung zu gelangen, so wenig und noch weniger als bei den Orthopteren.

Ich möchte aber nicht nur die Richtigkeit der M. von Linden'schen Auffassung negieren, sondern auch versuchen, positivere Bemerkungen über die Zeichnungs-Entwicklung der Lepidopteren zu machen. Es scheint mir aus der Variabilität der *Abraxas grossulariata* L. hervorzugehen, daß die Längsadern, ganz wie bei den Coleopteren (und ohne wesentliche Einschränkung auch bei den Orthopteren), die Träger der ersten Pigmentbildung waren; es liegt kein Anlaß zu der Annahme vor, daß das Pigment vom Blatte unter Übergang der Längs- an die Queradern abgegeben wurde. In charakteristischer Weise tritt die Neubildung an Pigment bei den Temperaturformen der *Abraxas grossulariata* L. stets in erster Reihe als punkt- und strichförmige Elemente auf den Längsadern wurzelwärts von Q_w (Fig. 96) auf mit späterer Pigment-Ausfüllung des eingeschlossenen Raumes. Diese Stellen erscheinen demnach für die Aufnahme des Farbstoffes entweder aus der früheren Phylogenie her präformiert oder sie besitzen diese Fähigkeit überhaupt in Beziehung auf ihre Lage zu jenen Adern: in keinem Falle ein Beleg für die Ansicht M. von Linden's.



Fig. 96.

♀ mit ausgeprägter Pigmentierung der Längsadern (♀₁).

Daneben zeigt sich aber auch nicht selten eine Ausdehnung des Pigmentes der nicht supra-, sondern internervalen Fleckenreihen von R und S in der Längsrichtung des Flügels (Fig. 52), welche gleichfalls dartut, daß die Queradern für die Ausdehnung der Zeichnung keinen unbedingt bestimmenden Einfluß besitzen. Diese Variabilität der Zeichnung ohne jede erkennbare gleichsinnige Variabilität des Geäders habe ich in der Fig. 2 zum Ausdruck gebracht. Ich glaubte zunächst an die Möglichkeit, das Grundschema der Zeichnung der *Abraxas grossulariata* L. (wie das der *Adalia bipunctata* L. u. a.) durch genau in gleichem Maßstabe gehaltene, etwa siebenfache auf photographischem Wege gewonnene Vergrößerung einer Reihe von stärkst variierenden Individuen und durch folgende Deckung der Pausen zu erhalten; das hat sich aber als unmöglich erwiesen, da sich eben die Binden in der Längsrichtung des Flügels (vgl. die Ansatzstelle von Q_s bei Fig. 2) ganz erheblich, also ohne jede Rücksicht auf onto- oder phylogenetisch vielleicht vorhanden gewesene Queradern, verschieben können, so daß sich von 20 so gewonnenen Pausen kaum drei deckten.

Diese Verschiebungsfähigkeit der Zeichnungselemente läßt schließen, daß die Aufnahme des Pigmentes, welches von dem Blutstrom zugeführt wird, seitens der Flügelschuppen auf diosmotischem Wege erfolgt, so daß das Geäder überhaupt nur innerhalb sehr bestimmter Grenzen einen bedinglichen Einfluß auf die Zeichnung hat. Das hat mir beispielsweise der folgende mehrfach wiederholte Versuch aus dem Sommer '02 ergeben: Schneidet man einen Flügel der *Adalia bipunctata* L. nicht ab [vgl. 7), p. 358, Bd. VI der „A. Z. f. E.“], sondern nur zum Teil quer zur Längsrichtung ein, so färbt sich auch der apikale, des direkten Konnexes mit dem Körper und der direkten Blutzufuhr beraubte Teil typisch, wenn auch durchweg blasser, aus, andererseits ein neuer Beweis für die konstitutionelle Gleichwertigkeit der verschiedenfarbigen Pigmente. So versteht es sich auch, daß dort (Neuropteren, Pseudoneuropteren u. a.), wo die Quer- der Längsaderung an Ausbildung

weniger nachsteht, die Pigmentierung mehr gleichermaßen von beiden abhängig erscheint; bei den Lepidopteren ist dem aber, wie ausgeführt, nicht so.

Ich habe bisher darzulegen gesucht, daß die Längszeichnung s. str. bei den letzteren sehr wohl als die primäre angenommen werden darf, sofern im besonderen die Anlage rückschlägiger (Neu-) Bildungen ins Auge gefaßt wird. Dieser Möglichkeit widersprechen auch die ontogenetischen Befunde M. von Linden's nicht. In einer folgenden Abhandlung glaube ich den experimentellen Nachweis der Richtigkeit des biogenetischen Grundgesetzes Haeckels führen zu können. Gleichzeitig werde ich aber auch mit völliger Sicherheit zu zeigen vermögen, daß (namentlich oder ausschließlich) bei hoher Entwicklung der Zeichnung nicht nur ein starke Reduktion, sondern auch Erscheinungen im Laufe der Ontogenie auftreten können, die mit der Phylogenie nicht im geringsten zu tun haben. So legt sich die Zeichnung der *Adalia bipunctata* L. ab *4 maculata* Scop. meist, der *ab. sublunata* Ws., wie ich gefunden habe, regelmäßig zunächst nur in den Randkonturen des Flügels an; so zeigen auch unter starker Lichtbestrahlung gezogene Eupithecierraupen eine sehr bemerkenswerte Reduktion einzelner Zeichnungselemente ohne jede phylogenetische Beziehung. Diese Untersuchungen berechtigen zu der Behauptung, daß die Lep.-Ontogenien, welche M. von Linden beobachtet hat, keinerlei sicheren Anhalt für phylogenetische Schlüsse ergeben, sicherlich nicht im Sinne dieses Autors; denn keine einzige Art wiederholt in ihrer Ontogenie die „Querstrichelung“ der Orthopteren. Dort, wo sie überhaupt in ähnlicher Form vorkommt, so am Vorderflügel-Vorderrande von *Vanessa io* L., erscheinen sie nach den Darstellungen der Taf. 7 u. 8⁴⁾ erst nach der eigentlichen Zeichnung. Ich weiß auch wirklich nicht, welche phylogenetische Reihenfolge beispielsweise die Zeichnungs-Ontogenie von *Thais polyxena* Schiff. und *Pyrameis atalanta* L. (Taf. 2, bzw. 8/9, ⁴⁾ offenbaren soll, in der sich die verwickelten Zeichnungsbilder von vornherein äußerst schwach oder in ihren Konturen anlegen und weiterhin nur durch Mehraufnahme von Pigment und Ausfüllung der Säume umformen.

Die Lepidopteren-Zeichnung stellt meines Erachtens einen sehr hohen Grad der Entwicklung dar, einen so hohen Grad im Laufe des phylogenetischen Alters, daß sie sich als unfähig erweist, der Anlage nach neue Bahnen der Zeichnungsbildung zu beschreiten, wie es Daniel Rosa³⁰⁾ in allgemeinerer Weise für die Variabilität überhaupt, also auch anderer Charaktere, aus sehr beachtlichen Untersuchungen schließt. Es ist undenkbar, daß sich ein biologischer Charakter von Anfang an so völlig entwicklungsunfähig verhalten sollte wie die Lepidopteren-Zeichnung. Ihre Entwicklungsunfähigkeit wird am besten durch die Tatsache gekennzeichnet, daß das Geäder weitgehende Umgestaltungen erfahren hat, ohne daß die Zeichnung entsprechend beeinflußt wäre. Die Vorderflügel-Längsader *a* (und *m*) erweist sich bei der Imago von *Abraxas grossulariata* L. als verschwunden (Fig. 1); trotzdem aber besitzt die aus supranervalen Flecken gebildete *Q*₂ an der Stelle der rückgebildeten *a* eine fleckenartige Erweiterung, zeigen die aus internervalen Flecken gebildeten Binden *R*, weniger ausgeprägt *S* (Fig. 2), einen biskuitförmigen, aus zwei verschmolzenen gebildeten Flecken, dessen Ein-

³⁰⁾ Rosa, Daniel: Die progressive Reduktion der Variabilität und ihre Beziehungen zum Aussterben und zur Entstehung der Arten. 105 p. Gustav Fischer, Jena, '03.

schnürung die Lage der früheren Längsader *a* angibt. Die Zeichnung hat also dem umgebildeten Geäder gegenüber ihre Anlage bewahrt; sie weist das vormalige Vorhandensein z. B. der Ader *a* nach, ohne daß eine Kenntnis der Geäderphylogenie nötig wäre. In bemerkenswerter Weise pflegen sich, wie beispielsweise bei Fig. 80 (auf *cu*), Fig. 33 (auf *a*), phylogenetisch (?) neue Zeichnungselemente auf den vorhandenen oder doch phylogenetisch angelegt gewesenen Längsadern als den normalen vorgelagerte Flecken auszubilden. Im letzteren Falle aber treten diese zu einer Zeit der Ontogenie auf, von welcher der Ausfärbungsprozeß weit abliegt. Es wird hieraus zu schließen sein, daß die Pigmentaufnahme, wie ich schon aus anderem Grunde darlegte, durch Diffusion aus dem Blute seitens der Schuppen geschieht, deren unterschiedliche charakteristische Struktur, jedenfalls unter der Voraussetzung eines gleichartigen Pigmentes, den Färbungstypus bedingt und sich aus einer früheren Phase der Phylogenie erhalten kann. So ist hier auch die Tatsache anzuführen, daß das zwischen *Q_s* und *R* gebildete orangerote Pigment bei manchen zeichnungsreichen Stücken mehr oder minder dem schwarzen gewichen ist; bei anderen hat es im Gegenteil auf Kosten des Schwarz (oder auf die farbstofflosen Schuppen der weiteren Flügelfläche hinübergreifend wie die Schwarzfärbung) an Ausdehnung gewonnen. Aus alledem zweifle ich nicht daran, daß die *Abraxas grossulariata* L.-Zeichnung und die der Lepidopteren überhaupt ursprünglich in wesentlicher Abhängigkeit von den Längsadern entstanden ist. Das gerade in diesen Jahren bei Lepidopteren (besonders Geometriden) häufige Auftreten von *aberrationes nigrescentes*, die als gemeinsames Merkmal eine weitgehende Ausbildung von schwarzem Pigment, sei es zwischen einzelnen Querbinden, sei es über die ganze Flügelfläche, besitzen, ist ein beachtliches Analogon zu der bereits '94 von mir beobachteten Neubildung von Pigment zwischen der Dorsale und den Suprastigmatalen der *Eupithecia oblongata* Thnb.⁶⁾, die ähnlich in der Phylogenie anderer Eupitheciiden-Raupen auftritt. Auch die Eupitheciiden stellen in den Endstadien der Raupen einer Reihe von Arten die höchste Entwicklungsform der Zeichnung dar, welche sich in der Ontogenie aus der Umbildung einiger Längsstreifen wiederholt: ein auch durch die weiteren Erscheinungen gesicherter Hinweis darauf, daß diese Entwicklung sehr viel jüngeren Datums als die der Lepidopteren-Zeichnung ist. Die Weiterführung der Zeichnung geschieht bei den Raupen wie Imagines durch Pigmentausfüllung der vorhandenen Elemente. Ganz dasselbe läßt auch z. B. *Adalia bipunctata* L.⁷⁾ erkennen, deren höher entwickelte Zeichnungsformen durch einfache Ausfüllung der Elemente eine Ausdehnung an Pigment erfahren. Das phylogenetisch hohe Alter beispielsweise der Vanessen-Zeichnung geht auch aus der völlig verlorenen Verwandtschaft ihrer Ausprägung bei sonst nächststehenden Arten hervor; eine solche Divergenz kann erst in phylogenetisch höherem Alter zum Ausdruck gelangen. Die M. von Linden'sche Behauptung aber einer gleichartigen Umgestaltung derselben Binden bei verwandten Gruppen [4] p. 381] hat nicht einmal für dasselbe Genus Gültigkeit.

Ich möchte diese Erwägungen hiermit vorläufig schließen; sie ließen sich noch sehr viel weiter ausdehnen und in ihren Ergebnissen stützen. Doch glaube ich, es geht schon aus dem Bisherigen hervor, daß die M. von Linden'schen Untersuchungen nicht im stande sind, die erforderliche Unterlage für die gezogenen Schlußfolgerungen zu liefern, daß sich vielmehr auch die Lepidopteren-Zeichnung, wie für ihre Raupen und die Coleopteren-Imagines dargetan, ursprünglich entsprechend den Längsadern *s. str.* angelegt hat und

von dort aus zu der heutigen Entwicklungshöhe gelangt ist. Aus dieser primären Lepidopteren-Zeichnung wird sich durch Unterbrechung (mit dem Übergangsstadium der Fleckenzeichnung) und durch internervale Pigmentierung, wie es für die Raupen nachgewiesen ist, eine Querbindenzeichnung entwickelt haben: in allem eine Bestätigung des Eimer'schen Gesetzes, wenn auch nicht im Sinne M. von Linden's. Doch möchte ich nicht behaupten, daß sich diese internervalen Pigmentbildungen ausschließlich an der Stelle vorhandener Queradern ausgeprägt haben. Es ist aber nicht unwahrscheinlich, daß sich nicht selten eine Art Maschenzeichnung durch einstweiliges Erhalten der Längs- neben der neugebildeten Querzeichnung als vorübergehender oder abschließlicher Übergang zur Querbindenzeichnung gebildet hat, wie sie z. B. die „sympathische“, also verhältnismäßig junge Zeichnung der Hinterflügel-Unterseite von *Pieris napi* L. ab. *brioniae* O. besitzt, eine Anlage, die sich übrigens bei *Pieris callidice* Esp. und *daphidice* L. schon mehr querbindenartig ausgestaltet hat.

(Schluß folgt.)

Weitere Beiträge zur Biologie nordwestdeutscher Hymenopteren.

Von Hans Höppner in Krefeld.

(Mit 4 Abbildungen.)

VII. *Caenocryptus bimaculatus* Grv.

Caenocryptus bimaculatus Grv. ist von J. Giraud*) als Schmarotzer des *Odynerus laevipes* Sh. und der *Osmia leucomelaena* K. (*parvula* Duf. et Perr.), von C. Verhoeff**) als der des *Odynerus (Hoplopus) laevipes* Sh. nachgewiesen. Bei Freißenbüttel (nördlich von Bremen) konnte ich drei Wirte dieser Schlupfwespe nachweisen. Sie findet sich hier außer in den Nestern des *Odynerus laevipes* Sh. und der *Osmia parvula* Duf. et Perr. auch noch in denen der *Osmia leucomelaena* K. (*claviventris* Thoms.). C. Verhoeff gibt in „Beiträge zur Biologie der Hymenopteren“, „Zool. Jahrb.“, Bd. VI, p. 692—696, eine ausgezeichnete Lebensgeschichte des *Caenocryptus bimaculatus* Grv. Ich verweise auf diese Arbeit, die eine Fülle interessanter Aufschlüsse über die ersten Lebensstadien des Schmarotzers und sein Verhältnis zu *Odynerus laevipes* Sh. bietet. Die folgenden Ausführungen haben nur den Zweck, unsere Kenntnis des Lebensbildes des *Caenocryptus bimaculatus* Grv. in etwas zu erweitern.

C. Verhoeff hat in der angeführten Arbeit nachgewiesen, daß *Caenocryptus bimaculatus* Grv. in zwei Generationen, einer Frühjahrs- und einer Herbstgeneration, erscheint. Er vermutet noch eine dritte (Sommer-) Generation. p. 694 schreibt er: „Im Herbst können ♀♀ des *Caen. bimaculatus* und des *H. laevipes*, welche mit Versorgung der Nachkommen beschäftigt sind, nebeneinander angetroffen werden. Im ersten Frühjahr ist dergleichen nicht möglich, wohl aber gegen den Sommer zu, denn es muß entweder die Lebenszeit der Frühjahrs-Generation sich bis Mitte Juli ausdehnen oder aber — und dies scheint mir die Wahrheit zu sein — es schiebt sich noch eine Sommer-Generation ein. In letzterem Falle leben die Tiere dieser zweiten Generation mit den *laevipes* auch gleichzeitig, während die

*) Giraud, J.: „Mémoire sur les Insectes qui habitent les tiges sèches de la Ronce“, 1866, p. 447—448; 463; 480—481.

**) Verhoeff, C.: „Beiträge zur Biologie der Hymenopteren.“ „Zool. Jahrbücher“, Abt. f. Systematik, Geographie u. Biologie der Tiere, VI. Bd. Jena, 1891, p. 692—696.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Allgemeine Zeitschrift für Entomologie](#)

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: [8](#)

Autor(en)/Author(s): Schröder Christoph

Artikel/Article: [Die Zeichnungs-Variabilität von Abraxas grossulariata L. \(Lep.\), gleichzeitig ein Beitrag zur Descendenz -Theorie. 177-194](#)