

Die Ergebnisse der experimentellen Lepidoptereologie.

Zusammengefasst von M. v. Linden (Bonn).

Die großen Fortschritte, welche die experimentelle Lepidoptereologie in den letzten 15 Jahren gemacht hat, das umfangreiche Tatsachenmaterial, das durch die unermüdliche Tätigkeit der auf diesem Gebiet beschäftigten Forscher angehäuft worden ist, und die wichtigen Schlussfolgerungen, die wir auf die Versuchsergebnisse aufbauen können, lassen eine zusammenfassende Darstellung der Hauptergebnisse der zahlreichen Experimente wünschenswert erscheinen.

Die ersten Forscher, die sich die Aufgabe gestellt haben, an der Hand des Experimentes die Ursachen der Varietätenbildung bei Schmetterlingen kennen zu lernen, waren, wie bekannt, Dorfmeister (3) und Weismann (22). Mehr wie 100 Jahre früher hatte allerdings auch schon Réaumur (16) den Einfluss veränderter äußerer Bedingungen auf die Entwicklung der Schmetterlingspuppen studiert, er war aber dabei mehr von physiologischen als von descendenztheoretischen Gesichtspunkten geleitet und begnügte sich damit, festzustellen, dass Schmetterlingspuppen, die ihre Entwicklung entweder in anormal kühler Umgebung (Kellertemperatur) durchgemacht hatten, oder aber mit Firnis überzogen worden waren, sich später zum Schmetterling entfalteten, wie ihre unter normalen Bedingungen gelassenen Artgenossen. Réaumur erbrachte damit den Beweis, dass das Überfirnissen der Haut wie die Kälte bei längerer Einwirkung stoffwechselerabsetzend wirkt, eine Tatsache, die erst viel später für Wirbeltiere festgestellt worden ist. Er erwähnt indessen nicht, dass auch die Färbung oder Zeichnung eines solchen in seiner Entwicklung verzögerten Falters verändert gewesen wäre. Während der französische Forscher der Wirkung veränderter Lebensweise auf die Gestaltung des Falterkleides keine größere Beachtung geschenkt hatte, nahmen umgekehrt die Forschungen Dorfmeister's und Weismann's und damit aller Vertreter der experimentellen Lepidoptereologie ihren Ausgang von den Erscheinungen des Saisondimorphismus, einem Phänomen, das lange unbeachtet geblieben war, aber sehr deutlich für eine nahe Beziehung zwischen der Temperaturwirkung während der Puppenperiode und der Gestaltung des Schmetterlings in bezug auf Farbe und Zeichnung zu sprechen schien. Man hatte nämlich beobachtet, dass einzelne Schmetterlingsarten in zwei voneinander oft sehr verschieden gefärbten und gezeichneten Generationen fliegen und hatte vermutet, dass dieser Dimorphismus dem Umstand zuzuschreiben sei, dass sich die Puppen der ersten Generation in der kalten, die der zweiten während der warmen Jahreszeit entwickeln. Diese Vermutung wurde zur Gewissheit, als es zuerst Dorfmeister und sehr bald auch Weismann gelang, bei *Vanessa levana-prorsa*

dadurch, dass er die für die Sommergeneration bestimmten Puppen sich bei niedriger Temperatur entwickeln ließ, Falter zu erziehen, die zum Teil die Wintergeneration *V. leana*, zum Teil einen Übergang zu dieser *V. leana-prorsa* ergaben. Schließlich gelang es auch, durch hohe Temperaturen aus den überwinterten Puppen von *Vanessa leana* Falter zu erziehen, die in Färbung und Zeichnung der Sommergeneration ähnlich waren.

Durch diese günstigen Versuchsergebnisse war der Grund zu Untersuchungen gelegt, deren Resultate, wie wir sehen werden, für die biologische Wissenschaft von außerordentlicher Bedeutung geworden sind. Die Versuche Dorfmeister's und Weismann's blieben lange vereinzelt, wohl deshalb, weil unter dem wachsenden Einfluss der Darwin'schen Selektionslehre ganz andere Gesichtspunkte für die Beurteilung der Varietätenbildung in den Vordergrund traten.

Zu neuem Aufschwung gelangte die experimentelle Lepidoptereologie durch die weit ausgedehnten Untersuchungen Merrifield's (13) und Standfuß (20), Untersuchungen, die zum Ausgangspunkt von einer sehr großen Reihe von Experimenten geworden sind.

In weitaus den meisten Fällen wurde nur an Schmetterlingspuppen experimentiert, besonders da, wo es sich darum handelte, den Einfluss der Temperatur, der elektrischen Reizung, der Druckwirkung, der Atmungsluft auf die Entwicklung und Gestaltung des Schmetterlings kennen zu lernen. In anderen Fällen wurde das Experiment auch auf Raupen ausgedehnt, wo es z. B. galt, den Einfluss der Ernährung und der Beleuchtung auf die Färbung und Zeichnung des Falters festzustellen. In bezug auf die physiologische Wirkungsweise der verschiedenen Experimente müssen wir scharf unterscheiden zwischen den Eingriffen, die sich in der Entwicklung und Gestaltung des Falters nur dadurch geltend machen, dass sie den Stoffwechsel der Puppe innerhalb normaler Grenzen erhöhen oder herabsetzen, und andererseits zwischen solchen, die einen Zerfall des lebendigen Plasmas und damit eine momentane oder auch länger andauernde Störung der vitalen Funktionen nach sich ziehen. Die Ergebnisse dieser beiden Versuchsreihen sind, wie zu erwarten, verschieden.

In mäßiger Weise den Stoffwechsel der Puppen erhöhend oder herabsetzend wirken nicht zu lang anhaltende und nicht zu heftige Temperatursteigerungen oder Temperaturerniedrigungen, stoffwechselanregend wirkt ferner Erhöhung des Partiardruckes des atmosphärischen Sauerstoffs (12), Fütterung der Raupen mit Eisenalbuminat (12), vielleicht auch die Beleuchtung mit blauem Licht (2 u. 12). Als den Stoffwechsel schädigende Eingriffe haben wir die Anwendung übermäßig niedriger (Frost) und übermäßig hoher (Hitze) Temperaturen während des Puppenlebens zu bezeichnen,

ebenso den Einfluss narkotischer Mittel und des Kohlensäuregases, ferner traumatische Reizung (Zentrifugieren, Abschnüren [19]) der Puppen anzusehen. Außerdem ist zu berücksichtigen, dass manche Faktoren auf die Färbung der Falter direkt verändernd einwirken, so werden z. B. manche Pigmente aus den chromatischen Bestandteilen der Nahrung gebildet und können bei einem Wechsel der Nahrungspflanze dem Raupenorganismus entzogen, bzw. durch andere Substanzen ersetzt werden, was dann eine Änderung der Schuppenfarben nach sich zieht (14, 15). Es lässt sich ferner zeigen, dass Wärme den Farbton des roten Vanessenspigmentes direkt beeinflusst, wie es scheint ebenso der gesteigerte Partiardruck des atmosphärischen Sauerstoffs und vielleicht die Beleuchtung mit monochromatischem Licht. Wir werden danach in vielen Fällen mit direkt und indirekt erfolgten Abänderungen der Falter zu rechnen haben.

Bei weitem am ausgedehntesten ist das Material, das wir den Temperaturexperimenten verdanken, deren Ergebnisse von ganz besonderer biologischer und deszendenztheoretischer Bedeutung sind, weil sie uns den Einfluss des Klimas auf die Gestaltung der Schmetterlinge am besten illustrieren und außerdem über die Abänderungsfähigkeit und über die Entwicklungsrichtungen der verschiedenen Formen in schönster Weise Aufschluss geben. Durch ihre Variationsfähigkeit sind die Temperaturexperimente außerdem gut geeignet, um den Unterschied der die Entwicklung der Puppen nur mäßig beeinflussenden Reize und der die Lebenstätigkeit der Puppe störenden Eingriffe zu veranschaulichen.

Was die Anordnung der Temperaturexperimente betrifft, deren Besprechung ihrer Bedeutung nach an erster Stelle zu geschehen hat, so ist dieselbe heute eine von den älteren Methoden insofern abweichende geworden, als sich die Experimentatoren jetzt vorwiegend künstlicher in Thermostaten oder durch Kältemischungen erzeugter Temperaturen bedienen, während die älteren Forscher ihre Wärmeformen im warmen Zimmer oder im Gewächshaus erzogen und ihre Kälteformen bei Kellertemperatur erzielten. Die Vorteile der neuen Methode bestehen einmal darin, dass es so möglich ist, die Versuche in bestimmter Weise zu variieren, die Temperatur konstant zu erhalten, die zugeführte Wärmemenge genau zu bestimmen und auch den Feuchtigkeitsgrad der die Puppe umgebenden Atmosphäre in entsprechender Weise zu regulieren. Von Nachteil ist vielleicht der Umstand, dass in Thermostaten die natürlichen Verhältnisse weniger genau kopiert werden können, so dass die künstlich erzielten Varietäten nicht ohne weiteres als klimatische Formen betrachtet werden dürfen. Die Übereinstimmung der Ergebnisse dieser neuen Experimente mit den älteren Versuchsergebnissen, bei denen den klimatischen Einflüssen als solche

mehr Rechnung getragen wurde, ist indessen so groß, dass von einer Entstellung der Ergebnisse durch Anwendung künstlicher, konstanter Temperaturen nicht gesprochen werden kann.

Die Temperaturexperimente, welche seit Dorfmeister und Weismann vorwiegend mit Anwendung künstlicher Temperaturen gemacht worden sind, können je nachdem mäßig oder extrem gesteigerte bezw. erniedrigte Grade zur Anwendung kamen, in Wärme- und Kälte-, bezw. in Hitze- und Frostexperimente geschieden werden. Im ersten Fall befanden sich die zum Experiment verwendeten Puppen im Brutschrank, bei einer Temperatur von 37—39° C. und wurden mehrere Tage (2, 3 und auch länger) darin belassen, oder aber sie wurden Wochen bis Monate lang niederen Wärmegraden von 4—6° C. ausgesetzt. Nach dieser Behandlung mit höheren oder niederen Temperaturen verblieben die Versuchstiere stets noch einige Zeit in Zimmerwärme, ehe die Falter ausschlüpfen. Bei den Hitze- und Frostexperimenten wurde mit physiologisch viel wirksameren Temperaturen operiert. Es gelangten hier stets Temperaturgrade zur Anwendung, die so hoch (40—50° C.) bezw. so tief (—1 bis —20° C.) waren, dass sie von dem Puppenorganismus eben noch ertragen werden konnten. Es ist deshalb erklärlich, dass die Hitze- und Frostexperimente weit höhere Verluste an Puppenmaterial zur Folge hatten, wie die mit mäßig erhöhten und erniedrigten Temperaturen angestellten Versuche.

Die Wärme- und Kälteexperimente einerseits und die Hitze- und Frostexperimente andererseits haben entsprechend der jedesmal angewandten physiologisch verschieden wirkenden Reize zu recht abweichenden Ergebnissen geführt. Während sich nämlich die Färbungs- und Zeichnungsabänderungen der durch mäßig niedere und mäßig erhöhte Temperatur erzielten Falter stets in den Grenzen klimatischer Varietätenbildung halten und denselben Gegensatz zum Ausdruck bringen, wie etwa die Kleider der südlichen und nördlichen Verwandten der betreffenden Falterart, so ergeben die Hitze- und Frostexperimente Formen, die in der freien Natur nur höchst selten als Aberrationen zur Entwicklung kommen und scheinbar merkwürdigerweise keine einander entgegengesetzte, sondern dieselben Entwicklungsrichtungen einschlagen. Die Wirkungsweise der Wärme und Kälte, bezw. der Hitze und des Frostes, ist auch dadurch verschieden, dass sich bei den ersteren Versuchen fast immer alle Individuen abändern, während bei Hitze und Frost oft nur ganz wenige umgeprägt werden.

Die Empfindlichkeit der Schmetterlingspuppen für Temperaturreize ist selbst bei Individuen einer und derselben Brut oft recht ungleich und hängt, wie Bachmetjew (1) in seinen schönen Versuchen gezeigt hat, von den verschiedensten teils in, teils außer-

halb des Puppenorganismus gelegenen Faktoren ab. Expositionsdauer, Abkühlungsgeschwindigkeit, Alter, Geschlecht, Ernährungszustand und Säftereichtum der Puppen, spielen dabei eine sehr große Rolle. Es ist deshalb auch leicht verständlich, dass sowohl die Kälte- und Wärmeexperimente, wie auch die Hitze- und Frostversuche nicht immer vollkommen reine Resultate ergeben, besonders wenn es sich um sehr lange Expositionsdauer oder um die Anwendung von Grenztemperaturen handelt. So kann es vorkommen, dass bei ziemlich hohen Wärmegraden nach längerer Expositionsdauer und sehr trockener Atmosphäre aus einem Teil der Puppen keine Wärmeformen, sondern Annäherungen an die Hitzeaberrationen entstehen, während ein anderer weniger empfindlicher Teil typische Wärmevarietäten ergibt. Derartige Übergangsformen scheinen mir auch die als Kältevarietäten bezeichneten sogen. C₂-Formen Fischer's darzustellen, auf deren Zustandekommen Fischer einen sehr hohen theoretischen Wert legt. Was auf die eine Puppe noch wie ein mäßiger Wärmereiz wirkt, empfindet die andere bereits als Hitze und beeinflusst ihren Stoffwechsel in entsprechender Weise.

Auf Grund dieser verschiedenen starken Empfindlichkeit kann, bei richtiger Anwendung der Wärme- und Kälte-, oder Hitze- und Frostreize eine zusammenhängende Reihe von variierenden Schmetterlingen erzogen werden, die von der Normalform ausgehend, einerseits über die Wärmeformen hinweg, andererseits durch die Kälteformen hindurch zu extremen Aberrationen führt, die in ganz ähnlicher Weise durch sehr niedere, wie auch durch sehr hohe Temperaturgrade zu erzielen sind. *Vanessa urticae* kann durch Wärme in die auf Sardinien und Korsika heimische südliche Varietät *V. ichnusa*, durch Kälte in die lappländische Varietät *V. urticae* var. *polaris* umgeprägt werden, während sowohl durch große Hitze wie auch durch Frost die in beiden Fällen sehr ähnlich gezeichnete Aberration *V. urticae* ab. *ichnusoides* zur Ausbildung kommt. Von der Grundform unterscheiden sich die angeführten aberrativen Falter hauptsächlich dadurch, dass bei der Wärmevarietät die rote Grundfarbe satter und feuriger ist, während die dunkeln Zeichnungselemente eine ausgesprochene Reduktion erfahren. Dies gilt im besonderen für die beiden schwarzen Flecken in den Seitenrandzellen 4 und 5, die bei der armenischen *V. urticae* var. *turcica* fast, bei *ichnusa* völlig verschwinden. Bei den Kälteformen beobachtet man umgekehrt eine Ausbreitung der schwarzen Schuppenfarbe bei gleichzeitiger Aufhellung der Flügelgrundfarbe. Viel auffallender ist indessen die Schwärzung, die wir bei den Hitze- und Frostformen *V. urticae* ab. *ichnusoides* zu verzeichnen haben. Auf den Vorderflügeln tritt bei diesen Formen ein Zusammenfließen der schwarzen Bindenflecke ein, während sich gleichzeitig im Hinterflügel das schwarze

Binnenfeld bis zur Randbinde verbreitert und die rote Beschuppung oft vollständig verdrängt. Auch bei der Aberration *ichnusoides* ist das Schwinden der beiden dunkeln Seitenrandzelleflecke charakteristisch.

Bei *Vanessa io* bringt Wärme nur sehr geringe Abänderungen hervor, die Grundfarbe wird dunkler braunrot und es schwindet ein Teil des Blau an der Flügelspitze; sehr auffallend sind dagegen hier die Veränderungen, die durch Kälte hervorgerufen werden, indem der Vorderflügel seine charakteristische Zierde, das Auge verliert. Die Zeichnung der *Var. Fischeri* wird dadurch derjenigen von *V. urticae* ähnlicher. Hitze und Frost bewirken wie bei *V. urticae* eine mehr oder weniger stark ausgedehnte Schwärzung des Vorderrands des Vorderflügels, und das Verschwinden der Augenzeichnung auch auf den Hinterflügeln. Es handelt sich somit im wesentlichen bei *V. io aber. antigone*, um dieselbe Entwicklungsrichtung wie sie unter gleichen Bedingungen von *V. urticae aber. ichnusoides* eingeschlagen wird. Für *Vanessa polychloros* ergibt das Wärmeexperiment Formen mit reduzierter schwarzer Zeichnung und bisweilen sehr feuriger braunroter Grundfarbe, wie sie der algierischen Varietät *erythromelas* Allard eigen ist. Durch Kälte wird der Falter in die nördliche Form *var. dixeyi* übergeführt und durch Hitze und Frost in die Abber. *testudo* verwandelt, die ebenfalls der Hitze- und Frostaberration von *V. urticae ab. ichnusoides* an die Seite zu stellen ist, da auch bei ihr das Zusammenfließen der schwarzen Kostalflecken in die Augen fällt. Bei *Vanessa antiopa* ergibt sich durch Wärmeeinfluss ein Falter mit verbreiteter gelber Seitenrandbinde, verkleinerten blauen Flecken und stärker geschweiften Vorderflügeln. Diese Varietät *epione* nähert sich in ihrem Aussehen der südamerikanischen Varietät dieses Falters (Mexiko und Guatemala). Bei längerer Wärmeexposition (60 Stunden bei 37° C. dann bei 24° C. gehalten) erhielt Standfuß konstant einen Schmetterling, der der vorherbeschriebenen Wärmevarietät ähnlich gezeichnet erschien, bei dem aber der sonst gelbgefärbte Flügelseitenrand dunkel bestäubt war. Auch die Grundfarbe dieser Varietät, die Standfuß *Var. daubii* nannte, erschien verdüstert und war auf den Hinterflügeln bisweilen fast schwarz. Fischer gibt an, durch Wärmeeinfluss eine von den bisherigen ebenfalls abweichende und der Kältevarietät ähnliche Form mit stark vergrößerten blauen Flecken und dunkel bestäubter gelber Seitenrandbinde erzogen zu haben. Für die Kältevarietät von *V. antiopa var. artemis* Fisch. ist es sehr charakteristisch, dass die Grundfarbe des Flügels sich aufzuhellen pflegt und an einzelnen Stellen statt dunkelbraunrot, gelbrot erscheint, während gleichzeitig der von der Flügelwurzel aus gerechnet, 2. und 3. Kostalfleck als dunkle Zeichnung deutlich hervortritt. Die Flügelzeichnung des Falters wird dadurch der von

Fig. 1.



Fig. 2.

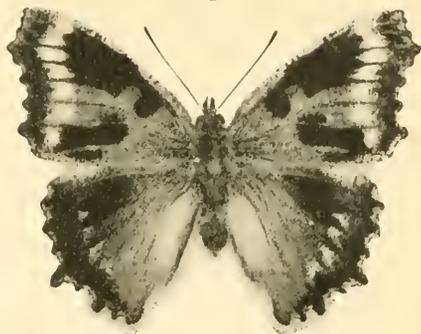


Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 6.



Fig. 1—6. Durch Frostaberrationen erzeugene Vanessenaberrationen.

Fig. 1. *Vanessa urticae aberratio ichnusoids*

Fig. 2. *Vanessa polychloros aberr. testudo*

Fig. 3. *Vanessa cardui aberr. elymi*

Fig. 4. *Vanessa atalanta aberr. Klymene*

Fig. 5. *Vanessa io, aberr. antigone*

Fig. 6. *Vanessa antiopa aberr. Lygiaea*

Die Abbildungen sind der Arbeit Standfuß: Experimentelle zoologische Studien in: Neue Denkschriften der allgem. schweiz. Gesellsch. f. d. ges. Naturwissenschaften 1898 entnommen.

Vanessa polyehloros bezw. *xanthomelas* oder noch mehr der Kältevarietät desselben Falters außerordentlich ähnlich. Die Frost- und Hitzeform von *V. antiopa* die Aberration *hygiæa* zeichnet sich durch einen sehr stark verbreiterten gelben Seitenrand, der bisweilen schwarz bestäubt ist und durch das Zusammenfließen der schwarzen, bei der Kälteform deutlich gesonderten, Kostalflecken des Vorderflügels aus. Auch im Hinterflügel treten analoge Veränderungen ein, so dass die *aber. hygiæa* ebenfalls die typischen Eigenschaften der übrigen extrem veränderten Vanessen hervorkehrt.

Vanessa atalanta wurde durch Wärme in einen Falter verwandelt, der sich durch eine bisweilen sehr starke Verbreiterung der roten Binde auf den Vorderflügeln von der Normalform unterscheidet und zu der in südlichen Regionen fliegenden *Vanessa callirhoë*, besonders zu der auf den Kanaren einheimischen var. *Vulcanica* Got. hinüberführt. Bei der Kältevarietät var. *Merrifieldi* wird umgekehrt die rote Prachtbinde durch schwarze Schuppen verdrängt und in einzelne Flecke abgeschnürt. Gleichzeitig vergrößern sich die weißen Kostalflecken und häufig treten zwischen diesen und der roten Binde blaue Schuppen auf. Durch Frost und Hitze wird auch bei *V. atalanta* ein Zusammenfließen der schwarzen Kostalflecke bewirkt und die Aberration *klymene* erzeugt. Auch bei *Vanessa cardui* wird durch Wärme eine Vermehrung und glänzendere Färbung der roten Schuppen herbeigeführt, so dass die Falter der Wärmevarietät ebenfalls ihren in den Tropen fliegenden Verwandten gleichen. Werden die Puppen in kühler Umgebung gehalten, so entwickelt sich die nördliche Var. *Wiskotti*, die sich durch Vermehrung der dunkeln Beschuppung und durch eine dadurch verursachte Verdüsterung der roten und weißen Zeichnungsmerkmale von der Wärmeform unterscheidet. Die roten Stellen des Flügels, die bei der Wärmeform eine bräunliche Beimischung zeigen, sind bei der Kältevarietät licht karminrot.

Durch Frost- und Hitzewirkung wurde aus *Cardui*-Puppen die *Aberratio elyni* erzeugt, die sich entsprechend den übrigen Vanessenarten durch Zusammenfließen der schwarzen Vorderrandzeichnung und durch Schwinden der schwarzen Zeichnungselemente im Mittel- und Wurzelfeld des Flügels auszeichnet. Wir sehen aus diesen Beispielen, dass zwischen der Wirkung künstlich erhöhter und erniedrigter Temperatur und dem Einfluss eines wärmeren und kälteren Klimas auf die Gestaltung der Schmetterlinge keine wesentlichen Unterschiede bestehen, eine Tatsache, die schon die Versuchsergebnisse bei saisondimorphen Formen nahegelegt haben. Was sich nämlich schon vor Jahrzehnten bei *Vanessa levanæ-prorsa* als möglich erwiesen hatte, die Sommergeneration des Schmetterlings in Falter der Wintergeneration und umgekehrt die Winterform in die Sommerform zu verwandeln, konnte auch bei andern Schmetter-

lingen erreicht werden z. B. bei *Papilio podalirius*, *Pieris daphneide* L., *Polygonatus amphi-dumas* Esp.; auch hier wurde aus der Wintergeneration die Sommerform, wenn sich die Puppen des Schmetterlings bei größerer Wärme entwickelten. Es zeigte sich aber auch, dass der sexuelle Dimorphismus durch Temperatureiz beeinflussbar ist. Durch Wärme ließ sich z. B. das Weibchen von *Paruassius apollo* L. aus dem Wallis hinsichtlich seiner Färbung vollkommen in den männlichen Typus überführen. Bei dem Männchen wurden dementsprechend die sexuellen Färbungsunterschiede noch größer. Nicht weniger bemerkenswert ist es aber, dass sich durch höhere Temperatur die fahle weißliche Flügelfärbung des weiblichen *Rhodocera rhamni* L. in das intensiv gelbe Kolorit des männlichen Zitronenfalters überführen lässt, eine Veränderung, die einer Annäherung an die kleinasiatische Varietät *farinosa* L. gleichkommt. Wir müssen aus diesen letzten Tatsachen schließen, dass erhöhte Temperatur während des Puppenlebens das Auftreten männlicher Zeichnungselemente beim Falter begünstigt, dass Wärme den Organismus der weiblichen Puppe zu denselben Stoffwechselfvorgängen anregt, die der männliche Organismus während seiner Entwicklung normalerweise durchmacht. Wir wissen nun aber durch die Untersuchungen von Smujdsinovitsch und Farkas⁶⁾, dass der Stoff- und Energieverbrauch während der Metamorphose tatsächlich nach dem Geschlechte verschieden ist und zwar verbrauchen die männlichen Individuen mehr Substanz und Energie wie die weiblichen; ihr Stoffwechsel ist ein angeregterer. Eine ähnliche Steigerung der Stoffwechselfvorgänge scheint somit der Einfluss erhöhter Temperatur während der Puppenperiode zu bewirken.

Wenn wir nun die Einflüsse der verschiedenen Temperaturen ganz allgemein betrachten, so sehen wir, dass wenigstens bei den Vanessen, aber auch bei *Papilio podalirius* und *Rhodocera rhamni* die Grundfarbe der Flügel, das Rot oder Gelb in der Flügelzeichnung, eine sattere und feurigere wird, ich erinnere an *Vanessa urticae* var. *ichnusa* und an die Wärmeformen von *V. atalanta* und *cardui*, an *Papilio podalirius* und *Rhodocera rhamni*. Gleichzeitig kann die dunkle, die schwarze Beschuppung eine Reduktion erfahren. Bei Einwirkung niederer Temperaturen haben wir im Gegenteil meistens eine ausgesprochene Aufhellung der Grundfarbe zu verzeichnen, Ausbreitung gelber Elemente auf Kosten der roten, verblässen der rotgefärbten Stellen, Zunahme weißer Schuppen: *Vanessa atalanta* var. *Merrifieldi*; auch bei *Vanessa urticae* var. *polaris* sind sowohl die gelben wie die roten Töne im Wurzelfeld stark aufgehellt. Hand in Hand mit dieser Aufhellung geht andererseits die Vermehrung der schwarzen Schuppen auf dem Flügel und in der Regel beobachten wir gleichzeitig bei den durch Kälte veränderten Formen eine erhebliche Vergrößerung der kleinen Randfleck.

Eine auffallende Übereinstimmung in ihrer Entwicklungsrichtung zeigen, wie wir sehen, die durch extrem hohe oder extrem niedere Temperaturen erzeugten Aberrationen der verschiedenen Vanessenarten. Bei allen diesen Schmetterlingen tritt eine mehr oder weniger vollständige Verschmelzung der dunkeln Flecken am Flügelvorderrand ein, während gleichzeitig die dunkeln Zeichnungsmerkmale verloren gehen, die sich in den Seitenrandzellen an der Flügelwurzel und in der Flügelmitte befinden. Außerdem pflegt der Flügelseitenrand, bei einzelnen Formen auch nur die Flügelspitze, stark aufgehellt zu werden. Trotz dieses stellenweisen Verlustes dunkler Zeichnungselemente lässt sich ganz allgemein sagen, dass sich die Hitze- und Frostformen durch eine vermehrte Bildung dunkeln Pigmentes gegenüber den normalen Faltern auszeichnen. Dies gilt besonders auch für den Hinterflügel und ebenso für die Unterseite beider Flügelpaare. Solang man noch nicht im Besitz der Ergebnisse der Hitze- und Frostexperimente war, lag es sehr nahe anzunehmen, dass die durch künstlich erhöhte bzw. erniedrigte Wärmegrade erzeugten Varietäten, dass die Wärme- und Kälteformen dem direkten Temperatureinfluss ihre Entstehung verdanken, denn entsprechend der angewandten Reize waren auch die daraus hervorgehenden Formen verschieden. Die Experimente mit extremen Temperaturen zeigten indessen sehr bald, dass hier von einer spezifischen Hitze- und einer spezifischen Frostwirkung nicht gesprochen werden konnte, Hitze und Frost zeigten sich bezüglich ihrer verändernden Wirkung als physiologisch gleichwertige Reize.

Zur vorläufigen Entscheidung der Frage nach der Wirkungsweise der Temperaturextreme trug die Tatsache sehr wesentlich bei, dass alle Vanessenarten durch diese Behandlung in Formen verwandelt wurden, die einen und denselben Zeichnungs- und Färbungstypus zum Ausdruck brachten, mit anderen Worten: Es schwanden bei den Hitze- und Frostaberrationen bis zu einem gewissen Grad die die verschiedenen Arten kennzeichnenden Differenzierungen in der Flügelzeichnung und machten einem für die verschiedenen Arten ziemlich gleichwertigen Zeichnungsschema platz. Je näher die verwandtschaftlichen Beziehungen der zum Experiment verwendeten Arten zueinander waren, desto ähnlicher sbhen sich auch die aus dem Hitze- und Frostexperiment entsprungene Formen. Diese Tatsache führte Fischer zu der Annahme, in den Frost- und Hitzeaberrationen Rückschlagsformen zu einem allen Vanessen zugrunde liegenden Urtypus zu erblicken, zu einer Stammform, die in längst vergangenen Erdepochen gelebt haben mochte. Das Zustandekommen des Rückschlags erklärte sich Fischer durch einen Hemmungsvorgang, durch einen Stillstand in der Entwicklung des Zeichnungsmusters bei gleichzeitigem Fortschreiten der Puppenentwicklung.

Er legt dieser Annahme die Beobachtung zugrunde, dass jede Schmetterlingspuppe während ihrer Entwicklung eine Reihe von Zeichnungsstufen durchläuft, die als rekapitulierte Stadien vergangener phyletischer Zeichnungsformen zu betrachten sind. Durch die Stärke des auf die Puppe einwirkenden hemmenden Einflusses könne nun, so meint Fischer, ein älteres phyletisches Zeichnungsstadium auf dem Puppenflügel fixiert bleiben, und da in ihren ersten Entwicklungsstadien die Zeichnung der verschiedenen Vanessenarten in der Tat noch weniger differenziert erscheint, so erkläre sich dadurch am besten die Ähnlichkeit der Flügelzeichnung der durch Hitze und Frost entstandenen Aberrationen. Entsprechend der intensiv hemmenden Wirkung von Frost und Hitze glaubt Fischer die daraus entspringenden Abänderungen, den im Miozen lebenden Vanessenformen an die Seite stellen zu dürfen.

Standfuß ist über die Frage nach der Bildungsweise und der phylogenetischen Bedeutung der Hitze- und Frostformen ganz anderer Ansicht wie Fischer. Er hält es zwar ebenfalls für sicher, dass die genannten Aberrationen ihre Entstehung keinem spezifischen Hitze- oder Frostreiz verdanken, sondern dass die Temperatur-extreme nur Vorgänge im Puppenorganismus auslösen, deren Resultat die aberrativ gezeichneten Falter darstellen. „Die Aberrationen“, sagt Standfuß wörtlich, „dürfen als Formen zu definieren sein, die sich nicht auf den Bahnen der erdgeschichtlichen Entwicklung der Art bewegen, sondern Neubildungen individueller Natur, individuelle Färbungsanomalien darstellen und die nur dann entstehen, wenn Faktoren einwirken, an welche eine Falterform nicht gewöhnt, auf die sie nicht abgestimmt ist.“

Während also Fischer den aberrativen Schmetterlingsformen eine hohe phylogenetische Bedeutung beimisst, werden dieselben von Standfuß als Neubildungen individueller Natur angesehen und gewertet. Einmal, meint Standfuß, müsse der Auffassung der Aberrationen als Rückschlagsformen schon die Tatsache widersprechen, dass gerade ganz besonders die männlichen Schmetterlinge, die viel weniger zum Rückschlag neigen wie die Weibchen, die in Rede stehenden Veränderungen zum Ansdruck bringen und viel häufiger Aberrationen bilden wie die Weibchen. Er hält es aber auch für unwahrscheinlich, dass dunkel gefärbte Falter, wie sie für die Aberrationen charakteristisch sind, den hellen Formen der heutigen Generation vorausgegangen sein sollte, da sich in der Gattung *Vanessa* wie auch bei den verwandten Nymphalidengattungen wahrscheinlicher umgekehrt erst gelbliche oder lichtbraune und in der Folge dunkle Zeichnungselemente entwickelt haben. Diesen Einwand Standfuß's gegen die von Fischer gegebene Erklärung kann ich insofern bestätigen, als auch während der Puppenentwicklung der verschiedenen Vanessenarten ausnahms-

los die hellen Elemente der Flügelzeichnung den dunkeln vorausgehen und dass in jüngeren Entwicklungsstadien die roten und gelben Töne auf der Flügelfläche einen größeren Raum einnehmen wie später. Es werden hier in der normalen Puppe nicht die dunklen Farben von helleren gefolgt, sondern umgekehrt die helleren Töne von dunklen Zeichnungen verdrängt. Bei den mit Frost und Hitze behandelten Schmetterlingspuppen scheint nun eine Umkehrung oder doch eine gewaltige Störung bezüglich der Ausfärbung der Flügel einzutreten. Standfuß hat nämlich beobachtet, dass die Farbenbildung relativ spät, d. h. kürzere Zeit vor dem Ausschlüpfen des Falters geschah, wie es normalerweise der Fall ist. Ferner wurden speziell die schwarzen Zeichnungselemente früher sichtbar als dies bei regulär sich entwickelnden Stücken der Fall ist und teilweise sogar noch vor dem Auftreten der roten und rotbraunen Farbentöne.

Trotz diesem Gegensatz bezüglich der phylogenetischen Deutung der Hitze- und Kälteaberrationen waren sich die Forscher von Anfang an darüber einig, dass die Temperaturextreme den Puppenorganismus auf dem Wege des Stoffwechsels oder durch Affizierung des Nerven- oder Zirkulationssystems beeinflussen. Sehr bald delimitierte Fischer diese Betrachtungsweise auch auf das Entstehen der Kältevarietäten aus. Er nahm an, es handle sich auch hier um das Zustandekommen von Rückschlagsformen, um das Resultat einer schwächeren Hemmungerscheinung, das phylogenetisch wohl der Eiszeitform des betreffenden Falters entsprechen dürfte. Nur der mäßige Wärmereiz allein sollte nach Fischer spezifische Varietäten hervorbringen. Eine Bestätigung für diese theoretische Anschauung erblickte er darin, dass nach seinen Erfahrungen Kälteformen auch durch Wärmereiz ausgelöst werden konnten, während die Wärmevarietät nur durch Wärme erzeugt wurde. Wie weit es sich bei diesen durch Wärme erzielten Kälteformen um wirkliche Kälteformen und nicht um Übergänge zur Hitzeaberration handelt, ist schwer zu bestimmen, wenn die Belege nur in photographischen Reproduktionen vorgelegen haben. Weder Standfuß noch Frings ist es jedenfalls bis jetzt gelungen, typische Kältevarietäten durch Wärme zur Entwicklung zu bringen, und es ist nicht unwahrscheinlich, dass es sich in diesen eigentümlichen Formen um Übergänge zu Hitzeaberrationen handelt, die Standfuß bei seinen Experimenten stets in größerer Anzahl erhalten hat. Vom theoretischen Standpunkt halte ich das Entstehen derartiger, den Kältevarietäten ähnlichen Formen nicht für ganz ausgeschlossen, vorausgesetzt, dass, wie Fischer angibt, bei seinem Experiment die Luft im Thermostaten durch Aufstellen von Schalen mit Schwefelsäure außerordentlich trocken war.

Auf Grund seiner in dieser Richtung stets negativ ausgefallenen

Experimente hält sich Standfuß noch immer für berechtigt, dem Einfluss mäßig erhöhter und mäßig erniedrigter Temperatur auf die Schmetterlingspuppe eine spezifische und entgegengesetzte Wirkung zuzuschreiben, eine Wirkung, wie sie sich in dem Einfluss südlicher und nördlicher Klimate äußert und in dem Kleid des Schmetterlings fixiert ist. Das Auftreten von Rückschlagsformen ist dabei durchaus nicht ausgeschlossen, denn es fand sich, dass Arten nördlicher Herkunft bei Behandlung der Puppen durch Kälte eine Annäherung an ältere, im Norden lebende Typen zum Ausdruck brachten, während umgekehrt bei Arten südlicher Provenienz durch Kälte eine Divergenz, durch Wärme hingegen eine Konvergenz herbeigeführt wurde. Rückschlag konnte also nach Standfuß bei Formen nördlicher Provenienz durch Kälte bei solchen südlicher Herkunft durch Wärme erzielt werden. Mit andern Worten: wurden die Schmetterlinge während ihrer Puppenentwicklung Temperaturen exponiert, auf die der Organismus ihrer Vorfahren abgestimmt war, so resultierten diesen Vorfahren ähnlich gezeichnete Falter. Danach wäre die durch Kälte erzeugte Varietät von *Vanessa urticae* var. *polaris* eine Rückschlagsform, die durch Wärme gezeitigte Var. *ichnusa* eine fortgeschrittene Varietät, da anzunehmen ist, dass die Wanderung dieses Schmetterlings von Norden nach Süden gerichtet war. Umgekehrt dürfte die aus *Vanessa cardui* erzeugene, sehr licht gefärbte, durch viel Rot und wenig Schwarz ausgezeichnete tropische Varietät dieses Falters als Rückschlag zu betrachten sein, währenddem die durch Kälte erzeugte Varietät *Wiskotti* ein Glied der fortschreitenden Entwicklungsreihe bildet.

Nun ist es aber für das Aussehen sämtlicher durch Wärme entstandenen Vanessenformen höchst charakteristisch, dass allgemein eine Zunahme roter Schuppen und eine Beimischung braunroter Töne zu konstatieren ist, die der Grundfarbe ein satteres feurigeres Kolorit verleiht, während gleichzeitig die dunklen Zeichnungselemente eine Reduktion erfahren. Diese Veränderungen treten ganz übereinstimmend auf, einerlei, ob das Experiment mit Schmetterlingen nördlicher oder südlicher Provenienz angestellt wurde. Der Einfluss kühlerer Temperatur, das Kälteexperiment, bewirkt dagegen mit sehr großer Regelmäßigkeit neben einer Aufhellung der Grundfarbe — diese ist statt feurig braunrot mehr gelb- oder licht rosarot — die Vermehrung schwarzer Zeichnungselemente, so dass es nahe liegt, zu fragen, ob die Temperatur vielleicht einen direkt verändernden Einfluss auf die Schmetterlingspigmente ausüben vermag. Der Versuch *in Vitro* zeigt (12), dass für die roten Zeichnungselemente ein solcher Einfluss besteht, dass hier Temperaturerhöhung den Farbenton der gelb- oder rosaroten Lösung in eine feurig gefärbte, mehr brammrote Flüssigkeit verwan-

delt, während z. B. auf Eis die rosa- und gelbroten Töne erhalten bleiben. Es ist danach auch wohl in der freien Natur die Nuancierung der Grundfarbe von direkten Temperatureinflüssen abhängig. Bei der Bildung schwarzer Farbstoffe handelt es sich wahrscheinlich um kompliziertere Vorgänge, da ich nach den Ergebnissen meiner bisherigen Versuche vermute, dass dem Auftreten des schwarzen Farbstoffes ein Zerfall des roten vorauszugehen hat. Der rote Farbstoff stellt, wie an anderer Stelle ausgeführt wurde (12a), einen eiweißartigen Körper dar, er enthält eine aromatische Gruppe, die unter gewissen Bedingungen abgespalten und durch Oxydation in einen schwarzbraun gefärbten Körper verwandelt werden kann, der mit dem schwarzbraunen Schuppenpigment identisch zu sein scheint. Alle Vorgänge nun, welche sich im Puppenorganismus abspielen und eine Herabsetzung der Lebenstätigkeit bedingen, führen zur Bildung des melainartigen Pigmentes. Damit wird die Stoffwechsellätigkeit der Puppe maßgebend für die Pigmentbildung, es ist aber deshalb durchaus nicht gesagt, dass die entstehenden Färbungsvarietäten phylogenetisch bedeutungslos wären. Nehmen wir den Fall an, dass ein von Norden nach Süden wandernder Schmetterling unter dem Einfluss wärmeren Klimas sein Aussehen verändert habe, ohne dass dabei gleichzeitig seine Konstitution zu sehr eine andere geworden ist, so ist es sehr wahrscheinlich, dass der Schmetterling in die ursprüngliche Form wieder zurückschlägt, sobald ihn von neuem ein Kältereiz trifft. Nur dann, wenn durch die Wanderung von Norden nach Süden seine Konstitution, die chemische Beschaffenheit und Reaktionsfähigkeit seines Körperplasmas verändert wurde, ist zu erwarten, dass kein Rückschlag erfolgt, auch wenn der Schmetterling seine Entwicklung unter ganz ähnlichen Bedingungen durchmacht wie damals.

Dass wir bei den Temperaturexperimenten den Stoffwechsel der Puppe in der Tat erheblich beeinflussen, ergibt sich aus den verschiedensten Beobachtungen. Durch Wärmereiz wird die Ruhezeit abgekürzt, der Falter entwickelt sich schneller und die Puppe ist während ihres Ruhestadiums bedeutend angeregter und reagiert energisch auf äußere Reize. Ihre Lebenstätigkeit ist höher gespannt und die Oxydationsprozesse werden somit schneller verlaufen, was auch daraus zu ersehen ist, dass sie in derselben Zeit einen größeren Gewichtsverlust erleidet, wie Puppen, die in kühler Umgebung gehalten werden.

In der Kälte ist umgekehrt die Puppenruhe von sehr viel längerer Dauer, die Reaktionsfähigkeit der Puppe auf äußere Reize ist vermindert, die Gewichtsabnahme eine viel langsamere und die Stoffwechselvorgänge im Organismus sind demnach herabgesetzt.

Ganz verschieden von der Wirkungsweise mäßig erhöhter und erniedrigter Temperaturen ist der Einfluss extremer Kälte und ex-

tremer Hitze. Im ersten Fall tritt bei der Puppe, sobald sie mit der Kältemischung in Berührung kommt, Gefühlslosigkeit ein, die Puppe wird starr, unbeweglich, die Turgeszenz der Haut ist so herabgesetzt, dass auf Einstich in die Flügel nur ein kleiner Tropfen Blut hervorquillt. Bei längerer Frostwirkung gefrieren die Säfte mehr oder weniger vollständig und die Puppe stirbt im ersteren Fall, wie Bachmetjew (1b) an zahlreichen Beispielen gezeigt hat, oder sie lebt wieder auf, wenn nicht alle Säfte gefroren waren.

Dass diese Behandlung der Puppen zu sehr erheblichen Veränderungen führen muss, kann nicht wundernehmen, wenn man bedenkt, dass durch das Gefrieren die in den Körperflüssigkeiten enthaltenen Salze ausfallen und dass ebenso die in den Geweben locker gebundenen Gase ausgetrieben werden, eine Erscheinung, von der man sich sehr leicht überzeugen kann, wenn man eine Puppe in gefrorenem Zustand durchschneidet und ihr Auftauen unter der Lupe verfolgt.

Nach Fischer werden Frostaberrationen am leichtesten dann erzielt, wenn die Puppen nicht langsam aus der Kältemischung in höhere Temperatur gebracht werden, die Versuche gelingen im Gegenteil besser, wenn der Gegensatz möglichst schroff, der Temperatursprung ein möglichst großer ist. Diese Erfahrung zeigt, dass Aberrationen am leichtesten unter Bedingungen entstehen, die für den Puppenorganismus am meisten schwächend und schädigend wirken, denn es ist bekannt, dass das Auftauen gefrorener Organe zu einem um so größeren Eiweißzerfall führt, je rascher dasselbe stattfindet.

Auch ungewöhnlich hohe Temperaturen wirken auf die Körpergewebe in ähnlicher Weise zerstörend ein wie großer Frost. Diese Veränderungen, die sich, wenn sie den gesamten Organismus treffen, in der Erscheinung des Hitzschlages kundgeben, sind zum großen Teil in einer ungenügenden Oxydation in einer Überladung des Blutes durch Kohlensäure zu suchen. Auch hier ist Eiweißzerfall die notwendige Folge der Schädigung, die sich bei der Schmetterlingspuppe durch vollkommene Reaktionslosigkeit, durch ausgedehnte Lähmungserscheinungen zu erkennen gibt.

Diese Auffassung der Hitz- und Frostaberrationen als das Resultat außerordentlicher Stoffwechselstörungen während des Puppenlebens, findet eine Bestätigung darin, dass auch andere Eingriffe, die physiologisch ähnlich schädigend wirken, zur Bildung analoger Aberrationen führen. So erhielt Fischer durch Zentrifugieren der Puppen der verschiedenen Vanessenarten typische Aberrationen, noch besser, wenn er die Puppen in Äthernarkose versetzte und schließlich behandelte ich mit demselben Erfolg die Puppen von *Vanessa urticae* dadurch, dass ich dieselben 24 Stunden lang einer Kohlensäureatmosphäre aussetzte.

Beim Zentrifugieren der Puppen werden wohl hauptsächlich die durch den Druck entstandenen Schädigungen für die erzielten Veränderungen maßgebend zu halten sein, bei der Äthernarkose und Kohlensäureasphyxie die Veränderungen, die das lebendige Plasma durch die Einwirkung dieser Gase erleidet, und die ebenfalls von ungenügender Oxydation und Eiweißzerfall gefolgt werden.

Eine weitere Versuchsreihe, die ich 1897 (12) mit Puppen von *Vanessa urticae* angestellt habe, ergaben, dass die Schmetterlinge, die in reiner Sauerstoffatmosphäre aufgezogen werden, manche Ähnlichkeit mit Faltern zeigen, die aus dem Wärmexperiment hervorgehen. Dies gilt namentlich für die Reduktion der schwarzen Beschuppung und ebenso für die eigenartige Missbildung der Flügelschuppen, die in dünne, aufgerollte, fast haarförmige Organe verwandelt werden. Die Grundfarbe dieser Schmetterlinge hat im Gegensatz zu den Wärmefaltern die Tendenz abzublassen.

An diese Experimente schließen sich die interessanten Versuche Cholodkowsky's (2), dem es zum erstenmal gelungen ist, durch monochromatische Beleuchtung eine Veränderung in Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge zu erzielen. Er setzte die Tiere, *Vanessa urticae*, schon als junge Raupen rotem bzw. gelbem oder blauem Lichte aus und erhielt unter gelber Beleuchtung einen Schmetterling mit schöner roter Grundfarbe, aber zusammenfließenden schwarzen Kostalflecken, einen Falter, der einen ganz deutlichen Übergang zu *V. urticae* var. *ichnusoides* darstellte. Unter blauem Licht entwickelten sich zwei Schmetterlinge, die außerordentlich licht gefärbt waren und eine Veränderung ihrer Beschuppung zeigten, wie ich sie bei den in Sauerstoff gehaltenen Faltern erzielt hatte und wie sie auch bei Wärmeformen erhalten werden.

Aus diesen Ergebnissen wäre zu schließen, dass bei Ausschluss der chemisch wirksameren Beleuchtungsstrahlen Formen entstehen können, die auf eine Herabsetzung der Oxydationstätigkeit im Organismus schließen lassen (aberr. *ichnusoides*), während das Aussehen der unter blauem Licht herangewachsenen Falter durch lichtere Töne und spärliche Schuppenbildung ausgezeichnet ist, was eine gesteigerte Stoffwechselfähigkeit in dem Puppenorganismus voraussetzt. Dass tatsächlich die blauen Strahlen auf den Stoffwechsel und die Entwicklung anregend wirken, beweisen auch die Versuche von Yung, der bei seinen Experimenten über die Entwicklung Wirbelloser und niederer Wirbeltiere gefunden hat, dass die unter blauen und violetten Strahlen gehaltenen Organismen die schnellste Entwicklung zeigen. Ich selbst habe aus Raupen von *Vanessa urticae* und *V. io* ebenfalls unter blauer Beleuchtung die größten Schmetterlinge erzogen. Der sich unter monochromatischem Licht beim lebenden Tier vollziehende Farbenwechsel entspricht im übrigen

vollkommen den Veränderungen, die unter gleichen Beleuchtungsverhältnissen am Farbstoff in Vitro auftreten.

Von allen anderen Experimenten an Lepidopteren, die von einem nennenswerten Erfolg begleitet waren, sind namentlich die Fütterungsversuche Pictet's zu erwähnen. Pictet fand, dass die Beschaffenheit des Raupenfutters nicht nur für die Färbung der Raupe, sondern ganz besonders auch für die des Schmetterlings bestimmend ist. Sehr auffallend albinotische Schmetterlinge konnten von *Oenaria dispar* erzogen werden, wenn die Raupen dieses Spinners mit Nussblättern statt mit Eichenblättern gefüttert wurden. Die erste Generation ergab bereits kleine gelbe, statt braungefärbte männliche Falter. Nach der zweiten Generation wurden die männlichen Falter noch kleiner und waren weiß gefärbt; da aber die auf diese Weise ernährten Tiere nach der zweiten Generation nicht mehr fortpflanzungsfähig waren, so zog Pictet die Nachkommen der auf Nussblätter aufgewachsenen Generation mit Eichenblätter auf und erst die folgende wieder mit Nussblätter. Auf diese Weise erhielt er Schmetterlinge von sehr kleinen Dimensionen, bei denen die Männchen ganz weiß mit etwas grauer Zeichnung, die Weibchen vollkommen einfarbig waren. Werden nun die durch den Einfluss der Nahrung in der beschriebenen Weise veränderten Falter in den folgenden Generationen wieder mit ihrer normalen Futterpflanze gefüttert, so nehmen sie allmählich ihre typische Färbung und Zeichnung an, daneben bleiben aber auch noch die erworbenen Zeichnungscharaktere zum Teil wenigstens bestehen. Eine eigentümliche Kombination von Färbungs- und Zeichnungscharaktere lässt sich erreichen, wenn z. B. eine Generation von *Oenaria dispar* mit Nussblättern, die nächste mit Esparrette, die dritte mit Eichenblättern gefüttert wird. Die Falter zeigen schließlich auf ihren Flügeln eine Mischung der drei durch die Futterpflanze bedingten Zeichnungstypen. Pictet hat seine interessanten Versuche auch noch auf verschiedene andere Schmetterlingsarten ausgedehnt, auf *Psilura monacha*, *Bombix quercus*, *Biston hirtarius*, *Abraaxus grossulariata*, und stets mit demselben Erfolg. Es zeigte sich bei allen Experimenten, dass die Beschaffenheit der Nahrung von sehr großer Bedeutung ist für die Gestaltung des Falterkleides, und diese Versuche beweisen deutlich, in welcher naher Beziehung die Flügelfarben zu den mit der Nahrung aufgenommenen Stoffen stehen, Beziehungen, die sich auch sonst offenbaren. Ich erinnere nur an die Versuche Poulton's (15) mit den Raupen von *Agrotis promubaa*, die ihre grünen und gelben Hautfarben nur dann bilden konnten, wenn sie chlorophyll- oder etiolinbaltige Nahrung zu ihrer Verfügung hatten, und ferner an die Ergebnisse meiner eigenen Untersuchungen über den roten Farbstoff bei den Vanessen.

Die Fütterungsexperimente Pictet's sind aber auch noch aus

einem anderen Grund von großer Bedeutung. Die Ergebnisse der zum erstenmal auf mehrere Generationen ausgedehnten Versuche zeigen, wie wir gesehen haben, dass die durch Nahrungswechsel hervorgerufenen Veränderungen des Falters, dass seine neu erworbenen Zeichnungscharaktere auf die Nachkommen vererbt werden, selbst dann, wenn die Raupen der zweiten Generation normalen Bedingungen ausgesetzt wurden. Wenn wir weiter berücksichtigen, dass es auch Standfuß und Fischer gelungen ist, die Vererbbarkeit der im Temperaturexperiment erzielten Variationen experimentell nachzuweisen, so werden wir kaum mehr an der Berechtigung des Lamarck'schen und Geoffroy St. Hilaire'schen Prinzips zweifeln können, wonach die Art durch äußere Einflüsse verändert wird, und wonach die durch Klima, Nahrung und Tätigkeit, überhaupt durch alle den Stoffwechsel beeinflussenden Einwirkungen erworbenen Eigenschaften bei den Nachkommen auf dem Wege der Vererbung erhalten bleiben.

Zusammenstellung der wichtigsten Arbeiten auf dem Gebiet der experimentellen Lepidoptereologie.

1. P. Bachmetjew: Über die Temperatur der Insekten nach Beobachtungen in Bulgarien. *Zeitschr. f. wiss. Zool.* Bd. LXVI, 1899, p. 521—604.
 - a) der kritische Punkt der Insekten und das Entstehen von Schmetterlingsaberrationen. III. *Zeitschr. f. Entomol.* Bd. V, 1900, 8 p.
 - b) Experimentelle entomologische Studien. I. Bd. Temperaturverhältnisse bei Insekten. Leipzig, W. Engelmann, 1901.
 - c) Kalorimetrische Messungen an Schmetterlingspuppen. *Ibid.* LXXI, 1902, p. 550—624.
2. Cholodkovsky, N.: Sur quelques variations artificielles du Papillon de l'Ortie (*Vanessa urticae*). In: *Ann. de la Soc. Entom. de France*, 1901, Vol. LXX, p. 174—177, 1. pl.
3. Dorfmeister, Georg: Über die Einwirkung verschiedener während der Entwicklungsperiode angewandter Wärmegrade auf die Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge. In: *Mitt. d. naturw. Ver. f. Steiermark*. Graz 1864. II. Heft, p. 99—108.
 - a) Über den Einfluss der Temperatur bei der Erzeugung von Schmetterlingsvarietäten. *Ibid.* Jahrg. 1879, p. 1—8 (Separat, Graz 1880).
4. Dixey, F. A.: On the phylogenetic significance of the wingmarkings in certain Genera of the Nymphalidae. In: *Trans. Ent. Soc.*, London 1891, p. 89.
5. Edwards, W. H.: An abstract of D. A. Weismann's paper on „The Season-Dimorphism“ of butterflies to which is appended a statement of some experiments made upon *Papilio ajax*. In: *Canad. Entomol.* Nr. 7, 1875, p. 228—240.
 - a) Effects of cold applied to the chrysalidies of Butterflies. In: *Amer. Entomologist*, Bd. III, 1880, p. 110—111. (Auch in: *Psyche* III, 1880, p. 1—4, 15—19, 75—76.)
6. Farkas, K.: Beiträge zur Energetik der Ontogenese. In: *Arch. f. d. ges. Physiologie.* Bd. 98, 1903, p. 490—546.
7. Fickert, C.: Künstliche Kälteabartungen von Schmetterlingen. In: *Jahreshefte d. Ver. f. vaterländ. Naturkunde in Württemberg*. Jahrg. 53, 1897, p. LXVIII.

8. Fischer, E.: Transmutation der Schmetterlinge infolge Temperaturänderungen. Experimentelle Untersuchungen über die Phylogenese der Vanessen. Berlin (Friedländer) 1894, 36 p.
- Nene experimentelle Untersuchungen und Betrachtungen über das Wesen und die Ursachen der Aberrationen in der Faltergruppe *Vanessa*. Berlin (Friedländer) 1896, 12 Abbild., 67 p.
 - Zwei sonderbare Aberrationen von *Vanessa antiopa* und eine neue Methode zur Erzeugung von Kälteaberrationen. Illustr. Wochenschr. f. Entomol. Neudamm 1897, 7 p.
 - Beiträge zur experimentellen Lepidopteroecologie in: Ill. Zeitschr. f. Entomol. Bd. II 1897, Bd. III 1898, Bd. IV 1899, Bd. V 1900.
 - Experimentelle kritische Untersuchungen über das prozentuale Auftreten der durch tiefe Kälte erzeugten Vanessenaberrationen. In: Soc. Entomol. XIII, 1899, 4 p.
 - Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. In: Allg. Zeitschr. f. Entomol. Bd. VI, 1901, 1 Taf. 2 Fig. im Text, 8 p.
 - Lepidopteroecologische Experimentalforschungen. In: Ill. Zeitschr. f. Entomol. Bd. VI 1901, Bd. VIII 1903, 2 Taf., 3 Fig., 41 p.
 - Weitere Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. 19 Abb., 2 Fig. im Text. In: Allg. Zeitschr. f. Entomol. 1902, Bd. VII, 15 p.
9. Frings, C.: Experimente mit erniedrigter Temperatur im Jahre 1898. In: Soc. Entomol., Jahrg. XIV, 1899, 7 p.
- Experimente mit erniedrigter Temperatur im Jahre 1899. In: Soc. Entomol. Jahrg. XV, 1900, 5 p.
 - Temperaturversuche im Jahre 1900. In: Soc. Entomol. Jahrg. XVI, 1901.
 - Berichte über Temperaturexperimente im Jahre 1901. Soc. Entomol. Jahrg. XVI, 1902, 13 p.
10. Gauekler, H.: Einfluss hoher Temperatur auf den Organismus von Insekten. In: Entomol. Nachr. (Karsch) Bd. XII, 1886, p. 246—247.
- Experimente mit niedrigen Temperaturen an Vanessenspuppen. In: Iris II, 1896, p. 394—397.
11. Krödel, E.: Durch Einwirkung niederer Temperaturen auf das Puppenstadium erzielte Aberrationen der *Lycaena*-Arten: *Corydon Poda* und *Damon Schiff.* In: Allg. Zeitschr. f. Entomol. Bd. IX, 1904, 21 Abb., 16 p.
12. Gräfin v. Linden, M.: Versuche über den Einfluss äußerer Verhältnisse auf die Gestaltung der Schmetterlinge. Illustr. Zeitschr. f. Entomol. Bd. 4, 1898, 12 p.
- Morphologische und physiologisch-chemische Untersuchungen über die Pigmente der Lepidopteren. 1. Die gelben und roten Farbstoffe der Vanessen. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 98, 1903, p. 1—89, 3 Textfig., 1 Taf.
13. Merrifield, F.: The effects of artificial temperature on the colouring of several species of Lepidoptera with an account of some experiments on the effect of Light. In: Transact. Entomol. Soc. London P. J. 1892, *ibid.* 1891, 1889, 1888.
- The effects of temperature in the pupal stage on the colouring of *Pieris napi*, *Vanessa atalanta*, *Chrysophonus phlaeas*. In: Transact. Entomol. Soc., London 1893, p. 55.
 - The colouring of *Chrysophonus phlaeas* affected by temperature. Entomologist, Dez. 1893, 5 p.
 - Experiments in Temperature Variation on *Lepidoptera* and their bearing on theories of heredity. Proceed. of Entom. Soc. of London, Part. I, 1894, 4 p.

- d) Temperature Experiments in 1893 on several species of *Vanessa* and other *Lepidoptera*. In: Transact. Entomol. Soc., London, Part. III, 1894, p. 425—438, 1 Taf.
- e) Recent examples of the effect an *Lepidoptera* of extreme temperatures applied in the pupal stage. Reprinted from the Proceedings of the South London Entomol. and Natural. Hist. Soc. 1897, 4 p.
14. Pictet, A.: L'influence des changements de nourriture sur les chenilles et sur la formation in sexe de leurs papillons. In: Compt. Rend. Soc. de phys. et d'hist. Nat. Genève XIX, 1902, p. 66—69.
- a) L'influence des changements de nourriture des chenilles sur le développement de leurs papillons. In: Compt. Rend. Soc. Hebrét. sc. Nat. Genève. Arch. d. sc. phys. et nat., p. 146—167.
- b) Variations des papillons provenant des changements d'alimentation de leurs chenilles et de l'humidité. In: Arch. sc. phys. et nat. Genève Ann. 107, Période 4, Tome XVI, 1903, p. 585—588.
- c) Notes complémentaires sur les variations des papillons provenant de l'humidité. In: Soc. de Phys. et d'Hist. Nat. Bull. d. séances, 1903, p. 2.
15. Poulton: The experimental proof that the colours of certain *Lepidopterous larvae* are largely due to modified plant pigments. Nature vol. XLVIII, 1893, p. 239.
16. Réaumur, M. de: Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. Tom. II, 1737, p. 70—71.
17. Reichenau, W. v.: Die Züchtung des Nesselfalters (*Vanessa urticae* L.), ein Beweis für den direkten Einfluss des Klimas. In: Kosmos V, 1882, 12, p. 46.
17. Ruhmer, G. W.: Die Übergänge von *Araschnia levana* L. zu var. *prorsa* L. und die bei der Zucht anzuwendende Kältemenge. In: Entomol. Nachr. (Karsch) XXIV, 1898, p. 37—52.
19. Urech, F.: Experimentelle Ergebnisse der Schnürung von noch weichen Puppen der *Vanessa urticae* quer über die Flügelchen. In: Zool. Anz. Bd. XX, 1897, p. 487—501.
- a) Ergebnisse von Temperaturexperimenten von *Vanessa io* L. In: Illustr. Zeitschr. f. Entom. 1898, p. 74—78.
20. Standfuß, M.: Handbuch für Sammler der europäischen Großschmetterlinge. Guben 1891, p. 74—78.
- a) Über die Gründe der Variation und Aberration des Falterstadiums bei den Schmetterlingen mit Ausblicken auf die Entstehung der Arten. Leipzig 1894.
- b) Weitere Mitteilungen über den Einfluss extremer Temperaturen auf Schmetterlingspuppen. In: Entomol. Zeitschr. 1895, Nr. 12, p. 1—8.
- c) Handbuch der paläarktischen Großschmetterlinge. Jena (Fischer) 1896, p. 137—153.
- d) Experimentelle zoologische Studien mit Lepidopteren. In: Neue Denkschrift d. allg. schweiz. Gesellsch. f. d. gesamte Naturw. 1898, p. 5—40, Taf. I—V.
- e) Gesamtbild der bis Ende 1898 an Lepidopteren vorgenommenen Temperatur- und Hybridationsexperimente. Separat aus: Insektenbörse. Jahrg. XVI, Nr. 11, 1899, 24 p., 4 Taf.
21. Venus, C. Pr.: Über Varietätenzucht. In: Korresp.-Bl. des entomol. Vereins Iris z. Dresden, 1, 1888, p. 209—210.
22. Weismann, A.: Studien zur Deszendenztheorie. I. Über den Saisondimorphismus der Schmetterlinge. Leipzig 1875.
- a) Neue Versuche zum Saisondimorphismus der Schmetterlinge. In: Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. Bd. 8, 1895, p. 611—684.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: [24](#)

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

Artikel/Article: [Die Ergebnisse der experimentellen Lepidoptereologie. 615-634](#)