

Aus der Thatsache, dass das Tier, welches sich mit Blut vollsaugt, dazu nicht all sein fertiges Sekret verbraucht (s. meine zitierte Abhandlung), kann man wohl ebenfalls folgern, dass das Sekret eine außerordentlich grosse Wirksamkeit besitzt und verhältnismäßig sehr geringe Mengen des Extraktes zum Verhindern der Gerinnung des Säugetierblutes genügen müssen, vorausgesetzt, dass es auch möglich sein wird, mit dem Extrakte das Halsdrüsensekret in ungeschwächtem Zustande zu gewinnen und die Halsdrüsen ganz auszubeuten. Nicht einmal das Erstere scheint bis jetzt geschehen zu sein. In Betreff des Letzteren, so glaube ich in meiner wiederholt erwähnten Arbeit bewiesen zu haben, dass das Haycraft'sche Verfahren nicht ganz befriedigend genannt werden kann, auch dann nicht, wenn man dabei das richtige Körperstück des Egels verwendet. Im Falle einer vollkommenen Ausbeutung der Halsdrüsen dürfte der Extrakt von 4—5 Blutegeln meines Erachtens schon so viel leisten, als was man bis jetzt bei einem Verbrache von 80 Stücken erreichen konnte. Vielleicht können die am angegebenen Ort mitgetheilten Resultate meiner mikroskopischen Untersuchungen der Halsdrüsen unter der Einwirkung verschiedener Reagentien als Fingerzeigen dienen für Forscher, die weitere Experimente zum Verbessern des Verfahrens bei der Gewinnung des Blutegelextraktes anstellen wollten.

Beschaffenheit, Entwicklungsgrad und Leistungsfähigkeit der Halsdrüsen sind bei allen von mir untersuchten mitteleuropäischen Rassen von *Hirudo medicinalis* ziemlich gleich, namentlich habe ich in dieser Beziehung zwischen den Varietäten *medicinalis* (deutscher, grauer Blutegel) und *officinalis* (ungarischer, grüner Blutegel) keinen Unterschied gefunden.

Kurz zusammengefasst, so kann der auf den Saugnapf folgende Körperabschnitt bis zum Gürtel von allerlei Formen der Art *Hirudo medicinalis* L. in allen Jahreszeiten, in jedem Alter und in jedem Ernährungszustand zur Gewinnung des Halsdrüsensekretes mit Erfolg verarbeitet werden. Am ausgiebigsten werden mittelgroße Tiere mit nicht abgesetztem (geschwollenem) Gürtel, nicht lange nach dem Einfangen aus den Blutegelteichen sein. [31]

Kolozsvár, im Dezember 1897.

Neue Untersuchungen über die Entwicklung der Schuppen, Farben und Farbenmuster auf den Flügeln der Schmetterlinge und Motten.

In kurzer Folge sind über diesen Gegenstand zwei Arbeiten von Alfred Goldsborough Mayer erschienen (I. The development of the wing scales and their pigment in butterflies and moths. II. On the color and color-patterns of moths and butterflies, Cambridge Mass. U. S. A. June 1896, February 1897), deren Ergebnisse namentlich für die Frage nach der Herkunft der Schuppenpigmente von allgemeinerem Interesse sein dürften. Obwohl sich schon sehr viele Forscher mit den von Mayer erörterten Fragen beschäftigt haben, so ist es bis jetzt in vielen Fällen dennoch unmöglich geblieben mit annähernder Bestimmtheit zu sagen, in

welcher Weise sich der Prozess der Farbenbildung innerhalb des Puppenflügels vollzieht und welches die letzten Ursachen sind, die bedingen, dass sich die auftretenden Farben immer in einer ganz bestimmten Weise anordnen. Sehr häufig bestehen selbst noch Zweifel darüber, welcher Natur die Farben sind, die wir auf den fertig ausgebildeten Flügeln des Schmetterlings wahrnehmen. Mayer sucht diesen ebenso interessanten als schwierigen Fragen dadurch näher zu treten, dass er die Entwicklung der Flügel verschiedener Schmetterlinge (*Danais plexippus* Fabr., *Pieris rapae* L., *Vanessa antiopa* L., *Papilio Turnus* L., *P. asterias* Fabr., *Callosoma promethea* L., *Samia cecropia* L.) von der Raupe bis zur Imago eingehend verfolgte. Um zur histologischen Untersuchung geeignetes Material zu bekommen, wurden die Tiere in Perenni'scher Flüssigkeit bei 55° C getötet und die Serienschritte (6,6 μ dick) mit Hämatoxylin (nach Kleinenberg und Ehrlich), mit Ehrlich-Biondi'scher Mischung und Safranin gefärbt. Auf den so hergestellten Präparaten waren, wie es bereits früher Landois und Pankritius beobachtet hatten, die Flügelanlagen schon bei 4 mm langen Raupen zu erkennen. Sie befanden sich im zweiten und dritten Thorakalsegment und bildeten von Tracheen durchsetzte, vielfach gefaltete Ausstülpungen der Hypodermis. Die Flügelanlagen liegen nicht frei zwischen Hypodermis und Cuticula der Raupe sondern sind stets in eine tiefe Hypodermisfalte eingesenkt, welche den Biegungen des Flügels genau folgt, aber viel dünnere Wände hat als dieser. Zwischen den den Flügel zusammensetzenden Hypodermislagen, von denen die äußere die Oberfläche, die innere die Unterfläche des Flügels bildet, verlaufen Tracheenstämmchen. Die Flügelmembranen selbst werden von langen zylindrischen Hypodermiszellen gebildet, welche auf dem Längsschnitt des Flügels dichter stehen als auf seinem Querschnitt. Bisweilen bilden die nach innen gekehrten Enden dieser spindelförmigen Zellen eine doppelte Membran, in welche dann die Tracheen wie in einen Sack eingeschlossen sind. Sobald sich die Raupe verpuppt, dehnt sich der Flügel um das 6fache aus und die Zylinderepithelien der Flügelmembranen verwandeln sich in ein Plattenepithel, dessen Zellen große eiförmige Kerne enthalten, in welchen das Chromatin peripher angeordnet ist. Die vorher von den inneren Enden der Hypodermiszellen gebildeten Membranen sind verschwunden und an ihre Stelle tritt die von Semper zuerst beobachtete dünne „Grundmembran“. Dieselbe legt sich an die Hypodermis an und besteht aus sternförmigen Mesenchymzellen und deren interzellulären Abscheidungen. Ihre beiden Lagen, von denen eine der Oberseite, die andere der Unterseite des Flügels aufgelagert ist, sind durch hohle zylindrische Verbindungsstücke, welche aus Falten der Membran selbst zu bestehen scheinen und häufig Leukocyten enthalten, mit einander verbunden. Jede Hypodermiszelle sendet einen Fortsatz nach der Grundmembran und verbindet sich mit dieser.

Der Innenraum der Flügel-falte ist mit Blut gefüllt, welches Blutkörperchen von verschiedener Gestalt enthält. Bei jungen Puppen befinden sich in den rundlich gestalteten Leukocyten oft so zahlreiche Vakuolen, dass der Kern durch dieselben zur Seite gedrängt wird. Mayer hält diese Zellen für degenerierende Blutkörperchen und fand sie weder bei älteren Puppen noch bei Larven. Wahrscheinlich sind sie identisch mit dem „Fettkörper“ Semper's, da ja nach Schäffer die Leukocyten der Lepidopteren morphologisch gleichbedeutend sind mit embryonalem

Fettgewebe, welches sich in der Nähe der Flügelanlagen schon in der Larve bildet.

Drei Wochen vor dem Ausschlüpfen des Falters verändern sich bei überwinternden Schmetterlingen die Hypodermiszellen. Ein Teil derselben wird etwas größer, ragt weiter über die Flügeloberfläche empor als die andern und enthält in jeder Zelle eine Vakuole. Aus diesen so veränderten Zellen gehen die Schuppen hervor (Schuppenbildungszellen Semper's). Die eigentümliche Beschaffenheit dieser Bildungszellen legt die Vermutung nahe, dass dieselben identisch sein könnten mit den oben beschriebenen vakuolenhaltigen Leukocyten. Dagegen ist jedoch einzuwenden, dass die Bildungszellen die Aufgabe haben, später Cuticula abzuscheiden, eine Funktion, die Mesenchymzellen gewöhnlich nicht eigen ist. Auch andere Gründe sprechen dafür, dass die Schuppenbildungszellen nicht dem Mesoderm, sondern dem Ektoderm entstammen¹⁾.

Die Schuppenzellen entsenden je einen stumpfen Fortsatz nach außen, während die vorher mit der Grundmembran verschmolzenen Verlängerungen der Hypodermiszellen rückgebildet werden. Die Fortsätze, aus denen die Schuppen entstehen, werden immer größer. Die erwähnten, in den Zellen enthaltenen Vakuolen, scheinen bei *Danais plexippus* vollkommen zu schwinden und gleichzeitig legt sich die den Flügel bildende Hypodermis in regelmäßige, die Tracheen kreuzende Falten. Jede dieser Falten trägt eine Reihe von Schuppenzellen und ist in ihrer Lage offenbar durch die Anordnung und das Wachstum der letzteren bedingt. Merkwürdigerweise nimmt die Grundmembran des Flügels an dieser Faltung nicht teil, sie erscheint ungefähr acht Tage, ehe der Falter ausschlüpft, in paralleler Richtung zu den Falten gestreift.

Die Schuppenzellen enthalten um diese Zeit einen großen sphärisch gestalteten Nukleus und einen stark lichtbrechenden Nukleolus, der von kleinen, gebogenen, aus Chromatin bestehenden Fadenstücken eingeschlossen wird. Die Schuppen selbst bestehen zuerst aus kleinen, flachen, mit Plasma gefüllten Chitinfortsätzen, die anfangs so durchsichtig wie Glas sind, später indessen, sobald das Protoplasma schrumpft und durch Luft ersetzt wird, rein weiß werden. Bei den nicht in Schuppen verwandelten Hypodermiszellen beobachtete Mayer ein Schwinden der Zellwände und ein Verschmelzen des Zellplasmas bei aneinander grenzenden Zellen. Die Kerne dieser so veränderten Zellen sind flach und liegen am inneren Zellende. Jeder Nukleus enthält einen tiefgefärbten Nukleolus und eine Anzahl zerstreut liegender Chromatinfäden.

Die von den Schuppenzellen allmählich abgesonderte Cuticula ist anfangs sehr dünn, wird aber um so dicker, je weiter sich der Flügel entwickelt. Ihr Plasma schrumpft mehr und mehr zusammen und lässt

1) Mayer schreibt sich das Verdienst zu, die ektodermale Natur der Schuppenbildungszellen als Erster wirklich erwiesen und deren Homologie mit den Arthropodenhaaren festgestellt zu haben. Dagegen muss indessen eingewendet werden, dass schon Semper deren epidermalen Charakter erkannt hatte und besonders betont, dass auch die bei Lepidopteren vorkommenden Haare in gleicher Weise wie die Schuppen entstehen. Es bestand bei Semper nur ein Zweifel darüber, wie diese Veränderung in den Epithelzellen vor sich gehe, ob einzelne Epithelzellen sich ganz ablösen und in den Hohlraum der Flügel falte eintreten, oder ob sie sich der Quere nach teilen, wobei dann der unterste abgeschnürte Teil zur Bildungszelle würde. Diese Frage allein hat durch die Untersuchungen Mayer's ihre endgiltige Lösung gefunden.

als Verbindungsstücke der beiden Schuppenhäute kleine Chitinstäbchen (Chitinbrücken Spuler's) zurück. An die Stelle des zurückweichenden Plasmas dringt jetzt Luft in die Schuppen ein und verleiht diesen bei auffallendem Licht ein weißes Aussehen, die Schuppe befindet sich im „weißen Stadium“. Diejenigen Schuppen, welche bei der Imago weiß erscheinen, sind nach Mayer jetzt fertig entwickelt und es würden danach in der Ontogenie die weißen Elemente der Flügelzeichnung zu den allerältesten zu rechnen sein. Die Skulptur der Schuppen besteht in dieser Periode aus einer Anzahl paralleler Längsstreifen, Rillen, welche sich meist nur auf der Oberseite der Schuppe befinden. Sehr bald nach dem die später bunt gefärbten Schuppen in das „weiße Stadium“ getreten sind, werden sie licht ockergelb, indem Blut in dieselben eindringt, das sich in eine ockerfarbige Flüssigkeit verwandelt. Alle Schuppen erleiden diese Veränderung, deren Ursache Mayer darin sucht, dass innerhalb der Schuppen eine Erneuerung des Blutes ausgeschlossen ist. Das Wesen dieser Veränderung scheint ihm mit dem Vorgang vergleichbar, der sich abspielt, wenn wir einen Tropfen Blut an der Luft trocknen lassen. Das Chromatin der Schuppenbildungszellen schrumpft zu einem festen dunkel gefärbten Knäuel zusammen und befindet sich im Zentrum der Kernvakuole. In vielen Zellen teilt sich der Kern amitotisch, sodass oft 2—5 sphärische Massen von Chromatin in den Bildungszellen liegen, eine Erscheinung, welche wohl die Degeneration der Schuppenzelle anzeigt. Bei *Danais plexippus* hat Mayer außerdem beobachtet, dass in eine jede der großen Schuppen, die über den Flügeladern oder am Außenrand des Flügels stehen, ein Leukocyt einzudringen pflegt, der sehr bald zerfällt und darauf schließen lässt, dass das in den Schuppenzellen enthaltene Blut nicht mehr normal beschaffen ist. Für die Färbung der Schuppen ist dieser Vorgang bedeutungslos. Vierundzwanzig Stunden ungefähr behalten die Schuppen ihre ockergelbe Färbung, dann erst treten die fertigen Farben auf, welche sich immer zuerst an denjenigen Schuppen erkennen lassen, welche zwischen den Adern gelegen sind. Die Intensität der Färbung nimmt ganz allmählich zu, eine schwarze Schuppe ist z. B. zuerst stets graubraun.

Der schwarze Farbstoff ist nach Mayer ohne Zweifel ein Produkt des Blutes innerhalb der Schuppen. Wahrscheinlich handelt es sich hier um einen Gerinnungsprozess, weil das Pigment die ganze Innenfläche der Schuppe überzieht. Diese Beobachtung widerspricht der Behauptung Spuler's, der die dünne untere Schuppenmembran als stets von Pigment frei zu sein bezeichnet.

Von großer Bedeutung für die Frage nach der chemischen Natur der Schuppenpigmente ist die Beobachtung Landois', dass das Blut der Lepidopteren sich beim Trocknen in der Farbe verändert und Krystalle ausfällt, dass es ferner der Grundfarbe derjenigen Schuppen ähnlich ist, aus deren Umgebung es genommen wurde.

Diese Verfärbung des Blutes an der Luft scheint aber nicht auf einem Oxydationsprozess allein zu beruhen, denn sie vollzieht sich, wenn auch langsamer in Wasserstoff, bleibt indessen sowohl in Kohlensäure als im luftleeren Raum aus. Von diesen Beobachtungen ausgehend, vertritt nun Mayer den Standpunkt, dass die Schuppenfarben durch verschiedene chemische Prozesse aus dem Blut der Puppen gebildet werden.

Diese Annahme wird dadurch sehr wahrscheinlich, dass es Mayer

gelingen ist, aus dem Blute verschiedener Schmetterlinge die Schuppenfarben der Falter künstlich darzustellen. Wurde z. B. das Blut von *S. cecropia* mit konzentrierter Salpetersäure erwärmt, so entstand ein chromgelbes Koagulat, das bei Zusatz eines Ueberschusses von Ammoniak orangerot wurde und dem orangeroten Band, welches bei den Schmetterlingen der genannten Art auf der Oberfläche des Hinterflügels verläuft, sehr ähnlich war. Die Schuppen dieses Bandes werden beim Zusatz von Salz- oder Salpetersäure chromgelb, eine Veränderung, welche sich ebenfalls bei dem aus dem Blut gewonnenen roten Pigment vollzieht. Auf Grund weiterer Versuche ähnlicher Art kommt Mayer zu dem Schlusse, dass das glänzende Gelb und Rot das Ergebnis mehr oder weniger komplizierter chemischer Prozesse sei, während die gelben und braunen Töne, welche hauptsächlich bei den Heteroceren vorkommen, ein einfacheres Produkt darstellen, in welcher das Blut schon beim Trocknen an der Luft verwandelt wird. Die Mayer'schen Experimente machen, wie schon bezweifelt, diese Annahme sehr wahrscheinlich, ich möchte indessen bezweifeln, dass diese komplizierteren Vorgänge bei der Umwandlung des Blutes in Farbstoffe, wie Mayer annimmt, allmählich durch natürliche Auslese gezüchtet worden seien.

Auch über die Art und Weise der Schuppenbefestigung ist Mayer zu Anschauungen gelangt, welche von den meisten bisher aufgestellten abweichen. Er fand, dass die Schuppen durch einen zylindrischen Fortsatz, der in eine enge Tasche eingesenkt ist und, wie Semper beschreibt, die Flügelmembran durchbricht, in dieser fixiert sind. Er konnte weder die von Landois gesehene „Tubc“ noch aber den „Schuppenbalg“ Spuler's¹⁾ beobachten. Interessant sind ferner Angaben, welche Mayer über die Ausdehnung der Flügel vor und nach dem Ausschlüpfen des Schmetterlings aus der Puppe macht. Am Schluss des Puppenstadiums waren die Membranen der Flügel stets noch regelmäßig und scharf gefaltet. Auf jeder dieser Falten stand eine Schuppe und die Ausdehnung derselben bedingt jeweils die Vergrößerung der Flügeloberfläche beim ausschlüpfenden Insekt. Die Flügelfläche der Imago von *Danais plexippus* waren z. B. 48mal größer als die der Puppe.

Der zweite Teil der Mayer'schen Arbeit beschäftigt sich in erster Linie mit den Ursachen der Schmetterlingsfarben. Nach dem Vorgang von Poulton teilt Mayer die Farben ein in solche, die durch Pigmente und solche, die durch Struktureigentümlichkeiten der Schuppen hervorgerufen werden. Er kommt, wie vor ihm Coste und Urech zu dem Ergebnis, dass Schwarz, Braun, Rot, Orange und Gelb Pigmentfarben; Grün, Violett und Blau in den meisten Fällen Strukturfarben darstellen. Als Ursache der Strukturfarben betrachtet Mayer die Rillensysteme, welche sich auf der Oberfläche der Schuppen vorfinden. Er fand z. B., dass die Rillen auf den Schuppen von *Danais plexippus* 2 μ , auf den durchsichtigen Schuppen von *Morpho* 1,5 μ , auf den pigmenthaltigen Schuppen desselben Falters 0,75 μ , auf den Schuppen von *Callidryas eubula* 0.9 μ von einander entfernt waren und schließt daraus, dass es sehr wahrscheinlich sei, dass die glänzenden Farben dieser Schuppen von dieser feinen Streifung herrühren, da die Liniensysteme auf den

1) Vergl. die Erwiderung Spuler's. Biol. Centralblatt, Bd. 16, S. 678.

feinsten Rowland'schen oder Rutherford'schen Gittern auch annähernd $1,5 \mu$ von einander abstehen.

Es scheint Mayer entgangen zu sein, dass sich Walter (Oberflächen- und Schillerfarben, Braunschweig, Vieweg & Sohn, 1895) entschieden gegen die Auffassung ausspricht, dass die glänzenden Farbeneffekte auf den Insektenflügeln in derselben Weise wie Gitterfarben zustande kämen. Nach Walter's Ansicht kann es sich in den angeführten Fällen deshalb nicht um Gitterfarben handeln, weil diese voraussetzen 1. dass das Licht aus einer in ziemlichen Abstand davon befindlichen punkt- oder spaltförmigen Lichtquelle, die mit der Gitteröffnung zusammen ein bestimmt abgegrenztes Strahlenbündel schafft, ein-falle; 2. dass die Striche desselben senkrecht zur Einfallsebene des Lichtes stehen, während doch die schillernden Organe ihre Farbe nach allen Richtungen zeigen. Nach Walter's Ansicht handelt es sich in allen diesen Fällen um Oberflächenfarben.

Die von der Struktur der Schuppen abhängigen Farben kommen indessen, wie Mayer weiter ausführt, nicht nur durch Brechung der Lichtstrahlen zustande. Die weiße Farbe wird z. B. meistens durch Reflexion des auf die lufthaltigen Schuppen auffallenden Lichtes bedingt, wie Leydig zuerst an den silberweißen Schuppen einiger Spinner nachgewiesen hat. Bei den Schuppen von *Argynnis* setzt Mayer die Anwesenheit einer dem Beobachter zugekehrten polierten Oberfläche voraus.

Die schönsten Farbeneffekte entstehen durch Kombination von Pigment- und Strukturfarben. So beruhen nach Mayer die geraniumroten Flecke auf den Hinterflügeln des mexikanischen Schmetterlings *P. zeunis* Lucas auf rotem Farbstoff und einem unter gewisser Beleuchtung auftretenden wunderschönen Perlmutterglanz. Sollte es sich hier nicht im Sinne Walter's um Oberflächenfarben handeln?

Mittels des Spektroskops und des Maxwell'schen Farbenkreisels gelang es Mayer nachzuweisen, dass die meisten Schmetterlingsfarben Mischfarben sind. So besteht z. B. das Weiß der Flügeloberfläche von *Pieris rapae* aus 17proz. Schwarz, 13proz. Smaragdgrün, 10proz. Lehmgelb und 60proz. Weiß. Die sogenannten „schwarzen“ Flügelstellen ergaben sich als dunkle Schattierungen von einem Braun, das seinerseits wieder aus 93proz. Schwarz, 3proz. Lehmgelb, 35proz. Zinnober und aus 0,5proz. Bezold's blauvioletter Grundfarbe bestand. Die reinste Farbe fand sich in den Schuppen der kanariengelben Flügelstellen des *Papilio Turnus*, die nur aus weißem Licht mit einer geringen Beimischung von Gelb zusammengesetzt war. Andere Farben enthalten viel Schwarz, wie das Grau der *Coloenis dido* und die sepiabraune Grundfarbe von *Cercyonis alope*. Auch die Spektralanalyse des von den Schuppen reflektierten Lichtes ergab, dass die Schuppenfarben gemischt und nicht rein sind. Zum Zweck dieser Untersuchungen wurde ein Apparat verwendet, in dem das Licht mehrere Male von Flügelstückchen einer bestimmten Farbe reflektiert werden konnte. Das Sonnenlicht fiel durch einen schmalen Spalt in das Innere des Kastens ein und trat, nachdem es wiederholt von den gewählten Flügelteilen reflektiert worden war, durch einen zweiten auf der gleichen Seite wie der erste angebrachten Spalt wieder aus, um durch ein vor dem Spalt aufgestelltes Spektroskop analysiert zu werden.

Ueber die Entstehung der Flügelzeichnung hat Mayer an Flügeln von *Callosamia promethea* L. und *Danaüs plexippus* Fab. Untersuchungen angestellt. Bei *Callosamia promethea* waren die Flügel den ganzen Winter über bis circa 10 Tage vor dem Ausschlüpfen des Falters durchsichtig. Von diesem Zeitpunkt an erschienen dieselben

weiß, nach weiteren vier Tagen gleichmäßig schmutziggelb oder hellbraun und bald darauf wurden die Imaginalfarben sichtbar und zwar zuerst an der Flügelunterseite in Gestalt von wenigen dunkelroten Streifen zwischen den in der Diskoidalzelle verlaufenden Adern. Der Augfleck an der Flügelspitze war durch schwache Umrisse angedeutet. Auch auf den Hinterflügeln traten die Farben zuerst an der Unterseite zwischen den Adern auf. Nach fünf Stunden zeigten sich auf der Oberseite der Flügel zwei graue Streifen nahe der Flügelwurzel und eine pigmentbraune Zone, welche sich von dem hinteren Flügelrand gegen die Flügelmitte hin erstreckte. Der Augfleck war jetzt vollkommen sichtbar, aber noch hell gefärbt. Auf der Unterseite der Flügel hatte sich die rote Beschuppung weit ausgebreitet, und umschloss zwei helle Flecke, von denen der eine den weißen Mittelfleck darstellt, der andere von roten Schuppen überdeckt wurde. Es ist bemerkenswert, dass zu dieser Zeit — etwa 12 Stunden, nachdem die ersten Farben sichtbar wurden — die Flügel des Männchens und Weibchens einander vollkommen ähnlich waren, nur die Grundfarbe des männlichen Flügels erschien grau, die des weiblichen mehr zimtbraun. Im ausgewachsenen Zustand hat das Männchen tiefschwarze, das Weibchen zimtbraune Flügel. Die Färbung der männlichen Imago von *Callosamia promethea* bildet somit den Ausgangspunkt für die typische Farbe der meisten Saturniden, während das Weibchen sich in seiner Färbung den Vertretern der eigenen Familie anschließt und indem es phylogenetisch eine niedrigere Entwicklungsstufe darstellt, das Eimer'sche Gesetz der männlichen Präponderanz zum Ausdruck bringt.

Bei *Danais plexippus*, deren Puppenstadium von kurzer Dauer ist, sind die Flügel fünf Tage, ehe der Schmetterling ausfliegt, noch weiß, nach weiteren 48 Stunden werden dieselben schmutziggelb; nur die Stellen, welche auch bei der Imago weiß sind, verfärben sich nicht in der besagten Weise. Im nächstfolgenden Stadium zeigen sich schwarze Schuppen jenseits der Diskoidalzelle, die Adern selbst bleiben indessen weiß. Die Grundfarbe der Flügel verwandelt sich nun in Rotbraun, während die schwarze Beschuppung an Ausdehnung gewinnt und auch die Begrenzungen der Adern bildet, die schließlich selbst ebenfalls von ihr überdeckt werden. Flügelbasis und Submediana sind zuletzt noch die einzigen Flügelteile, welche gelblich erscheinen. Wenn wir hiernach die verschiedenen Entwicklungsstufen der Zeichnung bei diesen Schmetterlingen überblicken, so kommen wir zu dem Schlusse, dass die Farben zuerst auf den mittleren Teilen der Flügel auftreten, sich später erst auf den Vorder- und Seitenrand ausdehnen, der sich ebenso wie die Adern zu allerletzt anfärbt. Außerdem stellt Mayer auf Grund seiner Studien folgende für die Ontogenie der Zeichnung bei Schmetterlingen gültige Regeln zusammen: Sämtliche Flecke, welche auf den Flügeln erscheinen, haben die Neigung bilateral-symmetrisch zu sein, sowohl in Form als in Farbe. Die Symmetrieaxe wird jeweils durch eine Linie gebildet, welche durch die Mitte der Flügelzelle verläuft, in welcher der Fleck sich befindet und parallel ist zu den Adern des Flügels. Die Flecke treten selten einzeln, sondern meistens in Reihen auf und stehen in Bezug auf die Zelle, in der sie sich befinden, an homologen Stellen. Häufig entstehen farbige Binden dadurch, dass benachbarte Punkte zusammenfließen und umgekehrt können sich Binden in Fleckenreihen auflösen. Die Reduktion der Binden auf den Flügeln beginnt meistens nur an einem Ende,

seltener an beiden gleichzeitig. Häufig lösen sich die Binden in Punkt-reihen auf, deren Elemente kleiner werden und schließlich verschwinden.

Nur äußerst selten tritt eine Reduktion der Binden von deren Mitte aus ein (z. B. *Melinaea parallelis*). Auch die mittleren Teile einer Fleckenreihe bleiben für gewöhnlich länger bestehen als die äußeren und folgen darin dem Bateson'schen Gesetz, welches aussagt, dass die Endpunkte einer Reihe veränderlicher seien als die mittleren Teile derselben. Die Lage der Flecken am Flügelrand ist bestimmt durch die Falten des Flügels, eine Regel die von Scudder und Bateson auch für die Augenflecke aufgestellt worden ist. Bei Satyriden und Morphiden liegt der Mittelfleck der Augen stets auf den Flügel-falten, welche die Seitenwandzellen halbieren. Bei einigen Morphiden und Satyriden erscheinen in einer Zelle des Hinterflügels zwei Falten und auch zwei Augflecke. Ist in einer doppelt gefalteten Flügelzelle nur ein Augfleck vorhanden, so liegt er stets auf der ersten Falte. Diese von Mayer abgeleiteten Zeichnungsgesetze werden durch zahlreiche Figuren veranschaulicht und der Verfasser nimmt es als wahrscheinlich an, dass ihnen bestimmte physiologische Ursachen zu Grunde liegen.

Bis hierher beschäftigt sich die Mayer'sche Arbeit hauptsächlich nur mit Thatsachen, mit den Ergebnissen seiner eigenen Untersuchungen und den Studien anderer, die vor ihm den Fragen nach dem Wesen und der Ursache von Schmetterlingsfarben und Zeichnung nähergetreten waren. In den folgenden Ausführungen, welche die Fragen nach den letzten Ursachen der Schuppenbildung und der Variation in der Färbung der Schmetterlinge behandeln, betritt der Verfasser den Boden der Spekulation und während er noch vorher auf physiologische Prozesse als maßgebendes Moment bei der Anlage verschiedener Zeichnungselemente hinweist, glaubt er jetzt in der natürlichen Zuchtwahl eine Erklärung für die schwierigsten Probleme zu finden.

Schon bei Erörterung der Frage, welches die Ursachen gewesen sein mögen, die zur Entwicklung von Schuppen auf den Flügeln der Lepidopteren geführt haben, lernen wir Mayer als überzeugten Vertreter der Darwin'schen Theorie kennen.

Da die Schuppen dem Insekt keineswegs beim Fliegen dienlich sein können, da sie aber auch keine Bedeutung als Stütze oder Befestigung der Flügelmembran besitzen, so schließt Mayer, dass die Schuppen rein als Farbenträger zu betrachten seien und unter dem Einfluss der natürlichen Zuchtwahl entstehen mussten. Es ist danach nicht zu verwundern, wenn auch die Entstehung der Zeichnungsformen besonders bei den Heliconiern — nach dem Vorgang von Bates — auf dasselbe Prinzip, auf Mimicry, zurückgeführt wird. Mayer beruft sich auf die Beobachtungen Bates und auf deren hypothetische Erklärung durch Fritz Müller. Bates fand, dass manche Vertreter der Familie der Heliconier einen starken und unangenehmen Geruch besitzen und dass diese sowohl von größeren Faltern (Papilioniden) als auch von verwandten Arten in Flügel-form und Zeichnung nachgeahmt werden. Wenn nun die Nachahmung der Heliconier durch Papilioniden damit erklärt werden mag, dass die ungeschützten Falter durch Nachahmen der geschützten sich selbst ebenfalls dem Auge der Feinde entziehen können, so ist es nicht so leicht, einen Grund dafür zu finden, warum auch schon vorher geschützte Arten unter den Heliconiern eine derartige Verkleidung nötig

haben sollten. Fritz Müller vertrat nun die Ansicht, dass diese zweite Art von Mimicry in folgender Weise ebenfalls durch natürliche Auslese zu erklären sei: Er ging von der Annahme aus, dass möglicherweise junge Vögel einen nicht genügend ausgebildeten Instinkt besitzen, um entscheiden zu können, welche Nahrung für sie die passende sei und dass sie diese Unterscheidungsgabe erst im Laufe der Zeit ausbilden müssen. Gesetzt den Fall, die jungen Vögel einer Gegend zerstörten 1200 Individuen einer geschützten Art, ehe sie wissen, was ihnen frommt und was nicht und es befänden sich nun in dieser Gegend 2000 Individuen einer Art *A* und 10000 einer Art *B*, so müsste eine jede dieser Arten 1200 Individuen verlieren. Wenn sich dagegen die beiden Arten so ähnlich sehen, dass keine Unterschiede zu bemerken sind, so wird sich der Verlust auf beide im Verhältnis ihrer Individuenzahl verteilen. *A* wird 200, *B* 1000 verlieren, *A* wird also 1000 Individuen = 50%, *B* 200 = 2% der ganzen Individuenzahl retten. Da aber die relative Zahl der Individuen 1:5 beträgt, so ist der Nutzen, der ihnen daraus erwächst = 25:1. Von Blackiston und Alexander wurde dieses Müller'sche Gesetz mathematisch begründet, es fehlen nur leider, wie Mayer selbst hervorhebt, die Experimente, welche beweisen, dass die jungen Vögel überhaupt in der geschilderten Weise verfahren.

Was nun endlich die bei den Heliconiern vorkommenden Zeichnungsformen betrifft, so fand Mayer, dass sich dieselben auf zwei nahverwandte Typen, den der *Melinaea* und der *Ithomia* zurückführen lassen. Die Flügel der Vertreter des *Melinaea*-Typus sind rotbraun, schwarz und gelb gefärbt, die der *Ithomia*-Gruppe rotbraun mit gelb; der Flügel ist bei den letzteren durchsichtig geworden. Die meisten Angehörigen der Gruppe *Dircennas* bilden Uebergänge zwischen beiden Grundformen. Von 400 Arten der Danaid-Heliconiern gehören etwa 125 zum *Melinaea*-Typus, 160 zu *Ithomia*, 100 Arten bilden Uebergänge zwischen beiden Grundformen. Die noch übrigen 15 Arten bilden eine besondere Gruppe, mit gelblichen durchsichtigen Flügeln, die am Außenrand grauschwarz umrändert sind. Die hier vorkommenden Farbenvarietäten sind von Mayer übersichtlich in Tabellenform angeordnet worden, es würde indessen zu weit führen, wenn ich auf diese Einzelheiten in der Zeichnung näher eingehen wollte. Den Tabellen sind Farbentafeln beigelegt, welche die Flügelmusterung nach der Keeler'schen Projektionsmethode darstellen.

Im Gegensatz zu den Danaid-Heliconiern sind die *Heliconius*- und *Lucides*-Arten sehr variabel in der Flügelmusterung, weniger in Bezug auf das Geäder. Schatz und Röber teilen die zu dem Genus *Heliconius* gehörigen Schmetterlinge in vier Gruppen: *Antiochus*, *Erato*, *Melpomene* und *Sylvanus*. Die drei ersten sind durch ihre Zeichnung nah verwandt, während die letzte Gruppe dem Typus von *Melinaea* sehr ähnlich ist. Die zur *Antiochus*-Gruppe gehörigen Arten zeichnen sich durch blaue Schillerfarben aus und durch schmale weiße bzw. gelbe Streifen auf den Vorderflügeln.

Das Genus *Eneides* zerfällt auf Grund seiner Färbungscharaktere in drei Gruppen, welche durch die Arten: *E. Thales*, *E. cleobaea*, *E. aliphaera* dargestellt werden. *Thales* hat noch am meisten Ähnlichkeit mit *Heliconius*, *E. aliphaera* ist am höchsten entwickelt, *E. cleobaea* steht der *Sylvanus*-Gruppe von *Heliconius*, oder verschiedenen *Melinaea*- oder *Mechanitis*-Arten sehr nahe.

Wie aus den Tafeln (5—8) ersichtlich ist, welche die Flügeldiagramme der *Antiochus*- und *Erato*-Arten darstellen, verwandelt sich das Gelb der Zeichnung sehr häufig in Weiß (*Melinaea parallelis* und *Ceratinia leucania*). Ebenso beobachtet man, dass gelbe Flügelstellen rotbraun oder rot werden.

Mayer schließt daraus, dass diese drei Farben nahe mit einander verwandt sind. In beiden Gruppen, bei den Danaid- sowohl als bei Acracoid-Heliconiern erstrecken sich die Farbenvariationen auf den Teil der Flügel, welcher dem Körper zunächst liegt und fast immer vollziehen sich in den homologen Zellen des Hinterflügels dieselben Veränderungen wie vorne. Die kleineren gelben Flecke des Heliconierflügels sind mehr zur Bildung von Varietäten geneigt als die größeren, eine Erscheinung die den Forderungen der Zuchtwahl vollkommen entspricht, da größere Flecke mehr sichtbar und deshalb wichtiger sind als die kleineren. Für die dunkeln Flecken des Flügels trifft diese Regel indessen nicht zu. Die Marginalflecke auf den Vorderflügeln der Danaid-Heliconier zeigen eine ausgesprochene Neigung entweder in der Zahl von 2, 3 oder 6, 7 aufzutreten. Auf den Hinterflügeln erscheinen sie in 4 oder 5 Zahl.

Das eingehende Studium der zu den Danaid-Heliconiern gehörenden Gattungen führt Mayer zu Anschauungen über den Ursprung der *Melinaea*- und *Ithomia*-Zeichnung, welche im Folgenden noch kurz erwähnt sein sollen. Die Danaid-Heliconier bilden eine der großen Familie der Danaiden nahe stehende Gruppe, und zwar vermitteln den Uebergang besonders *Lycorea* und *Ituma*. Diese letzteren sind aber sehr wahrscheinlich Ueberreste der Ahnenform, welche sich vor langer Zeit von den Danaiden getrennt hat, um die Gruppe der Danaid-Heliconier zu bilden und es ist daher von großer Bedeutung, dass diese beiden Formen die Zeichnungstypen darstellen, welche sich bei den Danaid-Heliconiern wiederfinden. Die *Lycorea*-Arten stellen den *Melinaea*-Typus, die *Ituma*-Arten den *Ithomia*-Typus dar. Da aber die *Lycorea*-Arten ihrer Zeichnung nach den Danaiden immer noch sehr nahe stehen, so ist anzunehmen, dass der *Melinaea*-Typus der ursprünglichere, der *Ithomia*-Typus der weiter fortgeschrittenere ist. Das Auftreten des *Ithomia*-Typus erklärt Mayer durch die Annahme, dass am Anfang, als sich die an Individuenzahl kleine Gruppe von den Danaiden abgetrennt hatte, es nicht von wesentlichem Nutzen für sie war ihren Zeichnungstypus beizubehalten. Es stand ihrer Variationsfähigkeit nichts im Wege und es bildeten sich der *Ithomia*- und der *Melinaea*-Typus aus. Erst als sich die Gruppe numerisch ausgedehnt hatte, wurde Mimicry ein wesentlicher Faktor für die Entstehung der Arten. Bei den Heliconiern ist auch heute noch die Varietätanzahl eine relativ geringe, es kommen auf 450 Arten nur 15 Varietäten, während z. B. bei den Südamerikanischen Papilioniden auf 200 Arten 36 Varietäten fallen. Diese überraschenden Unterschiede in der Bildung von Abarten finden nach Mayer ihre Erklärung darin, dass sich die Heliconier gegenseitig nachahmen, was bei den Papilioniden nicht der Fall ist und auch hierfür scheint ihm die Fritz Müller'sche Mimicrytheorie allein den gewünschten Aufschluss zu geben.

Ich selbst kann mich dieser Ansicht nicht anschließen, da der Fritz Müller'schen Mimicrytheorie, wie wir gesehen haben, die feste Basis des Experimentes, der genauen Beobachtung fehlt. Seine Schlussfolgerungen gründen sich, wie Mayer selbst zugiebt, auf eine Möglichkeit, die durch keinen Beweis zur Thatsache erhoben ist. Aber wenn selbst die Voraus-

setzungen der Fritz Müller'schen Theorien richtig wären, so hätten wir wohl eine Erklärung dafür, dass gewisse Formen unter den Heliconiern im Kampf ums Dasein bevorzugt sind und erhalten werden, die weit wichtigere Frage blieb indessen nach wie vor ungelöst, die Frage nach den Ursachen, die das Variieren nach einer bestimmten Richtung in seinen Anfängen bedingen. [32]

Tübingen, Dezember 1897.

Dr. Gräfin M. v. Linden.

Ueber die chemische Theorie der lebendigen Substanz.

Von Dr. E. Baur in München.

Es ist von Autoritäten, wie du Bois-Reymond, Haeckel u. a. die Ansicht vertreten worden, die Vorgänge in der organischen Substanz könnten prinzipiell als chemische verstanden werden. — Wenn ich es versuche, mit den nachfolgenden Bemerkungen dem entgegenzutreten, so wird dadurch freilich keine neue Einsicht geschaffen, sondern nur eine Illusion zerstört. Zwar könnten sich — wie mir Herr Prof. Mach bemerkte — unsere chemischen Einsichten mit der Zeit dahin vertiefen und erweitern, dass sie fähig würden, auch die organischen Bildungsvorgänge zu erklären. Immerhin wird es vielleicht nicht ganz unstatthaft sein, sich die Schwierigkeit zum Bewusstsein zu bringen, welche bei dem heutigen Stande unseres Wissens einer solchen Theorie im Wege stehen.

Was den Stoffwechsel betrifft, so mag dieser immerhin nach Art jener abwechselnden progressiven und regressiven Metamorphosen gedacht werden, wie sie z. B. die Salpetersäure bei der Schwefelsäurebereitung durchmacht. Und wenn bei dergleichen periodischen Prozessen ein Stoff seine Menge vermehrt, so kann auch dies noch als ein bestimmter Effekt der chemischen Verwandtschaften, wie wir sie heute definieren, aufgefasst werden.

Doch lassen uns alle chemischen Erfahrungen im Stich, wenn wir mit ihrer Hilfe das eigentümliche Streben der belebten Materie nach einem Maximum von Stabilität erklären wollen. Man nennt dies Streben Anpassung. Ohne sie gäbe es keine Entwicklung und Vervollkommnung. — Betrachten wir nun den Vorgang einer Anpassung.

Das Neugeborene z. B. macht anfänglich die verschiedensten Bewegungen, bis es die Mutterbrust findet. Meynert hob mit Recht hervor, dass man darin keinen bestimmten, bewussten Willen sehen dürfe. Man bemerkt aber bei der periodischen Wiederkehr des Reizes, dass der beginnende Säugling immer unmittelbarer zu den Erfolgswegungen übergehen lernt. Es müssen sich also inzwischen gewisse organische Bildungen in den Nerven geformt haben, welche eine kurze Brücke zwischen den Magennerven und den zweckentsprechenden Innervationen herstellen. Unser Neugeborenes hat etwas gelernt; es hat sich ein Organ geschaffen. Sollte aber nicht ein lebendes Wesen, insofern es Werkzeuge schafft, den Begriff eines chemischen Aggregates übersteigen?

Wie sollen wir es verstehen, dass eine sich eben ansetzende Hornhaut auf der Sohle eines beginnenden Huftieres immer dicker wird, je mehr sie sich an Sand- und Steinboden abscheuert? Lehrt uns ein Muskel, der, zu öfterem Gebrauch gezwungen, leistungsfähiger wird denn zuvor, nicht, dass der Organismus der Umgebung um so heftiger entgegenarbeitet, als diese zerstörend auf ihn einwirkt? Dann aber muss das Leben etwas mehr sein, als ein Chemismus.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1898

Band/Volume: [18](#)

Autor(en)/Author(s): Linden von Maria

Artikel/Article: [Neue Untersuchungen u̇ber die Entwicklung der Schuppen, Farben und Farbenmuster auf den Flu̇geln der Schmetterlinge und Motten. 229-239](#)