© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Roux, W. Die Entwickelungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft." — Vorträge und Aufsätze zur Entwickelungsmechanik der Organismen I.
Schäffle. „Bau und Leben des sozialen Körpers."
Sedgwick. „Further Remarks on the Cell-Theory, with a Reply to Mr. Bourne." Quart.-Journ. of Micr. Sc. Vol. XXXVII, 1894.
— „Remarks of the Cell-theorie." III. Congres International Zoolog. Leyde 1896.
Spencer, H. „Principes de Sociologie." Alcan. Paris.
— „L'individu contre l'état" trad. par Gerschel. Bibl. d. Philos. centempor. Paris 1895.
Standfuß, M. „Gesamtbild der bis Ende 1889 an Lepidopteren vorgenommenen Temperatur- und Hybridisationsexperimente." — Insektenbörse XVI, 1899.
Whitman. „The inadequaly of the cell-theorie of development." Journ. of Morph. Vol. VIII, 1893.
Wiegand, Alb. „Der Darwinismus und die Naturfoschung Newton's und Cuvier's."
Wilhelmi, J. „Untersuchungen über die Exkretionsorgane der Süßwassertricladen." — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXX, 1906.
Wilson. „Some Phenomena of Fertilization and Cell-division in Etherized Eggs." Arch. f. Entwickelungsmech. Bd. XIII, 1901.

Ein Beitrag zur Frage der geschlechtlichen Zuchtwahl (Lepidopt.).

Von Wilhelm Petersen (Reval).

Aus Darwin's Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl ist, wie Plate[1]) (p. 113) treffend hervorhebt, nur die Entstehung der Schutzorgane und Waffen der Männchen durch sexuelle Zuchtwahl fast allgemein akzeptiert worden, während die Entstehung der Erregungsorgane auf diesem Wege nur „faute de mieux" angenommen werde. Gleichwohl fehlt es selbst in neuester Zeit nicht an Versuchen, den sogen. Schmuckfarben für die Theorie der geschlechtlichen Zuchtwahl eine höhere Bedeutung zuzuerkennen. Besonders ist Weismann (Vorträge über Deszendenztheorie, 1902, I. p. 230) mit bestrickender Beredsamkeit für die Wirksamkeit der sexuellen Selektion eingetreten und beruft sich zur Begründung seiner Ansichten mit besonderem Nachdruck auf einige Beispiele aus der Schmetterlingswelt, die in der Tat bisher noch keine andere Deutung gefunden haben. Wenn man die mit außerordentlichem Geschick gruppierten Tatsachen über die Schmuckfarben unserer Bläulinge, der Lycaeniden, liest, so sollte man meinen, dass eine andere Erklärung und andere Schlussfolgerungen als die Weismann'schen nicht gut möglich seien.

Da haben wir in der Gattung *Lycaena* Formen, welche in beiden Geschlechtern braun sind, wie *Lyc. astrarche* Bergstr.,

---

1) Über die Bedeutung des Darwin'schen Selektionsprinzipes und Probleme der Artbildung. II. Aufl. 1903.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

eumedon Esp., *admetus* Esp. — diese Färbung wird als die älteste und ursprüngliche der Gattung angesehen —, ferner haben wir solche Formen, bei denen nur im männlichen Geschlecht ein leuchtendes Blau auftritt: eine Wirkung der geschlechtlichen Zuchtwahl, und schließlich Arten, bei denen in beiden Geschlechtern die blaue Färbung vorherrschend ist, wie z. B. *Lyc. arion* F., *jolas* O., *meleager* Esp. In letzterem Falle ist nach dem vermeintlichen Gesetz der männlichen Präponderanz in der phyletischen Entwickelung die blaue Färbung der Männchen auf die ursprünglich braunen Weibchen übergegangen, und dieser Übergang der neu erworbenen blauen Färbung auf die Weibchen zeige sich, wie Weismann meint, sporadisch auch bei den Arten der zweiten Gruppe, besonders schön aber bei *Lyc. meleager*, wo noch ein Teil der Weibchen braun, der andere aber schon blau ist. Den Beschluss der ganzen Entwickelungsreihe bilde dann eine Anzahl von Arten tropischer oder doch warmer Länder, Arten, die in beiden Geschlechtern gleich stark blau gefärbt sind.

Somit scheint die Gattung *Lycaena* ein vortreffliches Material zur Stütze der geschlechtlichen Zuchtwahl einerseits und als Beleg für die Präponderanz der männlichen Charaktere andererseits abzugeben. Es ist bisher niemand eingefallen, an der Ursprünglichkeit der braunen Färbung bei den Weibchen ernstliche Zweifel zu hegen oder irgendwelche Beweise dagegen zu sammeln, und ich muss gestehen, dass ich früher die allgemein gültige Annahme als eine selbstverständliche angesehen habe, vielleicht unbewusst von dem Gedanken der geschlechtlichen Zuchtwahl beherrscht. Bei einer solchen Voraussetzung mussten denn auch die in beiden Geschlechtern braunen Arten als die primitivsten Formen angesehen werden.

Ich war daher nicht wenig überrascht, als ich auf Grundlage vergleichend-anatomischer Untersuchungen an den Generationsorganen der Lycaeniden zu dem unabweisbaren Schluss geführt wurde, dass umgekehrt bei den Lycaeniden die in beiden Geschlechtern wenig differenzierten blauen Arten der Gattung *Lycaena* ganz unzweifelhaft den ursprünglichsten Typus repräsentieren, während die in beiden Geschlechtern braunen Arten, sowie unsere europäischen Arten der Gattung *Chrysophanes* und *Thecla* als sekundär abgeänderte Formen zu betrachten sind. Nachdem ich schon 1892 für *Lycaena arion* F. paarig getrennte Hoden konstatiert hatte, wie sie unter den Schmetterlingen sonst nur bei Hepialiden, Micropterygiden und einigen anderen sehr primitiven Formengruppen vorkommen, habe ich später meine Untersuchungen auf alle bei uns in Estland fliegenden *Lycaena*-Arten ausgedehnt und dann an frischem Untersuchungsmaterial in der Schweiz, in Tirol und Oberitalien soweit vervollständigen können,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dass ich eine lückenlose Reihe für alle phyletischen Entwickelungsstadien in der Gattung *Lycaena* — entsprechend den ontogenetischen Stadien der Hodenentwickelung — aufführen kann. Nach meinen Untersuchungen hat sich die Gattung *Lycaena* als die primitivste unter den Tagfaltern erwiesen: nur von wenigen Arten, und gerade von den in beiden Geschlechtern braunen Arten, wird der für die Tagfalter sonst allgemein typische Bau der Hoden, der „Imaginaltypus", nahezu erreicht, während die in beiden Geschlechtern blauen Formen den „Larventypus" zeigen, die Formen mit blauen Männchen und braunen Weibchen, die Mitte zwischen beiden Extremen haltend, alle Abstufungen des „Chrysalidentypus" in der Hodenbildung aufweisen. Ich kann hier nicht näher auf diese Frage eingehen und verweise daher auf meine Arbeit: Beiträge zur Morphologie der Lepidopteren (Mém. d. Acad. d. Wissensch. Petersburg, Vol. 6, 1900).

Untersucht wurden von mir folgende Arten der Gattung:

1.	*Lycaena*	*argiades* Pall.	10.	*Lycaena*	*meleager* Esp.
2.	„	*argus* L.	11.	„	*bellargus* Rott.
3.	„	*argyronomon* Bergstr.	12.	„	*coridon* Poda
4.	„	*optilete* Kn.	13.	„	*damon* Schiff.
5.	„	*orion* Pall.	14.	„	*jolas* O.
6.	„	*astrarche* Bergstr.	15.	„	*minimus* Fuessl.
7.	„	*eumedon* Esp.	16.	„	*semiargus* Rott.
8.	„	*icarus* Rott.	17.	„	*arion* L.
9.	„	*amanda* Schn.	18.	„	*argiolus* L.

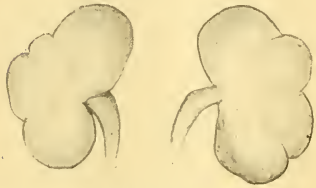
Beifolgend gebe ich Fig. 1—5 (ein wenig schematisiert bei ca. 17facher Vergrößerung) die Hodenbildung von 5 Arten, welche die phyletischen Hauptetappen der Hodenbildung in der Gattung *Lycaena* darstellen. Bei der sexuell wenig differenzierten, blauen *Lycaena jolas*, Fig. 1, zeigt der Hodenbau noch den reinen Larventypus, mit 4 nebeneinander liegenden Hodenfollikeln; etwas vorgeschritten in der Lagerung der Follikel ist *Lyc. arion* (Fig. 2), doch sind hier immerhin noch die Hoden paarig getrennt. Bei *Lyc. icarus* (Fig. 3) ist schon eine, wenn auch leichte Verschmelzung der Hodenkugeln eingetreten; stärker zeigt sich diese Verschmelzung bei der in beiden Geschlechtern braunen *Lyc. astrarche* (Fig. 4); den Schluss der Reihe macht schließlich *Lyc. eumedon* (Fig. 5), mit stark verschmolzenen Hoden, also einer unpaaren Hodenkugel, die äußerlich nur durch eine leicht angedeutete Furche die Paarigkeit der Hoden verrät und sich nur durch diese Furchung vom reinen Imaginaltypus unterscheidet. Wenn wir nun bedenken, dass in ganzen großen Gruppen der Schmetterlinge, wie z. B. bei den Noctuiden, Geometriden, Pyraliden, Tortriciden selbst in den extremsten Gattungen kaum Arten zu finden[1]) sein dürften, die in

1) Meine Untersuchungen haben sich bisher nur auf ca. 1200 Arten beschränkt, doch lässt sich nach den bisherigen Ergebnissen sicher kein anderes Resultat er-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Hodenbildung so stark differieren, wie etwa *Lyc. arion* und *astrarche*, so wird man unserem anatomischen Befunde keine geringe Beweiskraft beimessen. Selbst wenn sonst gar nichts anderes für den primitiven Zustand der in beiden Geschlechtern blauen Arten und den sekundären Charakter der braunen Färbung spräche, so wäre bei so schwerwiegenden Tatsachen, die durch vergleichende Untersuchung eines sehr umfangreichen Materials mit Berücksichtigung der Ontogenese gewonnen wurden, mindestens eine Revision der ganzen Frage unerlässlich; niemals aber durfte die Annahme von der Ursprünglichkeit der braunen Färbung in der Gattung *Lycaena* als sichere Basis für weitgehende Schlüsse in

Fig. 1.



Lycaena iolas O.

Fig. 2.

Lycaena arion L.

Fig. 3.

Lyc. icarus Rott.

Fig. 4.

Lycaena astrarche Bergstr.

Fig. 5

Lycaena eumedon Esp.

anderen Fragen, wie z. B. der der sexuellen Selektion oder der Präponderanz der männlichen Charaktere dienen.

Es schien mir daher geboten, nach weiteren Tatsachen zu suchen, welche zur Klärung der vorliegenden Fragen beitragen könnten, und ich glaube nun in der Schuppenbildung der Lycaeniden ein Material gefunden zu haben, das meinen, aus der Bildung der Generationsorgane gezogenen Schlüssen als weitere Stütze dienen kann.

Die Färbung des Schmetterlingsflügels beruht auf einer Färbung der Schuppen, die der farblosen Flügelmembran eingefügt sind, und diese Schuppenfärbung wird bekanntlich hervorgerufen entweder durch Pigmente oder durch sogen. physikalische oder Strukturfarben.

warten, zumal ich fast alle Familien der paläarktischen Lepidopterenfauna und viele tropische Formen untersucht habe. –

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Pigmente liegen in Form feiner Körnchen oder als Belag in der hohlen Schuppe und zwar in der Weise, dass sie der inneren Wand des Teiles der Schuppen anliegen, welcher der Flügelmembran abgewandt ist. Die Strukturfarben dagegen beruhen, wie beim Perlmutterglanz, auf Oberflächenstruktur der Schuppe. Wie weit trübes Medium bei den blauen Schuppen eine Rolle spielt, ist noch nicht ganz aufgeklärt, auffallend ist, dass die rein blauen Schuppen, z. B. bei *Lycaena*, bei durchfallendem Licht hellgelblich tingiert, bei auffallendem Licht und zugleich dunklem Hintergrunde (besonders bei schwacher Vergrößerung) in schönstem Blau gefärbt erscheinen. Es ist überhaupt eine bemerkenswerte Tatsache, dass die blaue Färbung, einige ganz seltene Ausnahmen abgerechnet, im Tierreich stets durch Oberflächenstruktur oder durch trübes Medium hervorgerufen wird.

Die Frage ist schwer zu lösen, ob es sich, speziell bei den Bläulingen, um einen Farbeneffekt handelt, der auf eine besondere Oberflächenbeschaffenheit der Schuppen zurückzuführen ist, oder ob das Blau durch „trübes Medium" hervorgerufen wird (etwa wie beim Blau des Himmels oder des Auges); doch ist eine genaue Beantwortung der Frage für unsere vorliegende Untersuchung von Bedeutung. Beim trüben Medium handelt es sich um so feine Verteilung von Stoffteilchen, dass vorzugsweise kurze Wellen von denselben voll reflektiert werden, und als Gesamteffekt Blau zustande kommt, während die durch das trübe Medium hindurchgehenden Wellen (Grün bis Rot im Spektrum) sich zum komplementären Gelb vereinigen. Da nun in der Tat die fraglichen Schuppen bei auffallendem Licht und einem Hintergrunde, der alle durchgegangenen Strahlen verschluckt, blau erscheinen, bei durchfallendem Lichte dagegen gelb, so liegt hier die Möglichkeit vor, dass die blaue Färbung der dem Flügel eingefügten Schuppen durch „trübes Medium" bewirkt werde. Dieses setzt aber eine viel feinere Verteilung von reflektierenden Stoffteilchen innerhalb des Schuppenbalges voraus, als bei der gewöhnlichen Pigmentierung der Schuppen beobachtet wird, und eine solche feinere Verteilung der Pigmente könnte mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit als ein sekundärer Zustand angesprochen werden — die gröbere Verteilung der Pigmente als primären Zustand gedacht.

Wenn sich dagegen nachweisen ließe, dass das Blau der Lycaenen-Schuppen nicht durch trübes Medium, sondern durch besondere Oberflächenstruktur der Schuppen hervorgerufen wird, so käme das Blau eben ganz ohne Wirkung der Pigmente zustande, d. h. auch ohne Pigmentteilchen in allerfeinster Verteilung. Dieser Nachweis ist nun nicht leicht, da es große Schwierigkeiten bietet, etwa in der Schuppe vorhandene Pigmente so zu extrahieren, dass dabei die Oberfläche der Schuppe in keiner Weise leidet. Durch

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

einen glücklichen Zufall aber bin ich in der Lage, die Frage auf anderem Wege mit voller Sicherheit zu entscheiden. Ich besitze nämlich ein im vorigen Sommer von mir in Estland gefangenes Exemplar eines totalen männlichen Albinos von *Lycaena argus* L. (*aegon* Schiff.), das sich — ein seltener Fall — durch vollständige Abwesenheit dunkler Pigmente an Flügeln und Körper auszeichnet. Die Oberseite des Tieres schimmert, von der Seite gesehen, schwach ins Bläuliche, die Unterseite ist vollkommen weiß. Betrachtet man nun die bläulichen Schuppen der Oberseite unter dem Mikroskop bei durchfallendem Licht, so erscheinen sie genau so gelb, wie normale blaue *Lycaena*-Schuppen, bei auffallendem Licht und dunklem Hintergrunde dagegen erstrahlen sie in intensivem Blau, so dass sie also in keiner Weise von den gewöhnlichen Schuppen der Lycaeniden abweichen, auf der Flügelfläche aber wegen des fehlenden dunklen Hintergrundes nur schwach zur Geltung kommen. Von besonderer Wichtigkeit ist es nun aber, dass die gelbliche Färbung der Schuppen bei durchfallendem Licht hier nicht von irgendeinem Pigment, wenn auch in feinster Verteilung, hervorgerufen sein kann, denn am ganzen Schmetterling enthält keine einzige der Schuppen dunkles Pigment. Somit kann denn auch die Erscheinung der blauen Färbung durch nichts anderes als durch Oberflächenstruktur der Schuppen bedingt sein.

Die Strukturfarbe nun, in erster Linie das leuchtende Blau, wird bei der Schmetterlingsschuppe dadurch hervorgerufen, dass die Oberfläche des Schuppenbalges von einem System von Längs- und Querleisten bedeckt wird[1]). Bei Gold oder Rotgold (*Chrysophanes*) wird der Effekt dadurch erreicht, dass solchen Schuppen mit besonderer Oberflächenstruktur noch gelbbraune oder rote Pigmente eingelagert sind. Bei den bräunlichen oder schwärzlichen Schuppen der Lycaeniden nun ist die Dunkelfärbung dadurch erreicht, dass eine starke Einlagerung dunkler Pigmente in die Schuppe stattgefunden hat. Da aber die Schuppen der Flügeloberfläche so gelagert sind, dass jede Reihe von der darauffolgenden zum großen Teil überlagert wird, und nur der Spitzenteil der Schuppe frei bleibt, so hängt die Färbung der Flügelfläche nur von der Färbung dieses Spitzenteils der Schuppen ab.

Daraufhin stellte sich mir die Frage nach der ursprünglichen Färbung der Schuppen bei den Lycaeniden folgendermaßen: Ist die dunkle Färbung das primäre, die blaue erst eine sekundäre Errungenschaft, so wird das Blau zuerst im Spitzenteil der Schuppe auftreten, die Basis der Schuppe aber noch von Pigment erfüllt sein; denn erstens wäre, da der Basalteil gar nicht zur Geltung

1) Dieses System von Linien ist uns von den als Testobjekt für schwache Vergrößerungen dienenden *Janira*-Schuppen genugsam bekannt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

kommt, hier eine Blaufärbung überflüssig, und zweitens würde vielmehr ein dunkler Hintergrund das Blau der darüber gelagerten Schuppe viel besser zur Geltung bringen.

Ist dagegen die blaue Färbung der Flügelfläche das ursprüngliche, die braune Farbe eine sekundäre Erwerbung, so ließe sich vielleicht erwarten, dass der Spitzenteil der Schuppen allein eine stärkere dunkle Pigmentierung zeigt, während der Basalteil der Schuppe noch blau ist, jedoch bei der eigentümlichen Lagerung der Schuppen auf der Flügelfläche nicht zur Geltung kommt, da nur die Spitzen der Schuppen unbedeckt sind. Ganz besonders deutlich müsste ein solches Verhalten sich an denjenigen dunklen Flecken der Flügelfläche zeigen, die, wie bei einigen blauen Arten, mit Sicherheit als eine sekundäre Neubildung aus jüngster Zeit anzusprechen sind, z. B. dem schwarzen Fleck bei *Lycaena arion* v. *alpina* (*obscura* Chr.) in Zelle 2.

Die Untersuchung zeigte nun, dass die zweite Voraussetzung sich in glänzender Weise bestätigte. Bei den isolierten dunklen Schuppen der Gattung *Lycaena* erscheint in der Tat der Basalteil der Schuppen bei richtiger Beleuchtung vollkommen blau, ja es lässt sich sogar zeigen, dass selbst die braunen Schuppen der in beiden Geschlechtern dunklen Arten, wie *L. eumedon* und *astrarche* bei schiefer Beleuchtung und in richtiger Abblendung (sc. bei schwacher Vergrößerung) in schönstem Blau erstrahlen.

Es ist also auch bei den Schuppen dieser Arten noch die ursprüngliche Oberflächenstruktur vorhanden, die dem Strukturblau zugrunde liegt, nur kommt diese Färbung wegen der starken Einlagerung dunkler Pigmente und infolge der Überlagerung durch andere Schuppen nicht mehr zur Geltung.

Weismann sagt allerdings (l. c. p. 232): „Entfärbt man die Schuppen der Weibchen durch Kochen mit Kalilauge und trocknet sie dann, so sehen sie nicht etwa auch blau aus, wie die der Männchen; die Männchenschuppen besitzen also etwas, was die Weibchen nicht haben.“ Die Sache liegt vielmehr umgekehrt, die Schuppen der Weibchen haben etwas, was denen der Männchen fehlt, nämlich das dunkle Pigment. Wer aber den durch Kochen mit Kalilauge entfärbten Flügel eines weiblichen Bläulings einer genauen mikroskopischen Prüfung unterwirft, wird sich gewiss nicht wundern, wenn von der erwarteten blauen Färbung nichts zu sehen ist, denn die Schuppen werden von der Kalilauge dermaßen deformiert, dass von einer Farbenwirkung der Oberflächenstruktur überhaupt nicht mehr die Rede sein kann.

Ja wir können noch weiter gehen. Die Feuerfalter (*Chrysophanes*) sind nach meinen anatomischen Untersuchungen, wie oben erwähnt, Abkömmlinge der Bläulinge, und auch bei ihnen kann man den Basalteil der Schuppe noch vollständig blau finden, da

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die Einlagerung der roten Pigmente sich vorwiegend auf die Spitzenhälfte der Schuppe beschränkt. Man kann sogar zeigen, dass hier noch alle Schuppen der goldroten Flügeloberfläche (etwa bei *Chrys. virgaureae* L.) die Struktur der Bläulingsschuppen besitzen, denn bei schiefer Beleuchtung kann man das überraschende Schauspiel genießen, die rotgoldenen Schuppen in intensivstem Blau glänzen zu sehen.

Die *Rhopalocera* (Tagfalter) bilden unzweifelhaft einen sehr alten Seitenzweig am Stamm der Lepidopteren, und daher sehen wir denn auch bei den meisten Familien derselben das System der Leisten auf der Oberfläche der Schuppen in der primitiven Regelmäßigkeit vertreten, während bei den jüngsten Formen der *Noctuae* und *Geometrae* diese Regelmäßigkeit der Linienführung schon stärker gelitten hat, und hier fast ausschließlich das Pigment zur Herrschaft gekommen ist (cf. Fig. 10). Daher kann man dann auch selbst an den pigmentierten Schuppen der Tagfalter durch geeignete Beleuchtung Strukturfarben, besonders das Blau, zur Erscheinung bringen. Nicht minder effektvoll als bei den Feuerfaltern ist es, wenn man durch geeignete Behandlung und Beleuchtung beispielsweise die weiße Flügelfläche unserer gewöhnlichen Weißlinge, z. B. des Kohlweißlings, in ein leuchtendes Blau verwandelt. Zu diesem Zweck entferne ich nach Möglichkeit den Schuppenbelag auf der Unterseite des Flügels und durchtränke den auf den Objektträger gebrachten Flügel mit Toluol und Kanadabalsam, um die Wirkung der weißen Pigmente aufzuheben; bei geeigneter Beleuchtung erscheint dann die ganze Flügelfläche blau. Ebenso kann man beim Männchen des Hopfenspinners, *Hepialus humuli*, die silberweiß glänzende Fläche des Flügels wie bei unseren Schillerfaltern im herrlichsten Blau erstrahlen lassen, wenn man die den weißen Silberglanz bedingende Luft aus den Schuppen entfernt hat[1]).

Die eigentümliche Oberflächenstruktur der blauen und goldenen Schuppen scheint überhaupt von hohem phyletischem Alter zu sein und sich mit großer Zähigkeit erhalten zu haben. In fast allen primitiven Gruppen der Schmetterlinge sehen wir sie erhalten; bei den Micropteryginen ist die goldene Färbung nach Familiencharakter geblieben, ebenso bei den Adeliden. Eingehendere Untersuchungen nach dieser Seite dürften sich, nach meinen bisherigen Untersuchungen zu urteilen, als lohnend erweisen.

Es fehlt uns, zur Vervollständigung unseres Beweismaterials, nun noch der Nachweis, dass auch ontogenetisch die Einlagerung der Pigmente in die Schuppe gegenüber der Oberflächenstruktur eine sekundäre Erscheinung ist.

1) Man darf bei diesen Versuchen nicht die Geduld verlieren, da sie etwas Übung verlangen, besonders die Abblendung bei schiefer Beleuchtung. Bei richtigem Arrangement sind die zu erzielenden Effekte im höchsten Grade überraschend.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

In der Entwickelung der Schuppe tritt die eigentümliche Oberflächenstruktur lange vor der Einlagerung der Pigmente auf.

Semper schildert uns den Vorgang in seiner bekannten Arbeit[1]) folgendermaßen: „Zuerst sieht man an den Schuppen nur eine einfache, ziemlich dünne Membran, bald aber bilden sich Längsstreifen auf derselben dadurch, dass nur an gewissen Stellen eine weitere Verdickung der ausgeschiedenen Membran stattfindet, und endlich beschränkt sich die fernere Ablagerung auf Querstreifen, welche sich zwischen den einzelnen Längsstreifen bilden. Jetzt ist bis auf das Pigment, welches bei manchen Arten noch in diese Schicht kurz vor dem Ausschlüpfen gelagert wird, die Schuppe fertig."

Was nun speziell die Einlagerung der Pigmente in die fertige Schuppe betrifft, so finden wir darüber ausführliche Angaben in der trefflichen Arbeit von Alfred Mayer[2]), in der uns der ganze Prozess an der Hand vorzüglicher Abbildungen eingehend geschildert wird. Uns interessiert hier besonders die Angabe (l. c. p. 223): „we see then, that the diffraction colors of the scales are provided for long before the scales show any trace of pigment within them; but as long as the scales remain full of protoplasma, they are as transparent as glass."

Auch auf dem Wege der Vergleichung lässt sich an den definitiven Schuppen verschiedener Arten oder verschiedener Parteien derselben Flügelfläche der Werdegang der Pigmentierung verfolgen, besonders wo es sich um Einwanderung dunkler Pigmente handelt. In beifolgenden Figuren gebe ich einzelne Stadien der Pigmentierung nach Mikrophotographien wieder.

Es zeigt sich, dass die Pigmentierung von der Mittelrippe der Schuppe, der Fortsetzung des Stieles, ausgeht und sich von hier aus über die Schuppenfläche ausbreitet, wobei einzelne Rippen, stärker pigmentiert, plastisch hervortreten, und, was besonders interessant ist, die dunklen Seitenränder der Schuppe sich nach oben umbiegen (Fig. 8), wodurch die Refraktionsfähigkeit der Schuppenoberfläche aufgehoben wird. Bei solchen aus dem Grenzgebiet von Blau und Schwarz stammenden Schuppen der dunkelgesäumten Weibchen von *Lyc. jolas* lässt sich bei zweckentsprechender Beleuchtung zeigen, dass die zwischen den stärker erhabenen Leisten liegenden Partien der Schuppe noch blau glänzen. Ganz besonders instruktiv lässt sich die Verteilung der dunklen Pigmente von der Mittelrippe der Schuppe aus bei der melanotischen Form von *Amp. betularia* zeigen, der ab. *doubledayaria* (Fig. 10),

1) C. Semper. Über die Bildung der Flügelschuppen und Haare (Epidermalgebilde) bei den Lepidopteren. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1875. VIII. p. 326—39.

2) Alfred Goldsborough Mayer. The Developpement of the Wing Scales and their Pigment in the Butterflies and Moths. Bullet. of the Mus. of Comp. Zool. Harw. Coll. XXIX 5 (1896).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wobei dieser Fall noch dadurch unser besonderes Interesse erregt, als es sich hier sicherlich um eine phylogenetisch jüngere Form

Fig. 6.

Lycaena icarus Rott.

Fig. 7.

Lycaena astrarche Bergstr.

Fig. 8.

Lycaena astrarche Bergstr.

Fig. 9.

Morpho cypris.

Fig. 10.

Amphidasys betularia ab. *doubledayaria* Mill.

Fig. 6. Eine rein blaue Schuppe (sc. blau bei auffallendem Licht und dunklem Hintergrunde) von *Lycaena icarus* Rott.
Fig. 7. Eine dunkle Schuppe vom Weibchen von *Lycaena astrarche* Bergstr., halbpigmentiert.
Fig. 8. Eine Schuppe von *Lycaena astrarche* Bergstr., welche die Einlagerung der Pigmente zeigt.
Fig. 9. Eine Schuppe von *Morpho cypris*, sekundär verändert.
Fig. 10. Eine dunkle Schuppe von *Amphidasys betularia* ab. *doubledayaria* und zwar von einer Stelle des Flügelmittelfeldes, die bei der Stammart weiß ist.

handelt; den gewöhnlichen Schuppen der *A. betularia* fehlen diese dunklen Seitenäste, die von der Mittelrippe ausgehen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Somit werden wir auch bei der ontogenetischen und vergleichenden Betrachtung der Schuppen zu dem Schluss geführt, dass die Strukturfarben das ursprüngliche, die auf Pigment beruhenden Färbungen das sekundäre sind. Dabei ist es selbstverständlich, dass einzelne Teile in der Zeichnung, wie z. B. die Gold- und Silberflecke bei den Plusien etc. erst wieder sekundär entstanden sein können, und es wird bei einer solchen Sachlage sofort klar, wie leicht glänzende Flecke, Augen, Schillerfarben etc. sekundär herausgebildet werden können, da die anatomischen Vorbedingungen dazu noch latent an den meisten Schuppen vorhanden sind.

Für unsere vorliegende Betrachtung aber ergibt sich:

1. dass bei den Lycaeniden die in beiden Geschlechtern sexuell wenig differenzierten blauen Arten den ursprünglichen Typus repräsentieren,

2. dass bei den Arten, bei denen das Männchen blau, das Weibchen braun ist, die dunkle Färbung der Weibchen eine Neuerwerbung ist,

3. dass die in beiden Geschlechtern dunklen Arten als die phylogenetisch jüngsten Formen der Gattung *Lycaena* zu betrachten sind.

Dieses Resultat der Schuppenuntersuchung aber deckt sich vollständig mit dem, was uns die vergleichende Untersuchung der Generationsorgane bei *Lycaena* und *Chrysophanes* gelehrt hat und wir sind somit auf zwei völlig verschiedenen Wegen zu demselben Ergebnis gekommen.

Daraus folgt nun weiter, dass wir die blaue Färbung der männlichen Bläulinge nicht, wie bisher üblich, als eine solche aufzufassen berechtigt sind, die durch sexuelle Zuchtwahl erst aus der braunen oder schwarzen Färbung hervorgegangen ist. Die Voraussetzung, dass etwa das leuchtende Blau der Männchen das Wohlgefallen der Weibchen wachruft und einen Erregungszustand hervorruft, enthält außerdem ein schwer kontrollierbares psychisches Moment, dem die schwerwiegende Tatsache gegenübersteht, dass bei den Schmetterlingen wohl ausnahmslos in erster Linie Duftapparate vorhanden sind, die der Erkennung und Erregung der Geschlechter dienen. Neben derartig wirkenden Duftapparaten — und gerade die männlichen Lycaeniden sind reich ausgestattet mit spezialisierten Duftapparaten — sich bei den Weibchen ein ästhetisches Wohlgefallen an lebhaftem Blau zu denken, ein Wohlgefallen, das zu einem mächtigen, umgestaltenden Faktor wird, hieße doch, eine Rechnung mit sehr unsichern Faktoren machen. Für die Erklärung der sekundär aufgetretenen dunklen Färbung der Weibchen bleibt uns immer noch ein weites Feld. Selbst wenn uns die Annahme einer größeren Schutzbedürftigkeit der Weibchen nicht befriedigt, dürfte der von Lord Walsingham zuerst (1885) ausgesprochene

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und neuerdings von Ch. Schröder wieder aufgenommene Gedanke, dass bei der Färbung das Wärmeabsorptionsvermögen eine wichtige Rolle spiele, neue Ausblicke eröffnen.

In jedem Falle aber erweist sich die Gattung *Lycaena* als ein durchaus ungeeignetes Material, wenn es sich um Beweise für die Wirkung der geschlechtlichen Zuchtwahl handelt, und es zeigt sich zugleich an diesem Beispiel, dass eine eingehende Prüfung der Stützen dieser Theorie auch in anderen Fällen durchaus zu empfehlen ist.

Ähnlich stellt sich das Resultat unserer Untersuchungen an den Bläulingen zur „männlichen Präponderanz in der phyletischen Entwickelung". „Wir haben bei den Bläulingen eine ganze Anzahl von Arten, bei denen die braunen Weibchen zum Teil die blaue Färbung der Männchen annehmen, so z. B. ab. *callarga* Stgr. von *argyronomon* Bergstr. ab. *caerulescens* Pet. von *argus* L., ab. *ceronus* Esp. von *bellargus* Rott., ab. *syngrapha* Kef. von *coridon* Poda u. a. Da wir nun gesehen haben, dass auch bei den Weibchen die ursprüngliche Farbe die blaue ist, so ist die landläufige Auffassung, dass es sich hier um ein Übergehen eines von dem Männchen zuerst erworbenen Charakters auf das Weibchen handelt, mindestens mit großer Reserve aufzunehmen, da wir vielleicht ungezwungener in den blauen Weibchenformen einfache Rückschlagsformen zu sehen haben.

Ein einwandfreies Beweismaterial für die Wirkung der männlichen Präponderanz aber bieten diese Fälle in der Gattung *Lycaena* keineswegs. Denn wenn wir auch die Möglichkeit zugeben, dass bei den in beiden Geschlechtern dimorphen *Lycaena*-Formen die sporadisch auftretende blaue Färbung der Weibchen eine sekundäre Erwerbung im obigen Sinne sein könnte, so bietet doch die Annahme, dass es sich um einen Rückschlag auf die ursprüngliche blaue Färbung handle, eine ungleich größere Wahrscheinlichkeit, da jene Formen gerade in Jahren mit abnormen Temperaturen häufiger aufzutreten scheinen. Dagegen könnten wir bei den in beiden Geschlechtern sekundär braun gewordenen Arten vielmehr eine Präponderanz des weiblichen Geschlechtes annehmen. Bei den Schmetterlingen gerade haben wir eine Menge von Beispielen, wo neue Charaktere zuerst bei den Weibchen auftreten.

Zum Schluss will ich nicht unerwähnt lassen, dass meine Feststellung des phylogenetisch hohen Alters der Gattung *Lycaena* auf Grundlage der Sexualorgane durch A. Walter's Untersuchungen an den Mundteilen der Schmetterlinge[1]) nicht gestützt werden, da der Palpus maxillaris bei *Lycaena* stark verkümmert ist. Dies

1) A. Walter, Palpus maxillaris *Lepidopterum*. Diss. Jena 1884.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

habe ich schon früher damit zu erklären gesucht, dass die leicht rudimentär werdenden Mundteile der Insekten mit ihren negativen Befunden ein nicht sehr zuverlässiges Material für phylogenetische Untersuchungen abgeben. Dagegen ist Dr. K. Jordan in seinen trefflichen Untersuchungen über die Fühlerbildung der Tagfalter (Contrib. to the Morphol. of *Lepidoptera* Novit. Zool. V, 1898), sowie über das Mesosternit (Ber. d. Internat. Zool. Kongr. 1902) in bezug auf die Lycaeniden zu einem Resultat gekommen, das mit meinen Untersuchungen in bester Harmonie steht.

Hinzufügen kann ich noch, dass auch die Untersuchung der weiblichen Generationsorgane in bezug auf die phyletische Entwickelung der Lycaenidengenera zu demselben Resultat geführt hat, wie die Berücksichtigung der Hodenbildung. Nachdem es mir gelungen war, in der Bildung des Ductus seminalis — des Verbindungskanales zwischen Bursa copulatrix und Oviduct (resp. Receptaculum seminis) — ein überaus wertvolles Kriterium für phylogenetische Untersuchungen der Lepidopteren zu finden (cf. meine oben zitierte Arbeit p. 62) habe ich die Gattungen der *Lycaenidae* daraufhin untersucht und folgendes gefunden: Bei den nach der Hodenbildung primitivsten Repräsentanten, den Arten der Gattung *Lycaena*, geht der Ductus seminalis vom Ostium bursae zum Oviduct hinüber, was ein durchaus primitives Verhalten bedeutet. Bei den Feuerfaltern, *Chrysophanus*, ist der Ductus seminalis schon am Ductus bursae in die Höhe gerückt und zweigt sich vom mittleren oder oberen Teil desselben ab. Bei der Gattung *Thecla* (*Zephyrus* etc.) endlich zeigt sich, als Zeichen stärkster sekundärer Umbildung, der Ductus seminalis vom Bursasack selbst abgehend. Dieser letztere Befund ist um so bemerkenswerter, als er überhaupt bei Tagfaltern selten vorkommt und es kann dabei kaum ein Zweifel darüber aufkommen, dass wir in der Gattung *Thecla* die jüngsten Repräsentanten der *Lycaenidae* zu sehen haben. Dementsprechend beobachtet man auch bei *Chrysophanus* und *Thecla* eine vollständige Verschmelzung der bei den primitiven *Lycaena*-Arten noch paarig getrennten Hodenkugeln.

Nachwort. Vorstehende Arbeit war bereits im Jahre 1905 in der Reinschrift fertig, musste aber der Revolutionswirren wegen liegen bleiben. Obwohl nun im Jahre 1906 mehrere wertvolle Arbeiten über Schmetterlingsschuppen erschienen sind, habe ich dennoch für die vorliegenden Betrachtungen keinen Anlass finden können, irgend etwas abzuändern oder hinzuzufügen.

Reval im Januar 1907.

Erklärung der Textfiguren.

Fig. 1. Hoden von *Lycaena iolas* O.
„ 2. „ „ „ *arion* L.
„ 3. „ „ „ *icarus* Rott.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 4. Hoden von *Lycaena astrarche* Bergstr.
„ 5. „ „ „ *eumedon* Esp.
„ 6. Schuppe von *Lycaena icarus* Rott. bei durchfallendem Licht hellgelblich, bei auffallendem Licht und dunklem Hintergrunde blau erscheinend.
„ 7. Schuppe von *Lycaena astrarche* Bergstr. In der Spitzenhälfte durch Einlagerung dunkler Pigmente braun, in der Wurzelhälfte, die in ihrer natürlichen Lage auf dem Flügel von der folgenden Schuppe überlagert ist, bei auffallendem Licht und dunklem Hintergrunde blau erscheinend.
„ 8. Schuppe von *Lycaena astrarche* Bergstr., welche zeigt, wie die Einlagerung der dunklen Pigmente von der Mittelrippe der Schuppe ausgeht. Die aufgebogenen Seitenränder der Schuppe sind stärker pigmentiert.
„ 9. Schuppe (blaue) von *Morpho cypris*. Hier zeigt sich eine sekundär modifizierte Oberflächenstruktur der Schuppe, entsprechend der sekundär stark veränderten Familie der *Morphidae*. Die ursprünglichen regelmäßigen Längsleisten der Schuppen von *Lycaena* und anderen Tagfaltern haben hier unregelmäßigen Bildungen Platz gemacht.
„ 10. Schuppe von *Amphidasys* ab. *doubledayaria* Mill., der melanotischen Form von *A. betularia* L. und zwar von einer Stelle des Vorderflügels, die bei der Stammform weiß ist. Man kann auch hier die sekundäre Einwanderung der Pigmente von der Mittelrippe der Schuppe aus deutlich verfolgen.

Coregonus wartmanni Bloch und macrophthalmus Nüssl.

Differentialdiagnose für das Stadium der Dottersackbrut.

Von Prof. Dr. O. Nüsslin-Karlsruhe.

Die eben ausgeschlüpften Dottersackfische von *Coregonus wartmanni* Bloch, Blaufelchen, und *C. macrophthalmus* Nüssl., Gangfisch, lassen sich durch eine größere Anzahl von leicht erkennbaren und sicheren Merkmalen spezifisch unterscheiden.

Die Unterscheidungsmerkmale zerfallen in drei Gruppen: I. Merkmale, die mit Unterscheidungsmerkmalen der Eier der beiden Arten in Korrespondenz stehen; II. Merkmale, die denen der erwachsenen Fische entsprechen, und III. spezifische Merkmale der Dottersackbrutperiode.

I. Mit Merkmalen der Eier korrespondierende Unterscheidungsmerkmale.

1. Der ausgeschlüpfte Blaufelchen-Dottersackfisch ist wesentlich kleiner als der Gangfisch, er misst 9—9,5 mm, der Gangfisch in diesem Stadium 11—12,5 mm Gesamtlänge. Der erwachsene Gangfisch ist dagegen umgekehrt nur etwa halb so lang als der Blaufelchen.

Was die Eier betrifft, so habe ich früher[1]) für das angebrütete Blaufelchenei im Durchschnitt 2,3 mm (Minimum und Maximum 2,1 und 2,5), für das Gangfischei 3 mm (Minimum und Maximum 2,6 und 3,3) angegeben. Es waren dies die Resultate von Messungen,

1) Nüsslin, Über Unterschiede bei den Eiern der Coregonenarten. Allg. Fisch.-Ztg. 1891, Nr. 4.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: 27

Autor(en)/Author(s): Petersen Wilhelm

Artikel/Article: Ein Beitrag zur Frage der geschlechtlichen Zuchtwahl (Lepidopt.). 427-440