

# MITTEILUNGEN

der

## Münchener Entomologischen Gesellschaft

(e. V.)

---

55. JAHRG.

1965

---

Ausgegeben am 1. Dezember 1965

---

### Zum Problem der Wirtsspezifität bei Pieriden (Lep.)

Unter besonderer Berücksichtigung der einheimischen Arten  
*Pieris brassicae* L., *P. napi* L. und *P. rapae* L.

Von **Fritz Terofal**

(Mit 1 Textabbildung, 31 Tabellen und Tafel I)

#### Inhaltsverzeichnis

##### **A. Einleitung**

##### **B. Material und Zuchtmethoden**

- I. Zur allgemeinen Biologie der untersuchten *Pieris*-Arten
- II. Vorarbeiten und Zucht der Versuchstiere

##### **C. Zur Nahrungswahl der Pieriden**

- I. Zur Nahrungswahl der Raupen
1. Die Futterpflanzen der Pieriden-Raupen nach Literaturangaben
2. Wie erkennen die Raupen der untersuchten Arten „ihre“ Futterpflanzen?
3. Welcher Inhaltsstoff könnte das Erkennen der Futterpflanzen ermöglichen?
4. Dienen die verschiedenen Senföle bzw. Senfölglykoside den Raupen zum Erkennen ihrer Futterpflanzen?
5. In welcher Weise dienen die Senföle und Senfölglykoside den Raupen zum Erkennen ihrer Futterpflanzen?
6. Welche graduelle Abstufung besteht in der Bevorzugung der einzelnen Futterpflanzen?
7. Wodurch ist die Bevorzugung bedingt?
8. Zum Problem der Gewöhnung an bestimmte Pflanzen

## II. Zur Wahl des Eiablageplatzes durch die Weibchen

1. Die die Eiablage auslösenden Faktoren der Futterpflanzen
2. Besteht eine graduelle Abstufung in der Bevorzugung der Eiablagepflanzen?
3. Das Verhalten der Weibchen in Legenot

III. Können sich die Raupen auf allen „Senfölglykosid-Pflanzen“ entwickeln?

## D. Diskussion und Zusammenfassung der Ergebnisse

## E. Literaturverzeichnis

## A. Einleitung

Obschon die Raupen der Kohlweißlinge zu den gefürchtetsten Schädlingen unseres Gemüsebaues zählen, finden sich in der zoologischen Literatur wenig Arbeiten, die sich mit den Problemen der Wirtsspezifität dieser Tiere befassen. Wohl veröffentlichte Götz (1936) eine ausführliche Beschreibung des Verhaltens von Schmetterlingsraupen beim Aufsuchen des Futters (und des Verpuppungsplatzes), jedoch verwendete er als Versuchsobjekt vorwiegend Raupen der Gattung *Vanessa*, während *Pieris*-Raupen nur am Rande erwähnt werden. Seine Untersuchungen lieferten Ergebnisse über das visuelle Erkennen der Futterpflanzen durch die Raupen und brachten den Beweis, daß sich die Larven bei der Auswahl ihrer Futterpflanzen vor allem von den chemischen Sinnesorganen leiten lassen.

Damit kommen wir zum Kernproblem meiner Arbeit, zu der Frage, warum die Weißlinge nur aus ganz bestimmten Pflanzenfamilien ihr Futter auswählen. Bei meinen Untersuchungen beschränkte ich mich auf die drei einheimischen Arten *Pieris brassicae* L., *Pieris napi* L. und *Pieris rapae* L. Für diese Arten versuchte ich zu klären, welche chemischen Inhaltsstoffe der Pflanzen sie bei ihrer Nahrungswahl beeinflussen.

Verschaffelt (1910) brachte als erster die Nahrungswahl der Kohlweißlinge mit dem Vorkommen gewisser chemischer Substanzen (Senföle, Senfölglykoside) in den betreffenden Pflanzen in Verbindung. Seine Versuchsergebnisse wurden aber in der Folgezeit etwas ungenau in der Literatur angeführt, so daß Unklarheiten auftauchten: in den meisten Büchern über Insektenphysiologie, Wirtsspezifität etc. wird als Tatsache hingestellt,

daß die Senföle die Ursache für die Nahrungswahl der Raupen darstellen. Man kann jedoch noch so viele verschiedene Blätter mit den verschiedensten Senfölen oder Senfölkombinationen bestreichen, nie wird eine Raupe daran fressen.

Die wertvollsten Hinweise erhielt ich aus einer Arbeit von Thorsteinson (1953), der sich mit der Gespinstmotte *Plutella maculipennis* Curt., die in ihrer Nahrungswahl den Kohlweißlingen recht ähnlich ist, beschäftigte. Er stellte als erster klar die Bedeutung der Senfölglykoside in den Vordergrund.

Ein weiteres Problem bei der Wirtsspezifität der untersuchten *Pieris*-Arten stellt die graduelle Bevorzugung innerhalb der Reihe der Futterpflanzen dar: wodurch ist sie bedingt? In wie weit ist die Bevorzugung durch Gewöhnen an die betreffende Pflanzenart beeinflußbar? Johansson (1951) entdeckte, daß *Pieris brassicae*-Raupen, die von verschiedenen Pflanzen abgelesen worden waren, auch verschieden bevorzugte Pflanzenarten haben.

Diese drei Arbeiten beschäftigten sich nur mit der Nahrungswahl der Raupen. Für den zweiten Teil der vorliegenden Untersuchung (Eiablageplatzwahl) war keine nennenswerte einschlägige Literatur vorhanden. Neben Beobachtungen über die Wahl des Eiablageplatzes durch die Weibchen und Untersuchungen über die inneren und äußeren Eigenschaften der Pflanze, die diese Platzwahl bedingen, sollten Versuche über die Entwicklungsmöglichkeiten der Raupen an den von den Weibchen ausgewählten Pflanzen weitere Ergebnisse über die Beziehung der phytophagen Insekten zu ihren Wirtspflanzen erzielen.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. W. Jacobs, danke ich herzlich für die Überlassung des Themas und stete Förderung. Außerdem bin ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft, die Herrn Prof. Jacobs für meine Arbeit Geldmittel zur Verfügung gestellt hatte, zu Dank verpflichtet. Der Direktion des Botanischen Gartens München und der Leitung des Institut National pour l'Etude Agronomique du Congo Belge in Yangambi möchte ich für die großzügige Unterstützung mit Pflanzenmaterial, dem chemischen Labor von Herrn Dr. E. Schmidt für eine Reihe Senföle und der Direktion des Instituts für pharmazeutische Arzneimittellehre München für einen kurzfristig überlassenen Arbeitsplatz meinen Dank aussprechen. Der Firma Serva (Heidelberg) danke ich für das rasche Besorgen von reinem Sinigrin.

## B. Material und Zuchtmethoden

### I. Zur allgemeinen Biologie der untersuchten *Pieris*-Arten

#### *Pieris brassicae* L. — Großer Kohlweißling

Da in dem Schrifttum über die Kohlweißlinge zur Begattungs- und Fortpflanzungstätigkeit nur äußerst spärliche Angaben zu finden sind, möchte ich kurz meine Beobachtungsergebnisse hier anführen und in die allgemein bekannten Tatsachen einbauen:

Zur Paarung suchen die Männchen die Weibchen auf, wobei sie sich von ihrem gut ausgeprägten Gesichtssinn leiten lassen. (Im Institutsgarten wurden wiederholt weißblühende *Cyclamen*-Stöcke, weiße Papierschnitzel etc. aus mehreren Metern Entfernung von Kohlweißlings-Männchen angeflogen.) Die Dauer der Kopula ist sehr unterschiedlich: meist erstreckt sie sich von den Stunden vor Mittag (Zeit der größten Aktivität) bis in die späten Nachmittagsstunden. Andererseits konnten auch Kopulæ von nur 1—2 Stunden Zeitspanne beobachtet werden.

Die Imagines des Großen Kohlweißlings beginnen meist erst einige Tage nach dem Schlüpfen aus der Puppenhaut mit den Balzspielen und der Kopula (Tab. 1).

Tab. 1: *Pieris brassicae* L. Zeitspanne zwischen Schlüpfen aus der Puppenhülle und Kopula, ausgedrückt in Prozent der kopulierenden Männchen und Weibchen.

Zahl der untersuchten Individuen: 200 Stck. Männchen, 200 Stck. Weibchen.

	1. Tag = Schlüpftag	2. Tag	3. Tag	4. Tag	5. Tag
Männchen	8 %	26 %	43 %	21 %	2 %
Weibchen	12 %	37 %	36 %	14 %	—

Die Weibchen der drei untersuchten Arten werden, je nach Lebensdauer, einmal oder mehrmals begattet. Auch die Männchen sind in der Lage, mehrmals eine Kopula einzugehen (Tab. 2).

Tab. 2: *Pieris brassicae* L. Zahl der Kopulæ pro Individuum (Männchen).

Zahl der untersuchten Individuen: 30 Stck. Männchen.

Individuenzahl	17	8	4	0	1
Zahl der Kopulæ	1	2	3	4	5

(Ein *P. rapae* L.-Männchen ging siebenmal mit verschiedenen Weibchen die Kopula ein.)

Der Legetrieb der Weibchen setzt bei der Mehrzahl der beobachteten Tiere 1—3 Tage nach der Kopula ein. Die Zahl der abgelegten Eier schwankt beträchtlich. Von den untersuchten Fällen erreichten folgende drei Individuen die größte Eizahl. (Um einen guten Überblick zu erreichen, führe ich an dieser Stelle auch gleich die Ergebnisse von *P. napi* L. und *P. rapae* L. an.)

a) *Pieris brassicae* — Weibchen; geschlüpft: 22. 6. 59

Kopula: 23. 6. 59

Verendet: 2. 7. 59

25. 6. 63 Eier

28. 6. 61 Eier

30. 6. 46 Eier

2. 7. 105 Eier Insgesamt: 275 Eier

b) *Pieris napi* — Weibchen; geschlüpft: 15. 6. 59

Kopula: 17. 6. 59

Verendet: 28. 6. 59

18. 6. 25 Eier

19. 6. — Eier (2. Kopula)

20. — 27. 6. 381 Eier Insgesamt: 406 Eier

c) *Pieris rapae* — Weibchen; geschlüpft: 28. 7. 59

Kopula: 30. 7. 59

Verendet: 9. 8. 59

2. 8. — 7. 8. 128 Eier

8. 8. 42 Eier Insgesamt: 170 Eier

Auch die unbegatteten Weibchen legen Eier ab, aber bedeutend weniger. So legte von 15 unbegatteten *P. brassicae*-Weibchen nur ein Tier 8 Eier bis zu seinem Tode ab, ein Weibchen von *P. rapae* dagegen insgesamt 106 Eier. Diese Eier entwickeln sich nicht weiter, sondern schrumpfen nach etwa 10 Tagen ein. (Die spezielle Wirkung der Kopulation bzw. der bei der Kopulation übertragenen Produkte auf die Zahl der abgelegten Eier wurde von Brandt (1947) für Kieferspanner und Mehlmotte untersucht.)

Zur Eiablage wählt das Weibchen nur ganz bestimmte Pflanzen aus, (ein Problem, das im zweiten Abschnitt der vorliegenden Arbeit behandelt wird). Das eierlegende Weibchen unterscheidet offenbar nicht zwischen Blattober- und -unterseite: es kommt dabei nur auf die passende Sitzgelegenheit, die das Umbiegen des Abdomens ermöglicht, an; bei geeigneter Stellung des Blattes wird ohne Zögern die Blattoberseite belegt. Die Eier werden mit Hilfe des Sekretes der Kittdrüsen in mehreren Reihen aufrecht angeheftet.

Die Entwicklung der kegelförmigen Eier erfolgt bei *P. brassicae* in einem Zeitraum von 4—10 Tagen, je nach der herrschenden Temperatur. Als erste Nahrung dient den ausschlüpfenden Raupen die Eischale; erst dann wird das Blatt, auf dem sich das Gelege befindet, befressen. Nur die Häutungen und kurze Ruhepausen unterbrechen das Fressen, das auch nachts fortgesetzt wird. Die Regel für die Raupenentwicklung bei *P. brassicae* L. sind 5 Stadien, die durchschnittlich 4, 3, 3, 4 und das letzte 10 Tage dauern; diesen Entwicklungsstufen entspricht eine Körperlänge von ca. 5, 8, 13, 20—25 und 40—45 mm (Nolte, 1949). Klein (1932) bewies, daß die Zahl der Häutungen von der Temperatur der Umgebung abhängig ist: die Raupe von *P. brassicae* L. macht bei 14—15 Grad C fünf, bei 15—20 Grad C vier und bei 22—27 Grad C drei Häutungen durch. Ebenso nimmt die Entwicklungsgeschwindigkeit mit steigender Populationsdichte zu. Bei schwacher Vergesellschaftung (2—4 Raupen) erreichen die Raupen die größten Puppengewichte. Dauer der Larvenzeit und Puppengewicht sind dabei voneinander unabhängig (Wardzinski, 1938).

Vom dritten Larvenstadium ab vereinzeln sich die Raupen zunehmend. Bei jeder Ortsveränderung wird ein Faden entlang der Unterlage gesponnen.

Kommt der Zeitpunkt der Verpuppung, so werden die Tiere unruhig, sie hören zu fressen auf und laufen lebhaft umher. Schließlich spinnen sie sich an einem ihnen geeignet erscheinenden Platz fest. Nun erfolgt die Häutung zur Puppe, die in ihrer Färbung der Unterlage gut angepaßt ist. (Hierzu gibt es ausführliche Arbeiten z. B. von Dürken, 1916; Brecher, 1918, 1919; Harrison, 1928.)

Die Zeit der Puppenruhe beträgt im Sommer ca. 11—14 Tage. Bei Temperaturen unter 16 Grad C gehen die Puppen der zweiten Generation (Sommergeneration) in Winterruhe über; bei Temperaturen oberhalb 21 Grad C schlüpfen noch sämtliche Falter (Maercks, 1934).

Der Frühjahrsflug des Großen Kohlweißlings dauert in der Umgebung von München von Ende April bis Anfang Juni, der Sommerflug von Anfang Juli bis Ende August. (Die Flugzeiten sind stark von der jeweils herrschenden Witterung abhängig.) In warmen Jahren, insbesondere solchen mit langem, warmem Herbst, kann noch eine dritte Generation angelegt werden, die jedoch meist ohne Bedeutung bleibt.

Erhöhte Temperatur und Luftfeuchtigkeit haben auf die Lebensdauer des Großen Kohlweißlings erheblichen Einfluß (Klein, 1932). Die kleinen Arten (*P. napi* und *rapae*) scheinen nach meinen Erfahrungen in dieser Beziehung etwas unempfindlicher zu sein. Im Durchschnitt lebten von den Faltern des Großen Kohlweißlings im Käfig in der Frühjahrsgeneration die Männchen 8—10 Tage, die Weibchen 11—13 Tage, in der Sommergeneration die Männchen 7—8 Tage, die Weibchen 8—10 Tage; in der gleichen Zeit und unter den gleichen Bedingungen wurden die Männchen von *P. napi* 12—13 Tage, die Weibchen 12—14 Tage, die Männchen von *P. rapae* sogar 18—22, die Weibchen 18—23 Tage alt. Die Lebensdauer gefangengehaltener Kohlweißlinge dürfte auf Grund der ungünstigen Bedingungen, die ein Gefangenhalten mit sich bringt, etwas kürzer als in der Freiheit sein.

*Pieris rapae* L. — Kleiner Kohlweißling, und *Pieris napi* L. — Rapsweißling

*P. rapae*- und *P. napi*-Falter sind in der Gegend von München in 2—3 nicht scharf zu trennenden Generationen von März bis in den Oktober hinein recht häufig. Diese zwei Weißlingsarten legen im Gegensatz zu *P. brassicae* ihre Eier einzeln ab; ein geselliges Leben der Raupen scheidet daher von vornherein aus. Ansonsten ist das Verhalten der einzelnen Stadien dieser beiden Falter dem von *P. brassicae* recht ähnlich.

## II. Vorarbeiten und Zucht der Versuchstiere

### 1. Die Aufzucht der Raupen

Die Aufzucht der Raupen erfolgte im Insektarium des Zoologischen Instituts. Hier waren zu diesem Zweck 15 Zuchtkäfige (Holzrahmen mit Drahtgazewänden; Außenmaße: 20 cm breit, 30 cm lang, 30 cm hoch) in einem Regal aufgestellt. Die in den Flugkäfigen der Imagines mit Eiern belegten Pflanzen wurden, in kleine Fläschchen eingefrischt, in die Käfige gestellt. In diesen Zuchtkästen erfolgte auch zu gegebener Zeit die Verpuppung der Raupen und das Ausschlüpfen der Imagines.

Die Aufzucht in einem so begrenzten Raum, wie er mir im hiesigen Insektarium zur Verfügung stand, ist natürlich mit vielen Schwierigkeiten verbunden: Die bei den Raupen der *Pieris*-Arten sich verheerend auswirkenden seuchenartigen Krankheiten konnten sich durch das enge Beisammenleben der Tiere rasch ausbreiten und einen hohen Prozentsatz der Zuchten vernichten.

Die häufigste Seuche, die eine Verjauchung der Altraupen (und manchmal auch noch der Puppen) hervorruft, verursachte die Pilzart *Entomophthora sphaerosperma* Fres. Dazu kamen noch die durch Polyeder hervorgerufene Gelb- oder Fettsucht (Grasserie) und die Schlaffsucht (Flacherie), eine von *Bacillus*-Arten herrührende Krankheit.

Wiederholtes Desinfizieren der Käfige mit verdünntem Formal zeitigte nur geringen Erfolg. Besonders die Raupen der zwei kleineren Weißlingsarten *P. rapae* und *P. napi* erwiesen sich unter den künstlichen Bedingungen einer Massenzucht für diese Krankheiten stark anfällig: von hunderten von Eiern erhielt ich nur wenige Falter. (Diese beiden Arten leben, wie berichtet, im Freien einzeln an den Futterpflanzen.) Dagegen konnten mit *P. brassicae*, einer Art, die auch in der Natur vergesellschaftet lebt, sehr zufriedenstellende Zuchtergebnisse erzielt werden; dies um so mehr, als ein abgeschlossener Zuchtraum den Vorteil bietet, die zahlreichen tierischen Parasiten der Raupen und Puppen abzuhalten, wie etwa *Apanteles glomeratus* L. (*Hymenoptera, Braconidae*), *Pteromalus puparum* L. (*Hymenoptera, Pteromalidae*) und noch eine große Reihe anderer parasitischer Hymenopteren und Dipteren (z. B. *Tachinidae*).

Ein weiterer Vorteil der Zucht auf kleinem Raum ist die leichtere Kontrollmöglichkeit sowohl der Tiere als auch der Temperatur und der Luftfeuchtigkeit. (Für *P. rapae* wies Gray [1954] nach, daß geringere Luftfeuchtigkeit größere Puppen und damit auch Imagines mit größerer Flügelspannweite zur Folge hat.) Die Zeittdauer der Entwicklung vom eben abgelegten Ei, dem Schlüpfen aus dem Ei, den einzelnen Raupenstadien und dem Puppenstadium bis zum fertigen Falter ist daher genau bekannt.

Die höhere Durchschnittstemperatur im Innern des Insekta-riums im Vergleich zur Außenwelt, hatte eine rasche Entwicklung zum fertigen Falter zur Folge (Tab. 3).

Tab. 3: *Pieris brassicae* L. Entwicklungsgeschwindigkeit im Insektarium, 1959.

Temperaturverhältnisse (20. 4. — 20. 10. 1959):

Durchschnittstemperatur: 21,1 Grad C  
 Durchschnittlicher Tiefstwert: 15,6 Grad C  
 Durchschnittlicher Höchstwert: 26,7 Grad C

Generation	Eiablage	Schlüpfzeit (Raupen)	Verpuppung	Schlüpfzeit (Imagines)
Frühjahrs-G.	— — —	Diapause	— — —	20. 4. — 9. 5.
Sommer-G.	27. 4. — 13. 5.	6. 5. — 19. 5.	30. 5. — 9. 6.	10. 6. — 22. 6.
Herbst-G.	20. 6. — 27. 6.	25. 6. — 3. 7.	10. 7. — 25. 7.	20. 7. — 5. 8.
Frühjahrs-G. (1960)	28. 7. — 9. 8.	2. 8. — 14. 8.	22. 8. — 4. 9.	Diapause

Bemerkenswert ist: obwohl die Raupen der künftigen Frühjahrsgeneration sich bereits Ende August zur Verpuppung anschicken, schlüpfen die Falter dieser Generation im Insektarium nicht mehr im gleichen Jahr, eine Tatsache, die jedes Jahr im Spätsommer zu einem recht frühzeitigen Abbruch der Versuche führte. Temperatur, Lichtintensität und -dauer können hierfür kaum die Ursache sein (Insektarium mit Glasdach ausgestattet), denn im Freien schlüpfen ja um diese Zeit auch noch Falter dieser Art, in kühlen Jahren diejenigen der Sommergegeneration und, zu einem noch etwas späteren Zeitpunkt, zumindest teilweise, die Falter der Herbstgeneration. In der Gegend von München, aus der die für meine Versuche verwendeten *Pieris*-Arten stammen, treten die Imagines von *P. brassicae* in einer typischen Frühjahrs- und Sommergegeneration und, je nach Witterung mehr oder weniger, einer Herbstgeneration auf. Es könnte sein, daß der Große Kohlweißling in unserer Umgebung auf maximal drei Generationen im Jahr eingestellt ist (d. h. sich allmählich daran gewöhnt hat) und daß nach Ablauf dieser Generationsfolge für ihn eine obligatorische Diapause eintritt. (Generationsfolge in klimatisch günstigeren Gebieten: Nordafrika und Zentralasien: 4—5 Generationen/Jahr; Palästina: 6—7 Generationen/Jahr; Blunck, 1953.)

Eine andere Tatsache möchte ich in diesem Zusammenhang noch erwähnen: sowohl von den sich im Insektarium bereits Ende Mai 1959 verpuppenden Raupen, aus denen die 2. Generation hervorging, als auch von jenen, die die 3. Generation bildeten (Verpuppung: Mitte Juli), „überlag“ ein gewisser Pro-

zentsatz, d. h. sie kamen im gleichen Jahr nicht mehr zur Entwicklung, sondern traten in die Diapause ein. Diese Puppen befanden sich, zusammen mit ihren sich zu Imagines weiterentwickelnden Geschwistern, das ganze Jahr über im Insekarium. Es blieb auf diese Weise immer ein gewisses Reservoir für das darauffolgende Jahr vorhanden.

Eine Zucht der Pieriden unter künstlichen Bedingungen das ganze Jahr über, wie sie z. B. David und Gardiner (1951) angeben (Temperatur: 20—25 Grad C, Luftfeuchtigkeit: 50 bis 70 %, 16 Stunden Tageslicht), war mir aus technischen Gründen nicht möglich.

## 2. Die Weiterzucht der Imagines

Zu Beginn meiner Beschäftigung mit Haltung und Zucht von Weißlingen benützte ich zur Weiterzucht der Imagines geräumige, im Freien aufgestellte Flugkäfige (Außenmaße: für *P. brassicae* 4 m × 3 m × 2 m; für *P. rapae* und *P. napi* 1,5 m × 1,5 m × 1,5 m).

Nach einigen Vorversuchen, die ein brauchbares Ergebnis lieferten, verlegte ich die Weiterzucht der Imagines ebenfalls in das Insekarium und reduzierte die Ausmaße für die neu angefertigten Flugkäfige: Außenmaße 1 m × 1 m × 1 m für alle drei Arten. Eine Hälfte der Käfigvorderseite bestand aus Glas, um die Tiere besser beobachten zu können; der Rest war mit Drahtgaze bespannt.

Das Schlüpfen der Falter findet zum überwiegenden Teil in den ersten Morgenstunden statt. Bis zum völligen Entfalten und Erhärten der Flügel bleibt dann der Schmetterling noch mehrere Stunden, meist einen Tag lang, ruhig sitzen. Sobald der Flugtrieb einsetzte, erhielt jeder Falter eine persönliche Markierung (nach der Methode von v. Frisch, Farbflecke auf die Unterseite des linken Flügels).

Bei der Haltung, speziell des Großen Kohlweißlings, ist zu berücksichtigen, daß die Tiere der Wärme und des Sonnenlichts bedürfen: „Völliges Fernhalten der Sonnenstrahlen durch starkes Beschatten des Insekariums unterbindet jede Flug- und in der Folgezeit auch jede Fortpflanzungstätigkeit“ (Klein, 1932). Sie sind sehr feinfühlig gegenüber einem Temperatur-, Luftfeuchtigkeits- oder Helligkeitswechsel. Bei Temperaturen über 25 Grad C erfolgt keine Eiproduktion mehr, bei 28 Grad C hört,

ohne Unterschied der Luftfeuchtigkeit, die Eiablage auf (Klein, 1932; die Werte gelten für *Pieris brassicae* L.).

Die Fütterung der Schmetterlinge erfolgte mit Zuckerwasser (Rohrzucker, 2 molar) in „künstlichen Blumen“: unten zugeschmolzene Glasröhren von 1 cm Durchmesser trugen eine farbige Papiermanschette als Blütenkrone. Diese „Blumen“ wurden dann in 30 cm lange Glasrohre gesteckt und diese wiederum in mit Sand gefüllte Blumentöpfe (Taf. I, Fig. 1).

Als Papier für die Blütenmanschetten verwendete ich gelbes und blaues Heringpapier (Nr. 5 bzw. Nr. 12), da die *Pieris*-Arten (nach Ilse, 1937) zwei Zentren optischer Anziehung im (Rot)-Gelb (1—5 Heringpapier) und Blau-Purpur (12—15 Heringpapier) besitzen. Um die Papierkronen etwas haltbarer zu machen, tauchte ich sie kurz in flüssiges Paraffin, wodurch sie einen wasserabstoßenden Wachsüberzug erhielten.

Daneben muß in einem Käfig für Kohlweißlinge auch noch für eine Wasserstelle gesorgt sein: die zwei kleinen Kohlweißlingsarten, aber auch der Große Kohlweißling, trinken entgegen anders lautenden Literaturangaben an heißen Tagen gerne etwas Wasser. Die Tränken waren 2 cm hohe und 20 cm im Quadrat messende Blechschalen, die mit feinem feuchtem Sand gefüllt wurden.

## C. Zur Nahrungswahl der Pieriden

### I. Zur Nahrungswahl der Raupen

#### 1. Die Futterpflanzen der Pieriden-Raupen nach Literaturangaben

Um die Nahrungswahl der einheimischen Pieriden verstehen zu können, muß man vorher das Wirtsspektrum möglichst vieler Vertreter dieser Familie aus anderen Biotopen in Betracht ziehen; denn die bei uns beheimateten Weißlinge werden sich in ihrer Nahrungswahl eben nur dem zur Verfügung stehenden Bestand und der Verteilung der geeigneten Pflanzen eingepaßt haben.

Aus den weitverstreuten und oft nur ganz beiläufig erwähnten Angaben über Futterpflanzen<sup>1)</sup> ergaben sich die nachfolgen-

<sup>1)</sup> Herrn Dr. W. Forster, Direktor der Zoologischen Sammlung des Bayerischen Staates, danke ich für seine stete Hilfsbereitschaft vor allem in Fragen der Systematik und bei der Literaturlieferung.

den Tabellen. (Es ist mir aus Platzmangel unmöglich, die Arbeiten anzuführen, aus denen die für die Tabellen verwendeten Angaben stammen, da ihre Anzahl einige Hundert beträgt; den Grundstock bildeten die Standardwerke der Lepidopterologie, wie diejenigen von Spuler [1908], Eckstein [1913], Lederer [1921], Forster-Wohlfahrt [1955] usw.). In diesen Aufstellungen wird versucht, die in ihrer Nahrungswahl, d. h. also unabhängig von der zur Zeit aufgestellten Systematik, zusammengehörenden Pieridenarten in Gruppen (A—F) einzuteilen. Als Richtlinie für die Zusammengehörigkeit einer Gruppe dienten allein die von dem betreffenden Weißling gewählten Futterpflanzen und deren systematische oder „chemische“ Verwandtschaft.

### Pieridengruppe A.

Kennzeichen: Die Futterpflanzen dieser Gruppe enthalten Senfölglykoside und (im unverletzten Blatt) Spuren von Senfölen.

Tab. 4: Die Futterpflanzen der Pieridengruppe A: Verteilung der Pieriden-gattungen dieser Gruppe auf Pflanzenfamilien.

Pieriden-gattung	Pflanzenfamilien (Abkürzungen s. unten)					
	Capparid.	Crucif.	Resed.	Tropae.	Salvad.	Euphorb.
<i>Anthocharis</i>	—	+	—	—	—	—
<i>Appias</i>	+	—	—	—	—	+
<i>Aoa</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Ascia</i>	+	+	—	+	—	+
<i>Belenois</i>	+	—	—	—	—	+
<i>Cepora</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Colotis</i>	+	—	—	—	+	—
<i>Dixeia</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Elodina</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Euchloe</i>	—	+	—	—	—	—
<i>Hebomoia</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Ixias</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Leptophobia</i>	—	+	—	+	—	—
<i>Leptosia</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Nepheronia</i>	—	—	—	—	+	—
<i>Pareronia</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Pieris</i>	+	+	+	+	—	—

Pieriden- gattung	Pflanzenfamilien (Abkürzungen s. unten)					
	Capparid.	Crucif.	Resed.	Tropae.	Salvad.	Euphorb.
<i>Pinocopteryx</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Pontia</i>	—	+	+	—	—	—
<i>Pontieuchloia</i>	—	+	—	—	—	—
<i>Prioneris</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Saleetara</i>	+	—	—	—	—	—
<i>Synchloe</i>	+	+	+	—	—	—
<i>Tatochila</i>	—	+	—	+	—	—
<i>Terias</i>	+ !	—	—	—	—	—
<i>Zegris</i>	—	+	—	—	—	—

Capparid.:	Capparidaceae	Tropae.:	Tropaeolaceae
Crucif.:	Cruciferae	Salvad.:	Salvadoraceae
Resed.:	Resedaceae	Euphorb.:	Euphorbiaceae

! : *Terias*-Arten fressen zum überwiegenden Teil Pflanzen der Gruppe B, stellen also in der Gruppe A eine Ausnahme dar.

Ausnahmsweise werden für *P. brassicae* L. und *P. napi* L. auch *Allium cepa* L. und *A. sativum* L. (*Liliaceae*) genannt.

## Pieridengruppe B.

Kennzeichen: Diese Gruppe wählt ihre Futterpflanzen aus drei Familien aus, die sehr nahe miteinander verwandt sind. Der für die Nahrungswahl der Raupen wichtige gemeinsame Inhaltsstoff ist noch unbekannt.

Tab. 5: Die Futterpflanzen der Pieridengruppe B: Verteilung der Pieriden-gattungen dieser Gruppe auf Pflanzenfamilien.

Pieridengattung	Pflanzenfamilien		
	Mimosaceae	Caesalpiniaceae	Papilionaceae
<i>Catopsilia</i>	—	+	—
<i>Colias</i>	—	—	+
<i>Dercas</i>	—	—	+
<i>Gandaca</i>	—	+	—
<i>Leptidea</i>	—	—	+
<i>Phoebis</i>	+	+	—
<i>Terias</i>	+	+	+

Die drei erwähnten Pflanzenfamilien werden zu der Ordnung der *Leguminosae* zusammengefaßt. (Einige Systematiker be-

zeichnen die drei Pflanzengruppen sogar als „Unterfamilien“ der „Familie“ der *Leguminosae*. Die Schwierigkeit der richtigen Einstufung kennzeichnet ihre enge Zusammengehörigkeit.)

### Pieridengruppe C.

Kennzeichen: Diese Gruppe wählt ihre Futterpflanzen aus zwei Familien aus, die, nahe miteinander verwandt, zu einer Ordnung (*Santalales*) gehören. Der für die Nahrungswahl der Raupen wichtige gemeinsame Inhaltsstoff ist noch unbekannt.

Tab. 6: Die Futterpflanzen der Pieridengruppe C: Verteilung der Pieriden-gattungen dieser Gruppe auf Pflanzenfamilien.

Pieridengattung	Pflanzenfamilien	
	<i>Santalaceae</i>	<i>Loranthaceae</i>
<i>Archonias</i>	—	+
<i>Catasticta</i>	—	?
<i>Delias</i>	+	+
<i>Melete</i>	—	+
<i>Mylothris</i>	+	+
<i>Pereute</i>	—	+

### Pieridengruppe D.

Kennzeichen: Diese Gruppe (sie umfaßt nur die verschiedenen Arten der Gattung *Aporia*) wählt ihre Futterpflanzen aus zwei Familien aus, die der Systematik nach nicht näher miteinander verwandt sind. Der für die Nahrungswahl der Raupen wichtige gemeinsame Inhaltsstoff ist unbekannt.

Tab. 7: Die Futterpflanzen der Pieridengruppe D.

Pieridengattung	Pflanzenfamilien	
	<i>Berberidaceae</i>	<i>Rosaceae</i>
<i>Aporia</i>	+	+

Die *Rosaceae* werden von Kusnezov (1930) mit den *Leguminosae* zu der Ordnung *Rosales* zusammengefaßt.

## Pieridengruppe E.

Kennzeichen: Die Pieridenarten dieser Gruppe wählen ihre Futterpflanzen aus einer einzigen Pflanzenfamilie aus, deren gemeinsames Merkmal in Bezug auf die Nahrungswahl der Raupen unbekannt ist.

Tab. 8: Die Futterpflanzen der Pieridengruppe E: Verteilung der Pieriden-gattungen auf die Pflanzenfamilie *Ericaceae*.

Pieridengattung	Pflanzenfamilie
	<i>Ericaceae</i>
<i>Colias</i> (3 Arten)	+
<i>Eucheira</i>	+
<i>Neophasia</i>	+

## Pieridengruppe F.

Kennzeichen: Diese Gruppe (sie umfaßt nur die Arten der Gattung *Gonepteryx*) wählt ihre Futterpflanzen aus einer einzigen Familie (*Rhamnaceae*) aus, deren gemeinsames Merkmal in Bezug auf die Nahrungswahl der Raupen unbekannt ist.

Tab. 9: Die Futterpflanzen der Pieridengruppe F.

Pieridengattung	Pflanzenfamilie
<i>Gonepteryx</i>	<i>Rhamnaceae</i>

## Pieridengruppe G.

Kennzeichen: In dieser Gruppe wurden drei Pieriden-Arten zusammengefaßt, die sich nicht in eine der vorhergehenden Aufstellungen einordnen ließen.

Tab. 10: Die Futterpflanzen der Pieridengruppe G.

Pieriden-Art	Pflanzenfamilie
<i>Neophasia menapia</i> Feld.	<i>Pinaceae</i>
<i>Nathalis iole</i> Boisd.	<i>Compositae</i>
<i>Kricogonia castalia</i> Fabr.	<i>Zygophyllaceae</i>

In der Literatur werden noch zahlreiche andere Futterpflanzen für einzelne Pieriden-Arten genannt, und zwar aus solchen

Pflanzenfamilien, aus denen die betreffenden Pieridengruppen gewöhnlich nicht ihre Nahrung auswählen. Diese Angaben beruhen wohl zu einem Teil auf Fehlbeobachtungen, wie sie in dieser Hinsicht in der entomologischen Literatur nicht selten vorkommen: die Fundpflanze der Raupe muß nicht immer ihre Futterpflanze sein. Andere Angaben wiederum kommen aus glaubwürdiger Quelle und zeigen dann interessante Beziehungen in der Phylogenie der Pieriden als auch in der Physiologie der Pflanzen auf: so weist Meill (1943) darauf hin, daß die manchmal vorkommende Wahl außergewöhnlicher Futterpflanzen, von ihm auch als „chemotaktische Ausschläge“ einer Spezies bezeichnet, keine spezifischen Sonderreaktionen sind, sondern in das Chemoareal verwandter Pieridengruppen führen, also Manifestationen einer „latenten Familienchemotaxis“ darstellen. Beispiele hierzu lassen sich aus Literaturangaben leicht herausfinden: *Pieris*-Arten (Gruppe A) kommen manchmal an *Papilionaceae* (Futterpflanzen der Gruppe B), *Terias*-Arten (Gruppe B) nicht selten an *Capparidaceae* (Futterpflanzen der Gruppe A) und eine *Delias*-Art (Gruppe C) vereinzelt an einer *Papilionaceen*-Art vor, usw. Diese wenigen Beispiele zeigen, daß offenbar alle von den Pieriden ausgewählten Pflanzen ein ihnen gemeinsames, gleichsam übergeordnetes „Merkmal“ besitzen, auf dessen Abwandlungen die einzelnen Pieridengruppen spezialisiert sind.

In den Tabellen über die Futterpflanzen der einzelnen Gruppen fehlt eine Reihe von Pieridengattungen, da man deren Futterpflanzen überhaupt noch nicht kennt. Ein Blick auf das System der Pieriden soll dies veranschaulichen:

#### Familia: Pieridae

##### 1. Subfamilia: *Pseudopontiinae*

1 Gattung

1 G.: Futterpflanze unbekannt

##### 2. Subfamilia: *Dismorphiinae*

3 Gattungen

2 G.: Futterpflanze unbekannt

1 G.: Pieridengruppe B

##### 3. Subfamilia: *Pierinae*

39 Gattungen

10 G.: Futterpflanze unbekannt

21 G.: Pieridengruppe A

6 G.: Pieridengruppe C

1 G.: Pieridengruppe D

1 G.: Pieridengruppe E und G

4. Subfamilia: *Teracolinae*

9 Gattungen

4 G.: Futterpflanze unbekannt  
 4 G.: Pieridengruppe A  
 1 G.: Pieridengruppe E

5. Subfamilia: *Coliadinae*

12 Gattungen

3 G.: Futterpflanze unbekannt  
 6 G.: Pieridengruppe B  
 1 G.: Pieridengruppe F  
 2 G.: Pieridengruppe G

Obwohl von vielen Gattungen die Futterpflanzen noch nicht bekannt sind, zeigen sich dennoch schon einige für die Unterfamilien typischen Eigenheiten in der Nahrungswahl: die *Coliadinae* und *Dismorphiinae* sind zum überwiegenden Teil Angehörige der Pieridengruppe B (*Leguminosae*), während die *Pierinae* und *Teracolinae* ihr Futter unter den „Senfölglykosidpflanzen“ (Pieridengruppe A) auswählen; dazu kommen in den einzelnen Unterfamilien einige wenige Gattungen, die gleichsam Sonderlinge in ihrer Nahrungswahl sind (*Aporia*, *Gonepteryx*, *Neophasia*, *Nathalis* etc.) und eine isolierte Stellung in der betreffenden Unterfamilie einnehmen. Eine Erklärung hierzu zu geben, ist bei dem heutigen Stand unserer Kenntnisse, wo man eben erst beginnt, der chemischen Zusammensetzung der Futterpflanzen einige Beachtung zu schenken, unmöglich und würde sich nur in Theorien verlaufen.

Die vorliegende Arbeit beschäftigt sich nur mit drei einheimischen Vertretern der Pieridengruppe A (*Pieris brassicae* L., *P. napi* L. und *P. rapae* L.). Daher will ich die Zugehörigkeit ihrer Futterpflanzen, soweit bekannt, in einer eigenen Tabelle darstellen (Tab. 11).

Tab. 11: Die Futterpflanzen von *Pieris brassicae* L. — *P. napi* L. — und *P. rapae* L. — Raupen. (Nach Literaturangaben)

Pflanzengattung	Pieris-Art		
	<i>P. brassicae</i>	<i>P. napi</i>	<i>P. rapae</i>
1. Cruciferae			
<i>Alyssum</i>	—	—	+
<i>Alliaria</i>	—	+	—
<i>Arabis</i>	—	+	+
<i>Aubrieta</i>	—	—	+
<i>Barbarea</i>	—	+	—
<i>Biscutella</i>	—	+	—
<i>Brassica</i>	+	+	+
<i>Cakile</i>	+	—	+

Pflanzengattung	Pieris-Art		
	<i>P. brassicae</i>	<i>P. napi</i>	<i>P. rapae</i>
<i>Cardamine</i>	—	+	—
<i>Cheiranthus</i>	+	—	—
<i>Cochlearia</i>	+	+	—
<i>Diplotaxis</i>	—	+	—
<i>Erysimum</i>	—	+	+
<i>Lepidium</i>	+	+	+
<i>Lunaria</i>	+	—	+
<i>Matthiola</i>	+	+	—
<i>Raphanus</i>	+	+	+
<i>Rorippa</i>	—	+	—
<i>Sinapis</i>	—	+	—
<i>Sisymbrium</i>	+	+	—
<i>Turritis</i>	—	+	—
2. <i>Capparidaceae</i>			
Ohne Gattungs-Angabe	+	—	—
3. <i>Resedaceae</i>			
<i>Reseda</i>	+	+	+
4. <i>Tropaeolaceae</i>			
<i>Tropaeolum</i>	+	+	+

Eine Aufstellung der Futterpflanzen der Raupen in der freien Natur stellt die Grundlage jeder Arbeit über die Probleme der Wirtsspezifität dar. Wie die Raupen ihre Futterpflanzen erkennen und an welchen Pflanzen man sie im Experiment zum Fressen veranlassen kann, davon soll in den folgenden Kapiteln die Rede sein.

## 2. Wie erkennen die Raupen der untersuchten Arten „ihre“ Futterpflanzen?

### a) Versuche über das visuelle Erkennen der Futterpflanzen.

Im Jahre 1936 veröffentlichte Götz eine ausführliche Arbeit über das Verhalten von Schmetterlingsraupen beim Aufsuchen des Futters. Er arbeitete dabei hauptsächlich mit Raupen der Gattung *Vanessa*, führte aber auch Versuche mit *Pieris brassicae* durch. Für die weiteren Untersuchungen zur Nahrungswahl der Pieriden ergab sich dabei das wichtige Ergebnis: Eine optische Unterscheidung zwischen Futterpflanzen und anderen Pflanzen ist nicht möglich.

Diesen Befund von Götz konnte ich bestätigen. (Technik, Versuchsanordnungen, etc.: siehe Götz, 1936).

### b) Versuche über das Erkennen der Futterpflanzen mit Hilfe des chemischen Sinnes.

Der Geruchssinn und der Geschmackssinn ermöglichen es den Raupen, ihre Futterpflanzen zu erkennen. Der Geruchssinn ist bei den untersuchten Raupen ein Nahgeruchssinn, d. h. er ist nur auf geringe Entfernung hin wirksam (Woitusiak, 1930). Der Geruch der Futterpflanzen vermag bei geringen Entfernungen orientierte Bewegungen auszulösen: dies soll eine Versuchs-anordnung zeigen, die von Dethier (1947) bei einigen anderen Raupen, von mir für die drei *Pieris*-Arten, angewandt wurde.

Über gern gefressene Blätter (z. B. Raps) wird ein dicht anliegendes, engmaschiges Netz gebreitet, so daß die Raupen nicht in direkten Kontakt mit ihnen kommen können. Bringt man eine Raupe auf das Gitter, so kriecht sie erst scheinbar unorientiert umher, bis sie zufällig über ein Blatt gerät. Dabei ändert sich ihr Verhalten sofort sehr deutlich: während die Raupe vorher mehr oder weniger geradlinig läuft und nur ab und an Pendelbewegungen des ganzen Vorderkörpers macht, bewegt sie nun nur noch den Kopf im Weiterkriechen ständig nach beiden Seiten (Zick-Zack-Bewegung) und bleibt im Bereich über dem Blatt. Kommt sie etwas über den Blattrand hinaus, so richtet sie den Vorderkörper auf und die pendelnden Bewegungen beginnen wieder. Häufig ist dabei zu beobachten, daß die Raupe auf den Bereich über dem Blatt zurückkehrt und die Zick-Zack-Bewegungen des Kopfes beginnen von neuem.

Aus dieser Beobachtung ist wohl zu schließen, daß die Raupe auf Grund des Blattgeruchs das Futter wahrgenommen hat. Die zick-zack-förmigen Bewegungen des Kopfes unterbleiben, wenn das Gitter mehr als ca. 0,5 cm von der Blattfläche entfernt ist.

Ein weiterer wichtiger Faktor im Erkennen der Futterpflanzen durch die Raupe ist der Geschmackssinn. Seine Funktionen sollen uns jedoch erst bei der Besprechung der graduellen Abstufung in der Bevorzugung der einzelnen Futterpflanzen näher beschäftigen.

Die Chemorezeptoren der Raupen scheinen auf den Antennen und den Maxillar- und Labialtastern lokalisiert zu sein, sind aber in ihrer exakten Struktur noch unbekannt. Die konischen Papillen des Pharynx werden als Träger des Geschmackssinnes gedeutet. An der Spitze der Taster befindet sich eine Vertiefung, die, da reich mit Nervenendigungen ausgestattet, als Riechgrube bezeichnet wird (Roeder, 1953). Dethier (1951) entfernte den Raupen von *P. rapae* L. die Antennen und die Taster. Dies hinderte die Raupen nicht, weiterhin zu fressen, aber, und das ist

gerade für die Untersuchung der Nahrungswahl wichtig, sie fraßen nun an einer größeren Artenzahl von Pflanzen.

Der Tastsinn scheint bei der Auswahl der Nährpflanzen eine untergeordnete Rolle zu spielen. Diesen Eindruck liefern folgende Versuche, die ich nach den Angaben **Verschaffelts** (1910) durchführte: Mehl, Stärke und Filtrierpapier werden mit dem Saft von Rapsblättern getränkt. Die Raupen nehmen diese Substanzen hierauf ohne Zögern an, obwohl dies z. B. durch die faserige Struktur des Filtrierpapiers erschwert ist.

3. Welcher Inhaltsstoff könnte das Erkennen der Futterpflanzen ermöglichen?

Wollen wir die Frage lösen, so sind dabei gewisse Bedingungen an den gesuchten Stoff zu stellen, um ihn von allen anderen in Frage kommenden Substanzen abzutrennen: a) Dieser pflanzliche Stoff muß die Geruchsorgane der Raupen ansprechen. b) Er muß ein Bestandteil der Pflanzen sein, der sich unter den verschiedenen Bedingungen der Jahreszeit, dem Alter des Blattes etc. nicht verändert. c) Dieser Stoff muß in allen Futterpflanzen der Raupen aus den verschiedenen Familien vorhanden sein.

Untersucht man die von den Raupen der Pieridengruppe A, zu denen meine Versuchstiere gehören, als Futter ausgewählten Pflanzen nach einem derartigen Charakteristikum, so erweisen sich die Senfölglykoside, die unter dem Einfluß des Enzyms Myrosin die Senföle abspalten, als ein ihnen allen gemeinsamer Bestandteil.

Diese Tatsache erkannte als erster **Verschaffelt** (1910), in seiner grundlegenden Arbeit über die Nahrungswahl von *P. brassicae* und *P. rapae*. Seine einfachen Versuchsanordnungen erlaubten keine vollständige Analyse der verschiedenen Faktoren, die bei der Nahrungswahl eine Rolle spielen: er bestrich Blätter irgendwelcher Pflanzen mit dem Saft von „Senfölglykosidpflanzen“, die dann von den Raupen angeknabbert wurden; ebenso Filtrierpapier, Stärke etc., falls sie mit diesem Saft getränkt waren. Ebenso behandelte er Blätter mit einer Sinigrin-Lösung (Senfölglykosid); auch diese wurden von den Raupen sogleich angefressen. Er schloß daraus, daß die Raupen sowohl von den Senfölen als auch von den Senfölglykosiden (die, wie **Verschaffelt** vermutet, vom Speichel der Raupen in Senföle u. a. zerlegt werden) zum Fressen eines Blattes oder einer anderen Substanz veranlaßt werden. Dieses Ergebnis ließ bei mehreren Autoren, die über **Verschaffelts** Arbeit berichteten, die Meinung entstehen, daß, sobald man nur ein Blatt irgendeiner Pflanzenart oder Filtrierpapier mit Senfölen bestreicht, die Raupen sogleich davon fressen würden. (**Verschaffelt** verwendete aber den Saft einer „Senf-

ölpflanze“ oder eine Sinigrinlösung [Senfölglykosid]). Daß dies keineswegs der Fall ist, zeigen die Ergebnisse des Kapitels 5.

Zunächst jedoch sollen die Versuchsreihen des Kapitels 4 in einem größeren Rahmen als dies *verschaffelt* möglich war, beweisen, daß es in der Tat der Senföl- bzw. Senfölglykosidgehalt der Pflanzen ist, an dem die Raupen ihr Futter erkennen, ohne auf die Bedeutung der zwei verschiedenen Substanzen für den normalen Ablauf der Nahrungswahl näher einzugehen.

4. Dienen die verschiedenen Senföle bzw. Senfölglykoside den Raupen zum Erkennen ihrer Futterpflanzen?

Den Raupen der drei *Pieris*-Arten werden, zusammen mit ungeeigneten Pflanzen, die verschiedensten „Senfölpflanzen“ angeboten: Die Raupen (5. Stadium) werden hierzu 2 Stunden lang in 10 cm weite Petrischalen gebracht, in denen im Kreis abwechselnd vier Blattscheiben (Durchmesser: 3 cm) einer und vier Blattscheiben einer anderen (senfölglykosidfreien) Pflanzenart ausgelegt sind (Methode nach Johansson, 1951). Es standen für diese Versuche folgende Pflanzenarten zur Verfügung (Tab. 12).

Tab. 12: Liste der angebotenen „Senfölpflanzen“.

Fam. *Cruciferae*:

<i>Aethionema saxatile</i> R. Br.	<i>Erysimum odoratum</i> Ehrb.
<i>Alliaria officinalis</i> Andrz.	<i>Hesperis matronalis</i> L.
<i>Alyssum argentum</i> All.	<i>Hutchinsia alpina</i> R. Br.
<i>Alyssum montanum</i> L.	<i>Iberis amara</i> L.
<i>Alyssum saxatile</i> L.	<i>Iberis gibraltarica</i> L.
<i>Barbarea praecox</i> R. Br.	<i>Iberis sempervirens</i> L.
<i>Berteroa incana</i> DC.	<i>Iberis umbellata</i> L.
<i>Biscutella laevigata</i> L.	<i>Isatis tinctoria</i> L.
<i>Brassica napus</i> L.	<i>Kernera saxatilis</i> Rchb.
<i>Brassica nigra</i> Koch	<i>Lepidium sativum</i> L.
<i>Brassica oleracea</i> L. (Kulturformen)	<i>Matthiola annua</i> Sweet.
<i>Brassica rapa</i> L.	<i>Myagrum perfoliatum</i> L.
<i>Bunias orientalis</i> L.	<i>Raphanus raphanistrum</i> L.
<i>Camelina sativa</i> Crantz.	<i>Raphanus sativus</i> L.
<i>Capsella bursa pastoris</i> Med.	<i>Rorippa silvestris</i> Bess.
<i>Cheiranthus cheiri</i> L.	<i>Sinapis alba</i> L.
<i>Cochlearia officinalis</i> L.	<i>Sinapis arvensis</i> L.
<i>Conringia orientalis</i> Andrz.	<i>Sisymbrium austriacum</i> Jacq.
<i>Crambe cordifolia</i> Stev.	<i>Sisymbrium officinale</i> Scop.
<i>Dentaria digitata</i> Lam.	<i>Sisymbrium sophia</i> L.
<i>Diplotaxis tenuifolia</i> DC.	<i>Sisymbrium strictissimum</i> L.

<i>Draba hirta</i> All.	<i>Thlaspi arvense</i> L.
<i>Erucastrum obtusangulum</i> Rchb.	<i>Thlaspi rotundifolium</i> Gaudin.
<i>Erysimum heliticum</i> DC.	<i>Vogelia paniculata</i> Hornem.
Fam. <i>Resedaceae</i> :	
<i>Caylusea abessinica</i> L.	<i>Reseda lutea</i> L.
<i>Reseda alba</i> L.	<i>Reseda luteola</i> L.
Fam. <i>Capparidaceae</i> :	
<i>Capparis spinosa</i> L.	
<i>Cleome spinosa</i> L.	
<i>Polanisia trachysperma</i> L.	
Fam. <i>Tropaeolaceae</i> :	
<i>Tropaeolum brasiliense</i> L.	
<i>Tropaeolum maius</i> L.	
Fam. <i>Limnanthaceae</i> :	
<i>Limnanthes douglasii</i> R. Br.	
Fam. <i>Phytolaccaceae</i> :	
<i>Petiveria alliacea</i> L.	
Fam. <i>Caricaceae</i> :	
<i>Carica papaya</i> L.	
Fam. <i>Salvadoraceae</i> :	
<i>Azima tetracantha</i> Lam.	
Fam. <i>Moringaceae</i> :	
<i>Moringa oleifera</i> Lam.	

Alle diese „Senfölpflanzen“, also auch die ausländischen Vertreter, werden von den Raupen der untersuchten *Pieris*-Arten mehr oder weniger gern (siehe Kap. 6) gefressen; unsere einheimischen *Pieris*-Raupen kommen dabei mit Pflanzen in Berührung (z. B. *Limnanthes douglasii* R. Br. aus Nordamerika, *Moringa oleifera* Lam. aus dem Kongogebiet, *Petiveria alliacea* L. aus Brasilien), von denen sie ansonsten durch geographische und phänologische Gegebenheiten getrennt sind. Trotzdem erkennen sie diese Pflanzen sogleich als ihre Futterpflanzen an.

Tab. 13: Vorkommen von „Senfölpflanzen“ im System.

Reihe	Familie
<i>Centrospermae</i>	<i>Phytolaccaceae</i>
<i>Capparidales</i>	<i>Capparidaceae</i>
	<i>Cruciferae</i>
	<i>Resedaceae</i>
	<i>Moringaceae</i>
<i>Parietales</i>	<i>Caricaceae</i>
<i>Geraniales</i>	<i>Tropaeolaceae</i>
	<i>Limnanthaceae</i>
<i>Celastrales</i>	<i>Aquifoliaceae</i>
	<i>Salvadoraceae</i>

Es kristallisieren sich (nach Merxmüller, mündliche Mitteilung) zwei Verwandtschaftskreise heraus, in denen Senföle vertreten sind, nämlich 1. *Geraniales* (*Tropaeolaceae*, *Limnanthaceae*) und die damit nahe verwandten *Celastrales* (*Aquifoliaceae*, *Salvadoraceae*) und 2. *Capparidales* (*Capparidaceae*, *Cruciferae*, *Resedaceae*, *Moringaceae*) und die damit nächstverwandten *Parietales* (*Caricaceae*). Die S. 12—13 genannten *Euphorbiaceae*, deren Stellung noch unsicher ist, werden entweder mit den *Celastrales* (1) oder mit den *Parietales* (2) in Zusammenhang gebracht. Lediglich die *Phytolaccaceae* fallen vorläufig heraus.

Bietet man den Raupen ganze Senfölpflanzen an, so werden neben den Blättern auch Stengel, Blüten usw. angefressen. (Dadurch, daß man den Raupen von *P. brassicae* abwechslungsweise z. B. *Tropaeolum*-Blätter und -Blüten zu fressen gibt, kann man sehr einfach die unter verschiedenen Umständen veränderte Durchlaufgeschwindigkeit messen, da die Exkremeante je nach Futter grün bzw. gelblichrot gefärbt sind.)

Außer den Senfölpflanzen bot ich den Raupen auch lauchölhaltige Pflanzenarten, wie *Allium cepa* L. (Sommerzwiebel), *A. fistulosum* L. (Winterzwiebel) und *A. sativum* L. (Knoblauch) nach der oben beschriebenen Methode an (Lauchöle sind den Senfölen chemisch ähnlich, auch ihre Verbreitung im Pflanzenreich stellt kein spezifisches Verwandtschaftsmerkmal dar!): diese Arten werden von den Raupen, wenn auch nur zögernd, so doch deutlich befressen. In der russischen Literatur sind *P. brassicae* L. und *P. napi* L. als Zwiebel- und Knoblauchschädlinge angeführt (Kartzov, 1914; Vassiliev, 1915).

Beschmiert man Pflanzen (z. B. Salatblätter), die kein Senföl bzw. Senfölglykosid enthalten, mit dem Saft einer „Senfölpflanze“ (Methode nach Verschaffelt, 1910), so werden auch diese von den Raupen angefressen. Es gibt aber, wie auch Verschaffelt (1910) bei Versuchen dieser Art mit Blättern von *Salvia officinalis* L., *Prunus laurocerasus* L. und *Menyanthes trifoliata* L. fand, zahlreiche Ausnahmen. Dies ist wohl darauf zurückzuführen, daß sie für die Raupen abschreckende Geschmacksstoffe enthalten. Am besten eignen sich für diese Versuche möglichst „neutral“ schmeckende Pflanzen, wie etwa die erwähnten Salatblätter.

5. In welcher Weise dienen die Senföle und Senfölglykoside den Raupen zum Erkennen ihrer Futterpflanzen?

Die Versuche nach der Methode von Verschaffelt zeigen zwar, daß es bei der Nahrungswahl der Pieriden-Raupen offensichtlich nur auf gewisse Inhaltsstoffe (Senföle, Senfölglykoside) der Futterpflanzen ankommt; sie können aber keine Erklärung dafür liefern, ob es die Senföle oder die Senfölglykoside sind, die die Raupen zum Fressen veranlassen.

Eine Arbeitsmethode für genaue Untersuchungen der Nahrungswahl bei Raupen entwickelte Thorsteinson (1953), der sich mit Gespinstmotten (*Plutella maculipennis* Curt.)-Raupen beschäftigte. Diese Raupen sind in ihrer Nahrungswahl den von mir untersuchten *Pieris*-Arten sehr ähnlich. Der Autor erwähnt des öfteren im Zusammenhang mit *Plutella*-Raupen auch Versuche zur Nahrungswahl von *P. brassicae* und *rapae*, so daß ich hier seine Ergebnisse, die für das weitere Verständnis wichtig sind, anführen will.

Thorsteinson fertigte „künstliche Blätter“ aus Agar an, die die Testsubstanzen (Senföle, Senfölglykoside) und Nährstoffe (als Pulver getrockneter, senfölglykosidfreier Blätter) enthielten. Als Testsubstanzen verwendete er das Allyl-Senföl und die Senfölglykoside Sinigrin, Sinalbin und Glucocheirolin.

Die Senfölglykoside stellen die eigentlichen „feeding stimulants“ d. h. spezifische Geschmacksstoffe, die die Raupen zum Weiterfressen veranlassen, dar (siehe auch Kap. 7). Als Schwellenwerte für die Senfölglykoside (Testreaktion: die Raupen beißen in den Agar nicht nur ein, sondern fressen Stücke davon ab) fand Thorsteinson bei *Plutella*-Raupen:

2 Teile Sinigrin auf 1 000 000 Teile Gesamtsubstanz

20 Teile Sinalbin auf 1 000 000 Teile Gesamtsubstanz

Neben den künstlichen Blättern bestrich Thorsteinson auch echte Blätter von Pflanzen, die den Raupen gewöhnlich nicht als Futter dienen, mit einer Sinalbin- oder Sinigrinlösung: die Blätter wurden daraufhin von den Raupen als Futter angenommen; behandelte er aber die Blätter nur mit Senföl (Allyl-Senföl), so fraßen die Raupen von *Plutella* (und von *P. brassicae*) nicht davon. Ungeklärt bleibt, wie die Raupen die Senfölglykosidlösung auf den damit bestrichenen Blättern wahrnehmen, da doch dabei die Senföle als Geruchsstoffe fehlen: selbst reines Sinigrin (ein weißes Pulver) riecht für uns kaum wahrnehmbar (schmeckt dagegen, auch in sehr verdünnten Lösungen, um so intensiver). Deutlich sichtbar ist jedoch, daß die Raupen, sobald sie über eine Pflanze kriechen, ihre Maxillar- und Labialpalpen über die Blattoberfläche gleiten lassen, sie also direkten Kontakt mit der Pflanze wahren: auf diese Weise kommen sie, bei mit Sinigrinlösung bestrichenen Blättern, unmittelbar mit dem Senfölglykosid in Berührung, ohne daß ein Geruchsstoff, der die Raupen gleichsam auf die Senfölglykoside hinweisen und sie zum ersten Anbeißen veranlassen muß, nötig wäre.

Freies Myrosin, das die Senfölglykoside in Senföle, Zucker und andere Spaltprodukte zerlegt, verminderte in den „künstlichen Blättern“ mit Sinigringehalt das Ausmaß der verzehrten Futtermenge (durch die Anzahl Kotballen bestimmt). Durch Erhitzen inaktiviertes Myrosin zeigte keine abstoßende Wirkung in Agar + Sinigrin. Die Versuche mit Myrosin ließen zwei Schlüsse zu: Eine Verminderung des Sinigringehaltes macht die Agar-Substanz für die Raupen weniger attraktiv; oder: die Produkte der

Hydrolyse sind für die Raupen weniger anziehend als die Muttersubstanz, das Glykosid.

Von besonderer Bedeutung ist die Tatsache, daß der Autor nur dann optimale Ergebnisse bei den Agar-Versuchen erhielt, wenn er zu den Senfölglykosiden noch Nährstoffe in Form von Pulver getrockneter Blätter oder chemischen Substanzen (Kohlehydrate) hinzugab.

Zur Bedeutung der Senföle bei der Nahrungswahl der Raupen stellt Thorsteinson folgende Überlegung an: Zwischen Abbeißen und Hinterschlucken eines Blattstückes wird durch Hydrolyse nur wenig Senföl in Freiheit gesetzt, d. h. die Geschmacksrezeptoren der Raupen sind kaum mit wahrnehmbaren Konzentrationen von Senfölen, im Verhältnis zu den Glykosiden in der Pflanze, in Berührung. Dagegen kann der geringe Anteil an Senföl in den Blättern (auch im unverletzten Blatt befinden sich geringe Mengen freien Senföls) den Geruchssinn der Raupen vor dem ersten Abbeißen, beim Überkriechen des Blattes usw. stimulieren: der Geruchsreiz kann die Freßreaktion bei den hungernden Raupen rascher auslösen. Dafür spricht die Beobachtung Thorsteinsons, daß die Raupen auf einem Medium mit Sinigrin und ein wenig Senföl mehr Kotballen abscheiden als auf einem Medium mit Sinigrin aber ohne Senföl.

Die Ergebnisse, die Thorsteinson für die Gespinstmotte in bezug auf die Bedeutung von Senfölen und Senfölglykosiden erhielt, wertete ich für die von mir untersuchten drei *Pieris*-Arten aus. Als Testsubstanzen standen mir zur Verfügung:

a) Senföle:

Methylenföl	Phenylsenföl
Allylenföl	Tert. Octylsenföl
Isopropylsenföl	1-Dimethylaminopropansenföl
n-Butylenföl	Methoxymethylsenföl
Tert. Butylenföl	Dodecylsenföl
Benzylsenföl	Oleyl

b) Senfölglykoside:

Sinigrin

Die erwähnten Senföle wurden in reiner Form (unverdünnt) sowohl auf echte Blätter als auch auf Agar-Scheiben (mit dem Saft von Salatblättern als Nährstoffquelle) aufgetragen; z. B. Versuch 2<sup>2)</sup>:

11. 6. 59, 17.15 Uhr, Insektarium, 5 Raupen *P. brassicae*, 4. Stadium.

Auswahl: 4 Scheiben Agar + *Lactuca sativa*-Saft

4 Scheiben Agar + *Lactuca sativa*-Saft + Benzylsenföl

<sup>2)</sup> Der Übersichtlichkeit halber habe ich die hier angeführten Versuche fortlaufend durchnumeriert. Die Zahl der tatsächlich durchgeföhrten Versuche ist größer.

12. 6. 59, 15.30 Uhr

Ergebnis: Nur die Scheiben mit Senföl sind an den Kanten durch zahlreiche Einbisse zerkratzt, jedoch wurden keine größeren Stücke herausgefressen. Die Scheiben ohne Senföl blieben unberührt.

Die Tabelle 14 zeigt die Ergebnisse der Versuche mit den verschiedenen Senfölen.

Tab. 14: Die Ergebnisse der Senföl-Versuche.

Zeichenerklärung:

Art der Reaktion: + = schwach, ++ = mittel, +++ = stark

Echte Blätter = Kopfsalat (*Lactuca sativa* f. *capitata* L.), eine Pflanzenart, die die Raupen der drei *Pieris*-Arten gewöhnlich nicht anbeißen oder gar fressen.

Die Agar-Scheiben enthielten den Saft von Salatblättern.

Senföle	Art der Reaktion			
	Echte Blätter		Agar	
	Einbeißen	Gefressen	Einbeißen	Gefressen
Methylsenföl	+	—	+	—
Allylisenföl	+++	—	+++	—
Isopropylsenföl	+	—	+	—
n-Butylsenföl	++	—	++	—
T. Butylsenföl	++	—	+	—
Benzylsenföl	+++	—	+++	—
Phenylsenföl	++	—	++	—
T. Octylsenföl	+	—	+	—
Dimeth. am. prop. s.	+	—	+	—
Methox. meth. s.	++	—	+	—
Dodecylsenföl	+	—	—	—
Oleyl	—	—	—	—

Das Senfölglykosid Sinigrin wurde ebenfalls auf Blätter von senfölglykosidfreien Pflanzen, auf Agar mit und ohne Pflanzensaft aufgetragen, und zwar in einer Konzentration von 0,1 % (Sinigrin + Aqua dest.): das auf diese Weise behandelte Futter nahmen die Raupen nach einigem Zögern an, aber bei den Agar-Scheiben ohne Pflanzensaft (Nährstoffe) war die Freßreaktion nur sehr schwach (Tab. 15).

Tab. 15: Ergebnisse der Sinigrin-Versuche.

(+) = die Raupen fressen nur sehr wenig von dem Agar ab.

Pflanzenart	Art der Reaktion					
	Echte Blätter		Agar			
	Einbeiß.	Gefress.	Einbeiß.	Gefress.	Einbeiß.	Gefr.
<i>Lactuca sativa</i>	+++	+++	+++	++	+++	(+)
<i>Apios tuberosa</i>	+++	+++	+++	++	+++	(+)
<i>Salvia officinalis</i>	+++	—	+++	—	+++	(+)

Der Agar erhielt jeweils den Saft der Pflanze, von der den Raupen auch die Blätter angeboten wurden.

*Salvia officinalis* L. gehört zu denjenigen Pflanzenarten, die von den Raupen auch dann nicht gefressen werden, wenn man sie mit dem Saft einer Senfölfpflanze bestreicht: offenbar besitzt diese Pflanze Geschmacksstoffe, die auf die Raupen abstoßend wirken.

Die Ergebnisse der Versuche über die Bedeutung der Senföle und der Senfölglykoside bei der Nahrungswahl der untersuchten *Pieris*-Arten sind für das Verständnis der nachfolgenden Kapitel (besonders über die Wahl des Eiablageplatzes durch die Weibchen) sehr wichtig, daher will ich sie hier deutlicher herausstellen:

Nach Dethier (1954) kann man die Reaktionen der Raupen bei der Nahrungswahl folgendermaßen untergliedern: a) Orientation to food. b) Biting response. c) Continued feeding.

Zu a): Die Orientierung zum Futter geschieht bei den *Pieris*-Raupen bei einiger Entfernung von den Pflanzen (maximal ca. 50 cm) mit Hilfe der Augen, indem sie auf alles Grüne zulaufen. In nächster Nähe (wenige Millimeter) orientieren sie sich nach dem Geruch der Pflanzen (Senfölgeruch).

Zu b): Das erste Anbeißen der Pflanze wird wahrscheinlich durch den Geruchsreiz des Senföls ausgelöst. Blätter und Agar, die man mit den verschiedenen oben angeführten Senfölen beschmiert, werden von den Raupen immer wieder angebissen. Die Senföle allein vermögen aber die Fréßreaktion nicht aufrechtzuerhalten (Attraktivstoffe, Görnitz, 1957).

Zu c): Spezifische Geschmacksstoffe, die Senfölglykoside, veranlassen die Raupen an den Blättern, Agar etc. weiterzufressen. Bei Agar-Versuchen muß man in die Futtersubstanz Nährstoffe (Pflanzensaft, Kohlehydrate) geben; fehlen die Nährstoffe, so haben die Senfölglykoside nur geringen Einfluß auf die Fréßreaktion der Raupen.

6. Welche graduelle Abstufung besteht in der Bevorzugung der einzelnen Futterpflanzen?

Über das Maß der Bevorzugung einer Pflanze auf Grund ihrer besonderen geruchlichen oder noch mehr geschmacklichen Quali-

täten geben Anhaltspunkte: Die Menge des verzehrten Pflanzen-gewebes, die Menge der produzierten Exkremeante und die relativen Zeitperioden, die die Raupen zum Fressen, Rasten und Herumwandern auf der Pflanze verwenden.

Am besten bewährte sich die Meßmethode nach J o h a n s s o n (1951), die ich schon im Kapitel 4 erwähnt habe: es wird dabei die Menge des verzehrten Pflanzengewebes gemessen. Raupen des 5. Stadiums werden hierzu 2 Stunden lang in 10 cm weite Petrischalen gebracht, in denen im Kreis abwechselnd vier Blatt-scheiben (Durchmesser: 3 cm) einer und vier Blattscheiben einer anderen Pflanzenart ausgelegt sind; im Gegensatz zu Seite 21 sind aber nun beide Pflanzenarten senfölglykosidhaltig. Die be-fressenen Blätter werden nach dem Versuch auf Millimeter-papier ausgebreitet und die verzehrte Blattfläche wird gemes-sen. Auf diese Weise ist es möglich, eine Bevorzugungstabelle aufzustellen. Tabelle 16 zeigt das Ergebnis der vom 2. 6. bis 10. 10. 1956 durchgeführten Versuchsreihe.

Tab. 16: Bevorzugungsliste der mit Raps (*Brassica napus* L.) aufgezogenen *Pieris brassicae*- und *P. napi*-Raupen.

Zeichenerklärung:

-  = 1. Stufe (jederzeit und sehr gerne gefressen)
-  = 2. Stufe (gern gefressen)
-  = 3. Stufe (etwas weniger gern gefressen)
-  = 4. Stufe (ungern gefressen)
-  = 5. Stufe (nur kurz befressen. Die Raupen führen immer wieder Suchbewegungen aus. Im Notfall können sich die Raupen daran noch ernähren.)
-  = 6. Stufe (nur im äußersten Notfall mäßig angefressen. Nur sehr wenige Raupen [Ausnahmen] können damit noch weiterexistieren.)
-  = 7. Stufe (die Raupen lehnen diese Pflanzen praktisch ab. Sie können mit diesem Futter nicht weiterexistie-ren. Nur in Spuren bei großem Hunger [vorher ca. 40 Stunden Hungern] werden die Pflanzen etwas angeknappert.)

Pflanzenart	<i>Pieris brassicae</i>	<i>Pieris napi</i>
<i>Brassica napus</i> L.	●	●
<i>Brassica rapa</i> L.	●	●
<i>Brassica oleracea</i> L.		
Blumenkohl	●	●
Wirsing	●	●
Weißkraut	●	●
<i>Brassica nigra</i> Koch	●	●
<i>Sinapis alba</i> L.	●	●
<i>Brassica oleracea</i> L.		
Blaukraut	●	●
<i>Cochlearia armoracia</i> L.	●	●
<i>Raphanus raphanistrum</i> L.	●	●
<i>Peltaria turkmena</i> Lipsky.	●	●
<i>Isatis tinctoria</i> L.	●	●
<i>Hesperis matronalis</i> L.	●	●
<i>Diplotaxis tenuifolia</i> DC.	●	●
<i>Alliaria officinalis</i> Andrz.	●	●
<i>Hutchinsia alpina</i> R. Br.	●	●
<i>Arabis alpina</i> L.	●	●
<i>Barbarea vulgaris</i> R. Br.	●	●
<i>Diplotaxis erucoides</i> DC.	●	●
<i>Biscutella laevigata</i> L.	●	●
<i>Lepidium sativum</i> L.	●	●
<i>Thlaspi arvense</i> L.	●	●
<i>Kernera saxatilis</i> Rchb.	●	●
<i>Nasturtium officinale</i> L.	●	●

Pflanzenart	<i>Pieris brassicae</i>	<i>Pieris napi</i>
<i>Sisymbrium sophia</i> L.	●	●
<i>Erucastrum obtusangulum</i> Rchb.	●	●
<i>Sisymbrium officinale</i> Scop.	●	●
<i>Rorippa silvestris</i> (L.) Bess.	●	●
<i>Cochlearia officinalis</i> L.	●	●
<i>Biscutella auriculata</i> L.	●	●
<i>Thlaspi rotundifolium</i> Gaudin.	●	●
<i>Iberis gibraltarica</i> L.	●	●
<i>Iberis amara</i> L.	●	●
<i>Iberis umbellata</i> L.	●	●
<i>Matthiola incana</i> R. Br.	●	●
<i>Capparis spinosa</i> L.	●	●
<i>Polanisia trachysperma</i> L.	●	●
<i>Cleome spinosa</i> L.	●	●
<i>Reseda lutea</i> L.	●	●
<i>Caylusia abessinica</i> L.	●	●
<i>Reseda alba</i> L.	●	●
<i>Bunias orientalis</i> L.	●	●
<i>Allium sativum</i> L.	●	●
<i>Cheiranthus cheiri</i> L.	●	●
<i>Petiveria alliacea</i> L.	●	●
<i>Tropaeolum brasiliense</i> L.	●	●
<i>Tropaeolum maius</i> L.	●	●
<i>Capsella bursa pastoris</i> Med.	○	●
<i>Limnanthes douglasii</i> R. Br.	○	○
<i>Carica papaya</i> L.	○	○

Die Bevorzugungsliste von *P. rapae* ist der von *P. brassicae* sehr ähnlich.

Auffällig ist, daß nahe verwandte Arten (z. B. *Cochlearia armoracia* L. und *Cochlearia officinalis* L., *Thlaspi rotundifolium* Gaudin. und *Thlaspi arvense* L.) deutlich verschieden bevorzugt werden. Hier spielen zweifelsohne, neben den Inhaltsstoffen der einzelnen Arten, auch äußere Einrichtungen (Behaarung, klebrige Substanzen etc.) der Pflanzen eine nicht zu unterschätzende Rolle (Resistenz der Pflanzen, Schutzeinrichtungen, Merz, 1959).

#### 7. Wodurch ist diese Bevorzugung bedingt?

Johansson (1951) vermutet, daß die Raupen sich nach den in den Pflanzen vorkommenden Senfölen richten und diese unterscheiden können. Für diese Ansicht spricht folgender Versuch:

#### Versuch 2:

Je 5 Raupen eines Geleges von *P. brassicae* werden auf *Lepidium sativum* L. bzw. *Sisymbrium austriacum* Jacq. aufgezogen. Sobald die Raupen das 5. Stadium erreicht haben, wird ihnen *Tropaeolum maius* L. und *Polanisia trachysperma* L. angeboten.

Versuchsdauer: 2 Stunden

Anordnung: Je 4 Blätter der beiden Pflanzenarten, in einer Petrischale

Ergebnis: Die Raupen von *Sisymbrium austriacum* fraßen:

*Polanisia trachysperma*: 350 qmm Blattfläche

*Tropaeolum maius*: 0 qmm Blattfläche

Die Raupen von *Lepidium sativum* fraßen dagegen:

*Polanisia trachysperma*: 210 qmm Blattfläche

*Tropaeolum maius*: 380 qmm Blattfläche

*Lepidium sativum* und *Tropaeolum maius* enthalten das gleiche Senföl (Benzylsenföl), *Sisymbrium austriacum* und *Polanisia trachysperma* dagegen nicht. Falls die Raupen die verschiedenen Senföle unterscheiden können, werden sie im Auswahlversuch diejenige Pflanzenart mit dem gleichen Senföl wie ihre Zuchtpflanze zuerst aufsuchen und von ihr zum ersten Anbeißen veranlaßt werden, d. h. sie werden diese Art gegenüber einer anderen bevorzugen, wie der obenstehende Versuch zeigt. Die Pflanzenart *Tropaeolum maius* wurde deshalb gewählt, weil die Raupen des 5. Stadiums von *P. brassicae*, die nicht mit *Tropaeolum* aufgezogen wurden, ansonsten in Auswahlversuchen kaum etwas von dieser Pflanze fressen.

In der Hauptsache bewirkt aber wohl der Geschmack der Blätter, wie gerne von der betreffenden Pflanzenart gefressen wird; es kann der richtige Geruchsreiz vorhanden sein, der die Freßreaktion auslöst, während zu gleicher Zeit Geschmacksqualitäten (z. B. Alkaloide) das Weiterfressen verhindern. Dafür spricht der daraufhin angestellte „Sandwich-Versuch“ (nach der Methode von Dethier, 1951): von einem Rapsblatt werden dünne Scheiben abgezogen und auf die beiden Seiten eines Blattstückes z. B. von *Capsella bursa pastoris* (Alkaloid Bursin enthaltend) geklebt. Die Raupen fressen die so behandelten Blätter kurz an und lassen dann wieder von ihnen ab.

Aber nicht nur das Vorhandensein oder Fehlen von abstoßenden Stoffen reguliert das Weiterfressen. Die Senfölglykoside als spezifische Geschmacksstoffe in ihrer verschiedenen Konzentration und Vielfalt in einem Blatt spielen hierbei wohl eine wesentliche Rolle. Bei manchen Raupen, z. B. *Papilio ajax* L., genügt offenbar der Geruch, der das erste Anbeißen auslöste, zum Weiterfressen (Dethier, 1951). Die von mir untersuchten *Pieris*-Raupen dagegen benötigten hierzu die Senfölglykoside als Geschmacksstoffe; fehlen diese, so findet kein Weiterfressen statt, wie die Versuche von Kap. 5 zeigten.

Auch in diesem Zusammenhang möchte ich nochmals die Bedeutung der Nährstoffe („nutrients“) besonders hervorheben: optimale Ergebnisse werden nur erreicht, sobald man zu den Testsubstanzen noch Pulver getrockneter Blätter oder z. B. Saccharide dazugibt. Auch Verschaffelt (1910) verwendete für seine Versuche den Saft oder den Brei aus *Bunias orientalis* L. (*Cruciferae*)-Blätter und behandelte damit senfölfreie Blätter, Weizenmehl und Maisstärke; Sinigrin-Lösungen strich er ebenfalls nur auf Blätter senfölfreier Pflanzen, d. h. neben den „Signalstoffen“ Senföl und Senfölglykosid waren stets auch natürliche Nährstoffe vorhanden. Thorsteinson (1960) schreibt: „... mustard oil has only a very slight and uncertain effect on feeding responses in *Plutella maculipennis* larvae . . .“ (S. 201) und „... Sinigrin alone elicits only a very weak response, but 0,1 per cent sinigrin combined with 0,2 M sucrose evokes an appreciable feeding response.“ (S. 202). Der Autor vertritt damit die neue Auffassung der Wissenschaftler in den USA und Kanada, daß die Geruchsstoffe und spezifischen Geschmacksstoffe der einzelnen Pflanzenarten mit den Nährstoffen, wie sie allgemein in den Pflanzen vorkommen, zusammenwirken müssen, um eine

optimale Freßreaktion der Raupen auslösen zu können. „Sinigrin does not by itself elicit much feeding response in *Plutella* nor does sucrose, for example, but in combination sucrose and sinigrin are effective feeding stimulants and the addition of other sapid substances further increases the response“ (Thorsteinson, 1960, S. 205).

#### 8. Zum Problem der Gewöhnung an bestimmte Pflanzen.

Für die Auswahlversuche des Kapitels 6 wurden nur Raupen, die mit Raps gefüttert worden waren, verwendet. Nimmt man dagegen Raupen von anderen Futterpflanzen für diese Versuchsreihen, so zeigt sich eine andersgeartete Bevorzugung. Dieses Problem untersuchte Johansson (1951) bei den Raupen von *P. brassicae*. Er benutzte Tiere, die sich im 5. Stadium befanden, und zwar von 1. *Brassica oleracea* L. 2. *Cochlearia armoracia* L. 3. *Bunias orientalis* L. 4. *Tropaeolum maius* L.

Dabei fraßen die Raupen

von <i>Brassica</i>	1 > 2 > 3 > 4
von <i>Cochlearia</i>	1 = 2 > 3 > 4
von <i>Bunias</i>	3 > 2 > 1 > 4
von <i>Tropaeolum</i>	4 > 1 > 2 > 3

Diese Ergebnisse konnte ich bestätigen. In weiteren Versuchen zeigte sich immer wieder, daß diejenigen Pflanzen, an denen die Raupen aufgezogen worden waren, zu den bevorzugtesten gehörten. Auch innerhalb der Bevorzugungsliste verschiebt sich dabei die Stellung der einzelnen Pflanzenarten. Da die Senfölglykoside bei einer ganzen Reihe der „Zuchtpflanzen“ noch nicht bekannt sind, konnte keine Beziehung zwischen der chemischen Verwandtschaft der Glykoside in den einzelnen Pflanzen und der wechselnden Stellung in der Bevorzugungsliste je nach der „Zuchtpflanze“ nachgewiesen werden.

Besonders auffallend ist in diesem Zusammenhang das Verhalten der von Raps in Vergleich zu den von *Tropaeolum* stammenden Raupen. Während die *Tropaeolum*-Raupen ohne Zögern Raps als Futter annehmen, ist dies umgekehrt nur in sehr wenigen Ausnahmefällen anzutreffen; Raps-Raupen verenden zum allergrößten Teil, wenn man ihnen nur *Tropaeolum* als Futter bietet. Die Frage, ob es sich bei den auf *Tropaeolum* abgelegten Eiern um Produkte einer anderen Rasse handelt, oder ob die Tiere durch ihr Leben auf den betreffenden Pflanzen an diese

„gewöhnt“ werden, lässt Johansson in seiner oben erwähnten Arbeit offen, neigt aber zur letztgenannten Möglichkeit. Wie es sich damit verhält, sollen die daraufhin angestellten „Übertragungsversuche“ ergeben.

a) Übertragungsversuche mit Eiern von *Pieris brassicae* L.

Gelege, die auf Raps gefunden wurden, werden aus dem Blatt herausgeschnitten und auf *Tropaeolum maius* L. übertragen:

Tab. 17: Übertragungsversuch mit Eiern von *Pieris brassicae* L.

Vers.-Nr.	Datum	Art der Reaktion
3	23. 8. 56	25 Eier übertragen.
	24. 8. 56	Raupen schlüpfen.
	25. 8.—17. 9. 56	Raupen fressen an <i>Tropaeolum</i> , unterbrochen von: 1. Häutung: 29. 8. 56 2. Häutung: 31. 8. 56 3. Häutung: 3. 9. 56 4. Häutung: 7. 9. 56
	18. 9. 56	Sämtliche Raupen verpuppt. Keine Verluste.
4	27. 8. 56	30 Eier übertragen.
	2. 9. 56	Raupen schlüpfen.
	3. 9.—20. 9. 56	Raupen fressen an <i>Tropaeolum</i> , unterbrochen von: 1. Häutung: 5. 9. 56 2. Häutung: 8. 9. 56 3. Häutung: 11. 9. 56 4. Häutung: 14. 9. 56
	21. 9. 56	Sämtliche Raupen verpuppt. Keine Verluste.
5	6. 8. 56	25 Eier übertragen, Raupen schlüpfen noch am gleichen Tag.
	7. 8.—4. 9. 56	Raupen fressen an <i>Tropaeolum</i> , unterbrochen von: 1. Häutung: 11. 8. 56 2. Häutung: 16. 8. 56 3. Häutung: 20. 8. 56 4. Häutung: 25. 8. 56
	5. 9. 56	Sämtliche Raupen verpuppt. Keine Verluste.

Ergebnis: Die ausschlüpfenden Raupen nehmen nach Verzehren der Eischalen *Tropaeolum maius* sogleich als Futter an. Sie entwickeln sich dabei wie die auf Raps belassenen Raupen normal. Bei Angebot von Raps fressen diese Raupen im 5. Stadium *Tropaeolum* lieber als Raps.

b) Übertragungsversuche mit Raupen von *Pieris brassicae* L.

Raupen des 5. Stadiums von *P. brassicae* werden von Raps auf *Tropaeolum maius* L. übertragen.

Tab. 18: Übertragungsversuche mit Raupen von *Pierris brassicae* L.

Vers.-Nr.	Datum	Art der Reaktion
6	25. 8. 56	3 Raupen übertragen.
	26. 8. 56	Die Raupen kriechen schnell und mit Suchbewegungen im Käfig umher. Einzelne Blätter ein wenig angefressen.
	27. 8. 56	Die Raupen liegen zusammengekrümmt und ermattet am Boden.
	28. 8. 56	Raupen verendet.
7	19. 8. 56	15 Raupen übertragen.
	20. 9. 56	Schnelles Umherkriechen, andauernde Suchbewegungen, vereinzelte geringe Fraßspuren.
	21. 8. 56	7 Raupen verendet, 3 Raupen angesponnen zur Verpuppung, 5 Raupen kriechen noch umher.
	22. 9. 56	Weitere 4 Raupen verendet. Eine Raupe kriecht noch umher, frisst ein wenig.
	23. 9. 56	Letzte Raupe verendet.
8	21. 9. 56	15 Raupen übertragen.
	23. 9. 56	Schnelles Umherkriechen, Suchbewegungen, einige Fraßspuren.
	24. 9. 56	14 Raupen verendet. Eine Raupe beginnt an <i>Tropaeolum</i> zu fressen.
	25. 9. 56	Die überlebende Raupe hat sich zur Verpuppung angesponnen.
9	21. 9. 56	15 Raupen übertragen.
	24. 9. 56	12 Raupen verendet. Drei Raupen bei Berührung noch schwach reagierend. Geringe Fraßspuren.
	25. 9. 56	Die letzten drei Raupen verendet.

Ergebnis: Nur eine Raupe von 48 untersuchten nahm *Tropaeolum* als Futter an, die übrigen gingen spätestens am 4. Tag nach der Übertragung ein. (Die Ausnahme könnte unser besonderes Interesse beanspruchen, ich habe aber die Angelegenheit nicht weiter verfolgt.)

### c) Bestreichen einer Futterpflanze mit *Tropaeolum*-Saft.

Mit *Tropaeolum* als Futter aufgezogenen *P. brassicae*-Raupen werden 8 Blätter einer anderen „Senfölplante“ angeboten, wobei 4 Blätter mit *Tropaeolum*-Saft bestrichen sind (Tab. 19).

Tab. 19: *Pieris brassicae*-Raupen, die mit *Tropaeolum* aufgezogen worden waren, an mit *Tropaeolum*-Saft bestrichenen und unbestrichenen „Senföl-pflanzen“. (Je 5 Raupen, 5. Stadium)

Vers.-Nr.	Zeit	Pflanzenart	Art der Reaktion
10 (5. 10. 56)	10.10 h	<i>Cleome spinosa</i> L. (Capparidaceae)	3 Raupen fressen sofort an den getränkten Blättern. Eine Raupe frißt kurz an einem ungetränkten Blatt, hört aber dann auf zu fressen, kriecht zu einem getränkten Blatt und frißt dort weiter. Eine Raupe kriecht am Rand der Schale.
	10.15 h		Alle 5 Raupen fressen ausschließlich an getränkten Blättern.
	13.15 h		Die Raupen fraßen von den getränkten Blättern: 6,5 qcm ungetränkten Blättern: 0,7 qcm
11 (5. 10. 56)	13.20 h 14.00 h	<i>Hesperis matronalis</i> L. (Cruciferae)	4 Raupen fressen an den getränkten Blättern, 1 Raupe zuerst an einem unbehandelten Blatt. Die Raupen fraßen von den getränkten Blättern: 5,5 qcm ungetränkten Blättern: 1,7 qcm

Ergebnis: Die Raupen im 5. Stadium, die mit *Tropaeolum* als Futterpflanze aufgezogen wurden, fressen zuerst diejenigen Blätter einer Futterpflanze an, die mit dem Saft von *Tropaeolum* bestrichen sind.

Aus den Versuchen 3—11 ist wohl zu schließen, daß es sich bei dem verschiedenen Verhalten der „Raps- und *Tropaeolum*-Raupen“ um eine Gewöhnungsscheinung handelt. Die nächste Frage ist:

d) Wann erfolgt die „Prägung“ auf das Futter?

Um diese Frage zu lösen, werden Raupen von *P. brassicae* in verschiedenen Stadien von Raps auf *Tropaeolum* übertragen (Tab. 20).

Tab. 20: Übertragungsversuche mit *Pieris brassicae* L.-Raupen in verschiedenen Stadien von Raps auf *Tropaeolum maius* L.  
(Je 15 Stck. Raupen).

Vers.-Nr.	Datum	Stadium	Art der Reaktion
12	28. 8. 56	frisch- geschlüpft	Ohne Zögern nehmen die Raupen <i>Tropaeolum</i> als Futter an: 1. Häutung: 31. 8. 56

			2. Häutung: 4. 9. 56
			3. Häutung: 7. 9. 56
			4. Häutung: 12. 9. 56
22. 9. 56			Sämtliche Raupen verpuppt. Keine Verluste.
13	19. 6. 56	1.	Die Raupen kriechen ca. 1 1/2 Stdn. auf <i>Tropaeolum</i> herum, beginnen dann zu fressen und bleiben von da an bis zur Verpupfung (4. 10. 56) an der Pflanze. Keine Raupe verendet. (Weitere Versuche mit Raupen des gleichen Stadiums am 29. 9., 30. 9. und 1. 10. 56 zeigten dieselben Ergebnisse.)
14	30. 8. 56	2. (gleich nach d. Häutung)	Nach mehrstündigem Zögern (zw. 3 u. 5 Stdn.) beginnen die Raupen nach dauernden Suchbewegungen u. ständigem Herumkriechen v. <i>Tropaeolum</i> zu fressen. Daraufhin ernähren sie sich bis zur Verpupfung (21. 9. 56) von d. Pflanze.
15	31. 8. 56	2. (einen Tag länger an Raps wie d. Raupen v. Vers.-Nr. 14)	Die Raupen kriechen unter dauernden Suchbewegungen auf <i>Tropaeolum</i> umher. Nach ca. 4 Stdn. beginnen drei Raupen zu fressen.
	3. 9. 56		8 Raupen fressen und bleiben an <i>Tropaeolum</i> bis zur Verpupfung (21. 9. 56) 7 Raupen verendet.
16	30. 8. 56	3. (gleich nach d. 2. Häutg.)	Die Raupen kriechen mit Suchbewegungen auf der Pflanze umher. Keine Fraßspuren. Sämtliche Raupen verendet.
	1. 9. 56		
17	31. 8. 56	3. 2. 9. 56	Wie Vers. 16 Sämtliche Raupen verendet.
18	30. 8. 56	4. (gleich nach d. 3. Häutg.)	11 Raupen kriechen von <i>Tropaeolum</i> herunter und von der Pflanze weg. 4 Raupen suchen auf der Pflanze herum.
	1. 9. 56		Die auf der Pflanze verbliebenen Raupen verendet.

Ergebnis: Die Raupen des 1. Stadiums nehmen *Tropaeolum* als neues Futter nach kurzem Zögern an. Den Raupen des 2. Stadiums gelingt es nicht allen, sich an diese Pflanze zu ge-

wöhnen. Raupen des 3. bis 5. Stadiums gewöhnen sich in der Regel nicht mehr an dieses neue Futter.

Ähnliche Ergebnisse zeigen auch die Versuche, bei denen „Raps-Raupen“ auf *Reseda alba* L. oder *Caylusia abessinica* L. übertragen wurden. Während frischgeschlüpfte *P. brassicae*-Raupen sich an diese Pflanzen gewöhnen, gelingt dies den Raupen des 5. Stadiums nicht, sie gehen zugrunde. (Mit *P. napi* und *P. rapae* führte ich keine derartigen Versuche durch.)

## II. Zur Wahl des Eiablageplatzes durch die Weibchen

Nachdem im ersten Teil der vorliegenden Arbeit die Probleme zur Nahrungswahl der Raupen behandelt und zu klären versucht wurden, soll nun im zweiten Hauptteil die Wahl des Eiablageplatzes durch die Weibchen der drei erwähnten *Pieris*-Arten näher betrachtet werden. Die Wahl der richtigen Futterpflanze ist für den Fortbestand der Art von größter Wichtigkeit: mit Hilfe seines sicheren Instinktes wählt das Weibchen die für die Nachkommenschaft geeignete Futterpflanze unter einer großen Artenzahl aus und die ausschlüpfenden Raupen sitzen schon auf der ihnen zusagenden Nahrung vom ersten Tage an.

### 1. Die die Eiablage auslösenden Eigenschaften der Futterpflanzen.

Um einen ersten Hinweis auf die Bedeutung der einzelnen Faktoren der Pflanzen für die Eiablage der Weibchen zu erhalten, ist es am besten, die Tiere auf der Suche nach einer geeigneten Wirtspflanze zu beobachten.

Schon der Flug eines Weibchens auf der Suche nach einem passenden Platz für die Eiablage ist sehr charakteristisch: es fliegt niedrig über die Grünfläche hinweg. Die Zahl der Flügelschläge pro Sekunde bleibt zwar die gleiche wie beim normalen Flug (ca. 9 Flügelschläge/sec.), dagegen wird die Amplitude der Flügelschläge größer und zugleich werden die Flügel so gestellt, daß sich das Tier nur langsam vorwärts bewegt, ja manchmal in der Luft stehen bleibt. So lange die Weibchen diesen Flugtyp einhalten, lassen sie sich nicht so leicht stören.

Mit Hilfe ihrer Augen suchen die Weibchen, sobald sie in der Stimmung zur Eiablage sind, grüne Pflanzen auf. Die Versuche von Ilse (1937) über das Farbensehen der Pieriden lieferten hierzu folgende Ergebnisse: „The butterflies in the stage of egg-

laying very distinctly select a continuous range from ‚Emerald Green‘ (Ostwald 22) to ‚Oxide Blue‘ (Ostwald 16) which is slightly greenish; whereas yellow and pure blue are practically neglected.“ (Ilse, 1937, S. 544).

Durch den Geruch nach Senföl wird das Weibchen auf seinem Suchflug dicht über den Pflanzen veranlaßt, ein kleines Areal nach der geeigneten Pflanze zu „durchforschen“: es setzt sich auf mehrere Blätter ungeeigneter Pflanzen flüchtig hin, betrommelt die Blattoberseite mit den Vorderbeinen für eine kurze Zeit, bis es auf einer Senfölglykosid-Pflanze zu sitzen kommt, wo es nach einigen raschen Trommelbewegungen sogleich mit der Eiablage beginnt. Es war offenbar der Senfölgeruch, der die Weibchen auf das kleine Gebiet mit einer oder mehreren geeigneten Pflanzen aufmerksam machte: die richtige Pflanze muß dann erst durch „Daraufsetzen“ auf ein Blatt ausfindig gemacht werden. Man kann beobachten, wie sich ein Weibchen vorher auf ein Dutzend „falscher“ Pflanzen hinsetzt bis es zur „richtigen“ gelangt. Im Institutsgarten bemerkte ich des öfteren Weibchen von *P. napi* und *rapae*, die eifrig ein kleines Territorium (ca. 2 qm) absuchten, auf dem einige kleine Ackersenfpflanzen wuchsen. Diese Beobachtungen zeigen, daß die Weibchen die für die Eiablage geeigneten Pflanzen erst dann erkennen, wenn sie auf den betreffenden Arten sitzen, d. h. direkten Kontakt mit ihnen besitzen.

Wie bereits erwähnt, „prüfen“ die Weibchen vor der Eiablage die Pflanzen, auf denen sie sitzen, durch eine eigenartige Bewegung der Vorderbeine: Ilse (1937) beschrieb diesen Vorgang als „drumming reaction“. In raschem Rhythmus werden dabei die Vorderbeine auf der Blattoberfläche alternierend gehoben und gesenkt, so daß tatsächlich der Eindruck eines Trommelns entsteht. Ilse bemerkte diese Reaktion der Weibchen, als sie im Zusammenhang mit ihren Versuchen zum Farbensehen der Pieriden, den Faltern die oben erwähnten Grün-Abstufungen anbot: die Weibchen betrommelten nur die Farbpapiere Ostwald 22 bis Ostwald 16. Die Bedeutung dieser Bewegung der Vorderbeine ist noch unbekannt: gewöhnlich nehmen die Autoren, die darüber berichten, an, daß die Weibchen damit das Blatt „inspizieren“, „prüfen“ usw., ohne sich genau darüber Rechenschaft zu geben, was geprüft wird. Meine Beobachtungen hierzu sind: zur Eiablage geeignete Pflanzen, d. h. Senfölglykosid-Pflanzen, werden nur kurz (< 1 sec), ungeeignete

Pflanzen, getrocknete Blätter von Senfölglykosid-Pflanzen und grüne Farbpapiere dagegen länger ( $> 1$  sec) und heftiger betrommelt. Bei dieser Reaktion gerät das Weibchen in große Erregung, die Flügel vibrieren und die Fühler werden nach vorne über die Blattoberfläche gesenkt, ohne diese aber zu berühren. Meiner Meinung nach dient das Trommeln dazu, „Wind zu machen“, d. h. die über der Blattoberfläche stagnierende, mit den Düften des Blattes angereicherte Luftschicht aufzuwirbeln, um die Duftstoffe rascher und intensiver an die Organe der Rezeption gelangen zu lassen. Auch nach der Amputation der Vorderbeine können die Weibchen noch die „richtigen“ Pflanzenarten aus einem Angebot auswählen (vergl. S. 53).

Die Wahl der Eiablagepflanzen beeinflussen auch noch folgende Faktoren: a) Der Standort der Pflanzen: *P. brassicae* bevorzugt Pflanzen an sonnigen, windstillen Plätzen, die zudem in einer „Zugstraße“ der Falter stehen (z. B. zwischen zwei hohen Büschen, durch deren Zwischenraum die niedrig fliegenden Weibchen hindurchziehen). Auch *P. rapae* wählt von den geeigneten Pflanzen diejenigen aus, die im Sonnenlicht stehen, während *P. napi* zur Eiablage schattige Plätze bevorzugt. b) Der Gesamtzustand der Pflanzen: die Weibchen von *P. brassicae* bevorzugen gutentwickelte, die Umgebung etwas überragende Pflanzen, deren Blätter frisch und saftig sind. Außerdem muß die Pflanze eine geeignete Sitzgelegenheit bieten, die von den Weibchen bequem angeflogen werden kann. Auch *P. rapae* wählt Pflanzen mit saftigen, dicken Blättern häufiger zur Eiablage; im Gegensatz dazu bevorzugt *P. napi* kleine, magere Exemplare. Friederichs (1931) stellte außerdem für *P. brassicae* fest: Je kleiner die Anpflanzung, desto stärker pflegt sie belegt zu werden. Die Ränder von Anpflanzungen (z. B. Kohlfelder) werden oft vor der Mitte bevorzugt. In ausgesprochenster Weise geschieht dies, wenn der betreffende Rand irgendwie vor dem Winde geschützt und sonnig ist. Die Bevorzugung kleiner Anpflanzungen, wie sie auch Moss (1933) beschreibt, zeigt deutlich, daß die Weibchen der untersuchten *Pieris*-Arten nicht durch den stärkeren Geruch z. B. großer Kohlfelder angelockt werden, daß also durch den Geruch keine Massenanziehung der Weibchen verursacht wird.

Die entscheidende Rolle bei der Wahl des Eiablageplatzes spielen offenbar die Inhaltsstoffe der geeigneten Pflanzen; um deren Wirksamkeit gegenüber den äußeren Eigenheiten der

Pflanzen ausfindig zu machen, mußte zuerst ein möglichst neutraler künstlicher Eiablageplatz geschaffen werden. Zu diesem Zweck arbeitete ich folgende, dem Verhalten der Weibchen angepaßte Methode aus: in ein Uhrglas (Durchmesser: 5 cm) füllte ich, in Agar gelöst, den Saft der zu untersuchenden Pflanze bzw. die Testsubstanzen. Damit das Uhrglas einen für die Eiablage nötigen freien Unterrand hatte (die Weibchen biegen beim Eierlegen das Abdomen um den Glasrand!) wurde es auf einen, im Durchmesser engeren Glaszyylinder (Durchmesser: 3 cm, Höhe: 10 cm) gestellt.

Diese einfache Apparatur wird von den Weibchen, besonders der zwei kleinen Weißlingsarten, bereitwilligst als Eiablageplatz angenommen.

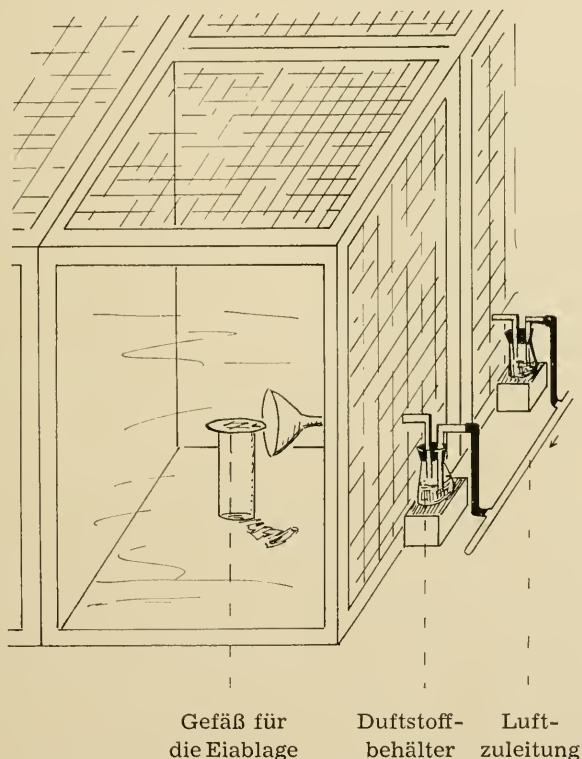


Abb. 1: Teilansicht eines Käfigs für Duftversuche.

Als erstes versuchte ich zu klären, ob der Senfölgeruch der geeigneten Pflanzen genügt, um die Eiablage auszulösen. Hierzu stellte ich entweder Uhrgläser mit dem Saft von Pflanzenarten,

die kein Senföl enthalten, oder die ganzen Pflanzen in einen Duftstrom von Senfölen bzw. dem Saft von Senfölglykosid-Pflanzen: Der Versuchskäfig enthielt drei, nach einer Seite offene Kammern, in die durch eine einfache Vorrichtung der Duft der Senföle bzw. der Pflanzensaft eingeleitet werden konnte (Abbildung 1).

Die in den Versuchskäfig gesetzten Weibchen mußten vorher getestet werden, ob sie auch zur Eiablage bereit waren. Dazu wurde ihnen vorher eine Senfölglykosid-Pflanze (z. B. Raps) angeboten und sobald sich die Weibchen anschickten, Eier abzulegen, diese wieder entfernt; z. B.:

Vers. 19:

28. 4. 59	10.00 — 17.00 h	10 Weibchen <i>P. napi</i> L.
		10 Weibchen <i>P. rapae</i> L.

Auswahl: Drei Uhrgläser mit *Rumex acetosa* L.-Saft in Agar, über die

- ein Luftstrom mit n-Butylsenföl-Duft
- ein Luftstrom ohne Duftbeigabe
- ein Luftstrom mit Phenylsenföl-Duft geleitet wird.

Ergebnis: Die Weibchen legten keine Eier ab.

Man kann diesen Versuch mit den verschiedensten Senfölen und Senfölkombinationen wiederholen: das Ergebnis ist immer das gleiche. Die Weibchen fliegen alle drei Uhrgläser an, setzen sich auch des öfteren, fliegen dann aber sofort wieder auf. Es könnte sein, daß der „fremde“ Geruch des *Rumex*-Saftes die Weibchen irritierte, daher benützte ich bei den anschließenden Versuchen grüne Farbe als optisches Anlockungsmittel im Agar. Es kam aber wiederum nicht zur Eiablage, obwohl die Weibchen offensichtlich dazu bereit waren: ein an einem Blumentopfrand schon etwas eingetrockneter Saftfleck von einer Rapspflanze wurde von den Weibchen mit mehreren Eiern belegt.

Auch ganze Zweige senfölfreier Pflanzen (z. B. *Sambucus nigra* L., *Potentilla anserina* L., *Chelidonium maius* L.) im Duftstrom verschiedener Senföle veranlaßten die Weibchen, trotz zahlreicher Anflüge, nicht, ihre Eier abzulegen.

Die gleichen Ergebnisse erhielt ich auch dann, als ich statt der reinen Senföle den Saft von Senfölglykosid-Pflanzen, wie etwa Ackersenf, verschiedene Kohlarten etc. als Duftquelle nahm.

Es blieb noch die Möglichkeit, daß die Weibchen direkten Kontakt mit den Senfölen benötigen, um die geeigneten Pflanzenarten zu erkennen. Hierzu bestrich ich den Inhalt der Uhrgläser

bzw. auch die Blätter senfölfreier Pflanzen mit einer dünnen Schicht Senföl. Um ein möglichst neutrales Medium zu schaffen, verwendete ich daneben noch grüne Pappscheiben mit Agar als Trägersubstanz (Durchmesser: 5 cm):

Vers. 20:

14. 7. 59	14.00 — 19.00 h	40 Weibchen <i>P. napi</i> L.
	Auswahl	Zahl der Eier
Zwei grüne Pappscheiben + Agar + Phenyl-S.		3
Zwei grüne Pappscheiben + Agar		—
Zwei grüne Pappscheiben + Agar + Phenyl-S. Butyl-S. (50 : 50)		1

Dieser Versuch kann als Beispiel für die Wirkung der Senföle auf die Eiablage der Weibchen dienen. Zu beachten ist jedoch, daß bei derartigen Experimenten, — da den Weibchen keine geeigneten Pflanzen angeboten werden —, der Drang zur Eiablage ständig größer wird; schließlich legen die Weibchen auch an Substraten ab, die sie unter normalen Verhältnissen nicht beachten würden (siehe Kap. 4: Legenot). Man kann daher bei der Eiablage auf den mit Senföl behandelten Agar-Scheiben nur von einer gewissen Bevorzugung sprechen. Die Weibchen legen nämlich auch auf die unbehandelten Agar-Attrappen einzelne Eier ab: nach einer Vielzahl von Versuchen jedoch überwiegt die Zahl der Eier auf den „Senfölscheiben“. So erhielt ich z. B. von 253 Weibchen *P. rapae* L., von denen jedes 6 Stunden Zeit zur Eiablage hatte, folgendes Ergebnis:

Grüne Pappscheiben + Agar + Allyl-Senföl:	37 Eier
Grüne Pappscheiben + Agar:	19 Eier

Die Wirkung des Senföls ist so zu werten: die Weibchen werden durch den Senfölgeruch zwar angelockt, aber nicht besonders zur Eiablage angeregt, wie die geringe Zahl der abgelegten Eier (ein Weibchen von *P. rapae* L. legt im Durchschnitt ca. 200 Eier an einer bevorzugten Pflanze ab!) beweist.

Ein eindeutiges Ergebnis erhält man dagegen sofort, wenn man statt der Senföle den Saft von Senfölglykosidpflanzen auf wahllos ausgewählte Blätter streicht (oder mit Agar vermischt in Uhrgläser gießt). Bei den folgenden Versuchen wird neben dem bestrichenen Blatt auch ein unbehandeltes der gleichen Pflanzenart angeboten (Tab. 21).

Tab. 21: Eiablage auf senfölglykosidfreien Pflanzen, bestrichen mit dem Saft einiger Cruciferen (Vers. Nr. 21—23). n = Zahl der Weibchen.

Datum	Versuchs-dauer	Pieris-Art(n)	Träger-pflanze	Saft-lieferant	Eizahl
17. 8. 58	15 min.	<i>rapae</i> (5)	<i>Anthriscus silvester</i>	<i>Brassica napus</i>	47
6. 5. 59	30 min.	<i>napi</i> (5)	<i>Rumex acetosa</i>	<i>Alliaria officinalis</i>	34
7. 5. 59	30 min.	<i>brass.</i> (5)	<i>Oenothera biennis</i>	<i>Sinapis arvensis</i>	57

Auf den unbestrichenen Blättern wurden keine Eier abgelegt. Die Eizahlen der Tab. 21 besagen aber eigentlich nicht alles: man muß die Weibchen gesehen haben, wie „aufgeregt“ sie werden, sobald sie sich auf ein mit Rapsssaft bestrichenes Blatt setzen und wie sie sogleich nach einer geeigneten Stelle für die Eiablage suchen, um den Unterschied gegenüber den nur mit Senföl bestrichenen Substraten zu erkennen.

Welche Stoffgruppe nach diesen Versuchen als ein wesentlicher Faktor bei der Wahl der Eiablagepflanzen anzusehen sei, war nach den Versuchen zur Nahrungswahl der Raupen nicht mehr schwierig: schon die ersten Versuche mit einem von mir selbst aus Ackersenf-Samen hergestellten Senfölglykosidgemisch (Sinalbin, Glucotropaeolin u. a.) lieferten die Bestätigung, daß das Vorkommen von Senfölglykosiden in den Pflanzen oder Testsubstraten die Weibchen zur Eiablage anregt (Tab. 22).

Tab. 22: Eiablage an grünen Pappscheiben mit und ohne Senfölglykosiden im Agar-Belag (Vers.-Nr. 24—25).

Datum	Versuchs-dauer	Pieris-Art(n)	Auswahl	Eizahl	
				Scheibe 1	Scheibe 2
26. 6. 59	10 Stdn.	<i>brass.</i> (10)	Zwei Pappscheiben + Agar		
			+ Ackersenf-Glykoside	218	245
8. 7. 59	9 Stdn.	<i>napi</i> (10)	— Ackersenf-Glykoside	—	82
			Zwei Pappscheiben + Agar	223	167
			+ Ackersenf-Glykoside	—	8
			— Ackersenf-Glykoside		

Der Firma Serva (Heidelberg) gelang es, für meine Untersuchungen 1 g reines Senfölglykosid (Sinigrin) von einer chemischen Fabrik in England zu besorgen; mit diesem Stoff setzte ich die Versuche fort.

Vers. 26:

30. 9. 59

15.30 h

1 Weibchen *P. rapae* L.

Ein Blatt von *Phacelia tanacetifolia* Benth. wird in eine 0,1-prozentige Sinigrin-Lösung (Aqua dest. + Sinigrin) getaucht und sogleich dem Weibchen angeboten. Das Weibchen fliegt auf das Blatt, betrommelt mit den Vorderbeinen die nasse Blattoberfläche und beginnt mit der Eiablage. (2 Eier).

Hierauf wird ein unbehandeltes *Phacelia*-Blatt angeboten: nachdem sich das Weibchen auf dem Blatt niedergelassen hat, bleibt es ruhig sitzen (Ruhestellung).

Bietet man wiederum ein in Sinigrin-Lösung getauchtes Blatt an, so beginnt das Weibchen erneut mit der Eiablage, usw., bis es seinen Eiervorrat abgelegt hat.

Da mehrere Weibchen nie zu gleicher Zeit in derselben Stimmung zur Eiablage sind, ist es schwierig, herauszufinden, wieviel prozentig die Sinigrin-Lösung sein muß, damit sie darauf noch reagieren: einige Weibchen legten bereits bei einer 0,03%igen, andere erst bei einer 0,1%igen Sinigrin-Lösung ab. Die Wirkung verschieden starker Sinigrin-Konzentrationen beim gleichen Tier, zeigt folgender Versuch.

Vers. 27:

6. 10. 59

14.00 h

2 Weibchen *P. rapae* L.

Angebot: Den Weibchen wird, jeweils 30 sec. lang, nacheinander je ein Blatt von *Phacelia* mit Sinigrin-Lösung von verschiedener Konzentration angeboten.

- 0,01 %: Keine Reaktion der Weibchen (Ruhestellung).
- 0,02 %: Die Weibchen werden etwas erregt: sie beginnen auf das Blatt zu trommeln.
- 0,02—0,07 %: Zunahme der Erregung: die Weibchen wandern, unter heftigem Flügelschlagen auf dem Blatt herum; sie betrommeln das Blatt immer wieder. Keine Eiablage.
- 0,08 %: Das Abdomen wird (wie bei der Eiablage) abgekrümmt.
- 0,1 %: Die Weibchen legen Eier ab (je 1 Ei).
- 1 %: Die Weibchen legen hintereinander 2 bzw. 3 Eier ab.

Bei einer 1%igen Sinigrin-Lösung begannen alle untersuchten Weibchen von *P. rapae* sogleich mit der Eiablage (mehrere Eier werden hintereinander abgelegt), bei einer 0,1%igen Lösung nur zögernd (1—2 Eier werden abgelegt) und bei einer 0,01%igen Lösung konnte ich keine Eiablage mehr beobachten.

Betrachtet man die Schwellenwerte für den Sinigringehalt im Futter bei den *Plutella*-Raupen (0,0002%), wie sie Thorstein-

son (1953) fand, so scheint der für die Eiablage nötige Prozentgehalt der Sinigrin-Lösung ziemlich hoch. (In seiner neuesten Veröffentlichung [1960] schreibt aber Thorsteinson, wie bereits in Abschnitt I, Kap. 7 erwähnt: „... but 0,1 per cent sinigrin combined with 0,2 M sucrose evokes an appreciable feeding response.“ S. 202.) Daß die von mir angegebenen Zahlen für den zur Eiablage nötigen Prozentgehalt von Sinigrin in der Testlösung dennoch in etwa dem natürlichen Gehalt von Senfölglykosiden in den Pflanzen entsprechen, beweist eine Angabe in dem Werk über Pflanzenanalyse von Paech und Tracy (1955) über die Ausbeute von Senfölen (die ja dem ursprünglichen Gehalt an Glykosiden proportional ist) aus *Tropaeolum-maius*-Blättern: „Aus frischem Kraut gewinnt man Benzylsenföl in einer Ausbeute von etwa 0,03%“. (S. 711, Abschnitt: Benzylsenföl).

Aus den vorhergehenden Versuchen wird ersichtlich, daß offenbar die Senfölglykoside eine entscheidende Rolle bei der Wahl der Eiablagepflanzen spielen; sie stellen aber dabei gleichsam nur das letzte Glied einer langen Kette von Reizeindrücken auf das Weibchen dar, bis es schließlich zur Eiablage kommt. Einige Versuche sollen die Bedeutung der Inhaltsstoffe gegenüber den zu Beginn dieses Kapitels erörterten Faktoren (Farbe, Form etc.) noch besonders hervorheben:

Die Versuche zur Eiablage an den Uhrgläsern kann man auch ohne Agar-Zusatz ausführen, also allein mit den Pflanzensaften in den Gläsern:

Vers. 28:

17. 9. 58	14.45 — 15.00 h	5 Weibchen <i>P. rapae</i> L.
	Auswahl	Zahl der Eier
2 Uhrgläser mit <i>Tropaeolum</i> -Saft		3
2 Uhrgläser mit Raps-Saft		37

Die Weibchen können demnach die verschiedenen Pflanzensaftes unterscheiden und ihre Auswahl dementsprechend treffen: bei einem Angebot ganzer Pflanzen wird ebenfalls Raps mit weitaus mehr Eiern belegt als die Kapuzinerkresse (*Tropaeolum*). (Siehe nächstes Kapitel: Bevorzugung innerhalb der Wirtspflanzen.) Besonders der folgende Versuch zeigt deutlich die Fähigkeit der Weibchen, die einzelnen Pflanzensaftes voneinander unterscheiden zu können:

Vers. 29:

20. 9. 58	10.00 — 18.00 h	10 Weibchen <i>P. rapae</i> L.
	Auswahl	Zahl der Eier
1 Uhrglas mit <i>Brassica napus</i> -Saft		81
1 Uhrglas mit <i>Cochlearia armoracia</i> -Saft		49
1 Uhrglas mit <i>Nasturtium lippizense</i> -Saft		38
1 Uhrglas mit <i>Peltaria turkmena</i> -Saft		14
1 Uhrglas mit <i>Sisymbrium austriacum</i> -Saft		7
1 Uhrglas mit <i>Reseda alba</i> -Saft		4
1 Uhrglas mit <i>Limnathes douglasii</i> -Saft		3

Bei derartigen Auswahlversuchen muß die Lage der Uhrgläser zueinander mehrmals verändert werden, da sich sonst die Weibchen den Ort des bevorzugtesten Uhrglasses einprägen und nur mehr dieses anfliegen. — Eine Ansammlung mehrerer Weibchen auf einem bestimmten Glas, die eventuell weitere Tiere anlocken könnte, findet, da nach jeder raschen Ablage eines einzelnen Eies sogleich wieder aufgeflogen wird, nicht statt.

Die gleichen Ergebnisse erhält man auch nach Zusatz von Agar zu den Pflanzensaft; der Vorteil der Methode mit Agar liegt im Folgenden: Die Uhrgläser sind leichter zu transportieren (siehe Bemerkung im obenstehenden Versuch). Es ergeben sich nun auch weniger Verluste an Schmetterlingen, da sich die Tiere nicht mehr die Beine, (und da sie auch des öfteren direkt in den Pflanzensaft landeten) Antennen, Flügel usw. verunreinigen und verkleben.

Die Blätter einer geeigneten Pflanze werden gegenüber den künstlichen Agar-Blättern bevorzugt, wenn man diese mit dem Saft der gleichen Pflanzenart herstellt. Das Ergebnis wird aber sogleich anders, sobald man die Blätter einer weniger bevorzugten Pflanze zusammen mit dem Saft + Agar einer Pflanzenart, die im Rang der Bevorzugung höher steht, anbietet:

Vers. 30:

29. 9. 58	15.00 — 16.00 h	5 Weibchen <i>P. rapae</i> L.
	Auswahl	Zahl der Eier
2 Gläser mit je einem <i>Tropaeolum</i> -Blatt		1. 13
		2. 4
2 Uhrgläser + Agar + <i>Lepidium sativum</i> -Saft		1. 23
		2. 26

Bei diesem Versuch werden also auch die Uhrgläser mit Eiern belegt, obwohl zugleich eine „echte“ Pflanze im Käfig steht. Besonders deutlich wird das Ergebnis, je weiter die verwendeten Pflanzenarten bzw. deren Säfte in der Bevorzugung als Wirtspflanze (siehe nächstes Kapitel) auseinanderliegen:

Vers. 31:

30. 9. 58	14.00 — 15.00 h	5 Weibchen <i>P. rapae</i> L.
	Auswahl	Zahl der Eier
2 Gläser mit je einem <i>Tropaeolum</i> -Blatt	1.	3
	2.	1
2 Uhrläser + Agar + Raps-Saft	1.	35
	2.	47

Stellt man in einem Flugkäfig *Capsella bursa pastoris* (eingetopft) zusammen mit Uhrläser + Agar + Rapssaaft auf, so werden nur an den letzteren Eier abgelegt.

Die Größe der Uhrläser spielt offenbar kaum eine Rolle. Davor soll der folgende Versuch ein Beispiel geben:

Vers. 32:

3. 9. 59	13.00 — 15.00 h	5 Weibchen <i>P. rapae</i> L.
	Auswahl	Zahl der Eier
1 Uhrglas (5,5 cm $\varnothing$ ) mit Rapssaaft + Agar		21
1 Uhrglas (7 cm $\varnothing$ ) mit Rapssaaft + Agar		23
1 Uhrglas (8 cm $\varnothing$ ) mit Rapssaaft + Agar		19
1 Uhrglas (9 cm $\varnothing$ ) mit Rapssaaft + Agar		26

Eine entscheidende Rolle dagegen spielt die Farbe der künstlichen Blätter: Bietet man den Weibchen der untersuchten *Pieris*-Arten verschieden gefärbte, runde Pappscheiben (7 cm  $\varnothing$ ) mit einer Schicht Agar darauf, so legen die Weibchen nach einiger Zeit auch auf diese Scheiben (die weder Senföle noch Senfölglykoside enthalten) mehrere Eier ab, aber nur an solchen mit einer bestimmten Farbe (Tab. 23, Vers. 33). Die Versuche 34 und 35 in der Tabelle 23 zeigen die Bedeutung der Senföle und Senfölglykoside im Vergleich zu der Farbe der künstlichen Blätter.

Tab. 23: Die Bedeutung der Farbe im Vergleich zu den chemischen Inhaltsstoffen der künstlichen Blätter für die Eiablage von *Pieris rapae* L.  
(Pro Versuch: 5 Weibchen)

Vers.-Nr.	Datum	Versuchs-dauer	Farbe der Scheiben (je 2 Stck.)	Eizahl
33	18. 8. 59	10.00 — 14.00 h	gelb (Ostwald 1)	—
			orange (Ostwald 5)	—
			rot (Ostwald 8)	—
			violett (Ostwald 11)	—
			ultramarin (Ostwald 14)	—
			eisblau (Ostwald 17)	—
			seegrün (Ostwald 20)	—
			laubgrün (Ostwald 22)	1. 11
				2. 24

34	18. 8. 59	14.30 — 18.00 h	gelb	+ Allylsenföl	—
			orange	+ Allylsenföl	—
			rot	+ Allylsenföl	—
			violett	+ Allylsenföl	—
			ultramarin	+ Allylsenföl	—
			eisblau	+ Allylsenföl	—
			seegrün	+ Allylsenföl	—
			laubgrün	+ Allylsenföl	1. 21 2. 14
35	19. 8. 59	11.00 — 17.00 h	gelb	+ Sinigrin (0,1 %)	1. 3 2. —
			orange		1. 1 2. 4
			rot		1. — 2. 6
			violett		1. 7 2. 3
			ultramarin		1. 1 2. 3
			eisblau		1. 9 2. 12
			seegrün		1. 14 2. 2
			laubgrün		1. 23 2. 37

Die Bevorzugung der laubgrünen Pappscheiben hat wohl ihren Grund darin, daß die Weibchen diese von vornherein zum Zwecke der Eiablage aufsuchen, wogegen das Legegeschäft auf anders als grün gefärbten Scheiben ein mehr zufälliges ist: das Weibchen fliegt z. B. eine rote Scheibe auf der Suche nach Futter an, nimmt dann, sobald es auf dem Agar steht, das Sinigrin wahr, worauf es zur Eiablage kommen kann. Die dominierende Ablegestimmung übertönt dabei sogleich die Freßstimmung.

Wie finden die Weibchen die Eiablagepflanzen?

Während die Raupen, dank der mütterlichen Fürsorge der Weibchen, keine besonders großen Fähigkeiten in bezug auf die Futtersuche benötigen und daher mit ihren einfachen Sinnesorganen auskommen, fällt den Weibchen die Hauptaufgabe für das Auffinden und Auswählen der Wirtspflanzen zu; es findet dabei gleichsam eine Arbeitsteilung statt: die Weibchen mit ihren hochentwickelten Sinnesorganen und ihrer Fähigkeit zu fliegen, wählen für ihre Nachkommenschaft die geeigneten Futterpflanzen aus. Das Erstaunliche daran ist die Koordination

zwischen den Eiablage-Instinkten der Mutter und der Vorliebe der Raupen für die einzelnen Futterpflanzen.

### a) Die Augen

Wie berichtet, vermögen die Pieriden mit Hilfe ihrer großen Facettenaugen (Stirnaugen fehlen bei den Rhopaloceren) Farben zu unterscheiden (Ilse, 1928, 1937). Für die „Trommel-Reaktion“ wählen die Weibchen smaragdgrüne bis grünlichblaue Papiere, während sie Gelb und reines Blau vernachlässigen. „*Pieris* kann also im Gegensatz zur Biene, Gelb und Grün unterscheiden; dadurch und im Erkennen der roten Farbe ist sein Farbsehen demjenigen des Menschen ähnlicher. Für *Pieris* sind Blaugrün und Ultraviolett nicht komplementär, und es ist fraglich, ob sie überhaupt Ultraviolett wahrnehmen können“ (Wigglesworth, 1955). Die Sichtgrenze bei den *Pieriden*-Arten ist nicht bekannt; Hertz (1927) berichtet von einer Aufmerksamkeitsgrenze bei etwa 2 m für *P. rapae* L.

### b) Die Antennen

Die Chemorezeptoren auf den Antennen werden in der Hauptsache (siehe unten) als Geruchsorgane gedeutet. McIndoo (1929) fand auf den Fühlern von *P. rapae* L. viele Sensilla trichodea, einige Sensilla coeloconica, dagegen keine Sensilla styloconica und chaetica. (Als Tastorgane dienen wohl die stärker chitinisierten Sensilla trichodea auf den Antennen.) Im Pedicellus (2. Fühlerglied) einer jeden Antenne liegt das Johnston-sche Organ, das sowohl als Propriorezeptor als auch für das Fliegen von Bedeutung ist (siehe Amputationsversuche).

Minnich (1924) untersuchte den Geruchssinn von *P. rapae* im Zusammenhang mit der Nahrungssuche der Imagines; hier seine Ergebnisse: Entfernt man den Faltern nur eine Antenne, so ist die Reaktion auf Duftstoffe etwa um 6% im Durchschnitt verringert; wenn beide Antennen entfernt werden 58%, d. h. 42 von 100 Tieren reagierten noch auf den Geruch von Apfelsaft. Minnich schließt daraus, daß die Imagines neben den Antennen noch auf anderen Körperteilen Geruchsorgane besitzen müssen.

Einen Beitrag zu diesem Problem sollen die folgenden Versuche liefern. Hier werden die Schmetterlinge nicht in bezug auf die Futtersuche, sondern auf die Wahl geeigneter Wirts-

pflanzen für die Nachkommenschaft untersucht. Den Weibchen wurden beide Fühler entfernt. Die Ergebnisse sind in der Tabelle 24 zusammengefaßt.

Tab. 24: Ergebnisse der Auswahlversuche mit Weibchen von *Pieris brassicae* L., *P. napi* L. und *P. rapae* L., denen beide Fühler entfernt worden waren. (Pro Versuch: 20 Weibchen)

Vers.-Nr.	Versuchsdauer	Angebotene Pflanzenarten	Eizahl
36 (brass.)	18. 7. 59	<i>Brassicae oleracea</i> L. (Wirsing)	251
	bis	<i>Anthriscus silvester</i> Hoffm.	—
	25. 7. 59	<i>Rumex acetosa</i> L.	—
37 (napi)	21. 6. 59	<i>Sinapis arvensis</i> L.	161
	bis	<i>Chelidonium majus</i> L.	—
	24. 6. 59	<i>Sambucus nigra</i> L.	—
38 (napi)	13. 7. 59	<i>Sinapis arvensis</i> L.	136
	bis	<i>Lactuca sativa</i> f. <i>capitata</i> L.	15
	18. 7. 59	<i>Sambucus nigra</i> L.	—
39 (napi)	21. 7. 59	<i>Raphanus sativus</i> L.	117
	bis	<i>Anthriscus silvester</i> Hoffm.	—
	23. 7. 59	<i>Oenothera biennis</i> L.	1
40 (rapae)	18. 7. 59	<i>Brassica oleracea</i> L. (Wirsing)	277
	bis	<i>Lactuca sativa</i> f. <i>capitata</i> L.	4
	20. 7. 59	<i>Robinia pseudacacia</i> L.	6
41 (rapae)	21. 7. 59	<i>Brassica oleracea</i> L. (Wirsing)	114
	bis	<i>Raphanus sativus</i> L. (Rettich)	231
	23. 7. 59	<i>Anthriscus silvester</i> Hoffm.	11

Die Versuche zeigen, daß die Weibchen auch ohne Fühler, bei einer relativ geringen Auswahl von Pflanzen wie sie im Experiment gegeben sind, die „richtigen“ Pflanzen aus einem Angebot herausfinden. Sie fliegen dabei von Pflanze zu Pflanze und sobald sie sich auf einer niedergelassen haben, erkennen sie, ob diese zur Eiablage geeignet ist oder nicht. Diese Tatsache ist besonders gut zu beobachten, wenn man einem Weibchen, dessen Fühler vorher entfernt worden sind, zur Eiablage geeignete und ungeeignete Blätter unterschiebt: sobald es auf einem Blatt mit Senfölglykosid-Gehalt steht, beginnt es mit der Eiablage.

Eine Schwierigkeit taucht bei diesen Versuchen mit führeramputierten Weibchen auf: wie bereits erwähnt, sind die Antennen, insbesondere die Johnstonschen Organe, für ein normales Flugverhalten wichtig. (Neuere Arbeiten über die Funktion der Antennen für den Flug der Insekten wurden von Kuwa-

bara (1952), Risler (1952, 1953, 1955), Heran (1955, 1957, 1959), Bückmann (1955), Burkhardt und Schneider (1957), Pringle (1957), Bässler (1957, 1958) und Birukow (1958) veröffentlicht.) Schneidet man den Weibchen die Fühler ab, so kann nur noch ein kleiner Teil der Falter normal fliegen; die meisten Weibchen bleiben nach der Amputation ruhig sitzen. Scheucht man sie auf, so fliegen sie nur kurz empor, setzen sich aber gleich wieder hin. Man muß daher, um überhaupt Ergebnisse zu erhalten, für die oben beschriebenen Versuche eine größere Anzahl Weibchen (ca. 10—20 Stck.) verwenden.

Nach Angaben von Wiesmann (1953), der mit *P. napi* L. (und anderen Lepidopteren) arbeitete, weisen die Antennen der Pieriden keine Geschmacksorgane auf: bei Betupfen der Fühler mit Zuckerwasser, erhält man bei *P. napi* L. keinen Rüsselreflex (Ausrollen des Rüssels) wie bei den Noctuiden, Geometriden und Microlepidopteren (dagegen aber bei Betupfen der Vordertarsen!).

#### c) Die Sinnesorgane der Mundgegend

Die zahlreichen Sinnesorgane der Mundgegend (am Rüssel, an den Palpen und am Hypopharynx) dienen den Faltern hauptsächlich bei der Suche und Auswahl des eigenen Futters (Nektar der Blüten). Lediglich die an der Spitze des Labialpalpus gelegene Einsenkung, welche mit einer großen Zahl Sensillen versehen ist und daher als olfaktorische Grube bezeichnet wird, könnte (neben der Aufgabe, die Nahrung zu prüfen) auch für die Auswahl geeigneter Wirtspflanzen für die Nachkommenschaft von Bedeutung sein.

#### d) Die Sinnesorgane der Extremitäten

Neben den oralen Geschmacksorganen werden bei einigen Schmetterlings-Arten auch Organe der gleichen Funktion an den Extremitäten beschrieben. Minnich (1921) erwähnt Geschmacksorgane bei *P. rapae* L. an den Tarsen und am distalen Ende der Tibia. Verlaine (1927) bestreitet das Vorhandensein dieser Rezeptoren. (Beide Autoren untersuchten die Wirkung der tarsalen Organe in bezug auf die Nahrungssuche der Falter. Positives Kriterium war für sie der Rüsselreflex.) Auch Weis (1930) berichtet in der Zusammenfassung ihrer Arbeit über die tarsalen Geschmacksrezeptoren des Admirals (in deren Zusam-

menhang sie einige Versuche mit *P. brassicae* L. durchführte), daß nur wenige den Admiralen verwandte Arten tarsale Geschmacksorgane zu besitzen scheinen. Die Reaktionen auf verschiedene Lösungen waren bei den Kohlweißlingen so unregelmäßig, daß von einer Geschmacksunterscheidung mittels der Tarsen nicht gesprochen werden konnte. Bei diesen Faltern sollen über die Annahme einer Lösung allein die Geschmacksorgane der Mundhöhle entscheiden.

Im Gegensatz hierzu kam ich durch Beobachtungen der Weibchen bei der Auswahl geeigneter Pflanzen zur Eiablage zu der Ansicht, daß Chemorezeptoren an den Extremitäten dabei eine Rolle spielen könnten. Wie in dieser Arbeit mehrmals erwähnt, benötigen die Weibchen direkten Kontakt mit den Pflanzen bzw. einem künstlichen Substrat, um ihre Entscheidung für oder gegen eine Eiablage treffen können. Trifft ein legebereites Weibchen z. B. auf dem Holzboden seines Flugkäfigs auf einen Tropfen Rapsssaft, so stellt es sich nicht etwa davor und beriecht diesen, um sich eventuell umzudrehen und die Eier darauf abzulegen, sondern sobald es mit den Beinen (gleich welchen) in die Flüssigkeit tritt, beginnt es mit der Eiablage, gleichgültig wo die Eier zu liegen kommen (wie dies ja auch bei den Versuchen mit den Uhrlässern die Regel ist, wobei die Eier an der Glasunterseite angeheftet werden).

Beobachtet man, wie die Weibchen, ehe sie die Eier auf ein Blatt ablegen, dieses mit den Vorderbeinen betrommeln, so könnte man annehmen, daß dieser Vorgang nötig ist, um die geeigneten Pflanzen zu „erkennen“. Tab. 25 zeigt das Ergebnis einiger Versuche hierzu.

Tab. 25: Ergebnisse der Auswahlversuche mit Weibchen von *Pieris brassicae* L., *P. napi* L. und *P. rapae* L., nach Amputation des ersten Beinpaars.  
(Pro Versuch: 10 Weibchen)

Vers.-Nr.	Versuchsdauer	Angebotene Pflanzenarten	Eizahl
42 (brass.)	27. 6. 59	<i>Sinapis arvensis</i> L.	137
	bis	<i>Chelidonium majus</i> L.	—
	1. 7. 59	<i>Sambucus nigra</i> L.	—
43 (napi)	7. 7. 59	<i>Sinapis arvensis</i> L.	832
	bis	<i>Cyclamen persicum</i> Mill.	3
	9. 7. 59	<i>Sambucus nigra</i> L.	—
44 (rapae)	8. 7. 59	<i>Sinapis arvensis</i> L.	142
	bis	<i>Ranunculus acer</i> L.	9
	9. 7. 59	<i>Sambucus nigra</i> L.	—

Die Ergebnisse dieser Versuche zeigen, daß die Weibchen auch ohne Vorderbeine, also ohne Trommeln, noch die Senfölglykosid-Pflanzen von den anderen Pflanzenarten unterscheiden können. Man könnte einwenden, daß die Weibchen ja noch die Chemorezeptoren der Antennen besäßen. Bei den folgenden Versuchen (Tab. 26) werden den Weibchen sowohl die Fühler als auch die Vorderbeine entfernt:

Tab. 26: Ergebnisse der Auswahlversuche mit Weibchen von *Pieris brassicae*, *P. napi* und *P. rapae*, nach Amputation des ersten Beinpaars und der Fühler. (Pro Versuch: 10 Weibchen)

Vers.-Nr.	Versuchsdauer		Angebotene Pflanzenarten	Eizahl
(brass.)	45	3. 8. 59	<i>Raphanus sativus</i> L. (Rettich)	109
		bis	<i>Anthriscus silvester</i> Hoffm.	—
		5. 8. 59	<i>Oenothera biennis</i> L.	—
(napi)	46	9. 7. 59	<i>Sinapis arvensis</i> L.	127
		bis	<i>Cyclamen persicum</i> Mill.	8
		13. 7. 59	<i>Lactuca sativa</i> f. <i>capitata</i> L.	1
(rapae)		bis	<i>Sambucus nigra</i> L.	—
	47	23. 7. 59	<i>Raphanus sativus</i> L.	69
		bis	<i>Anthriscus silvester</i> Hoffm.	4
		27. 7. 59	<i>Oenothera biennis</i> L.	7

Zu ähnlichen Ergebnissen kommt man aber auch, wenn statt des 1. Beinpaars das 2. oder (und) das 3. Beinpaar entfernt wird (werden):

Tab. 27: Ergebnisse der Auswahlversuche mit Weibchen von *Pieris brassicae* L., nach Amputation der Fühler und des 2. Beinpaars (Vers. Nr. 48), des 3. Beinpaars (Vers. Nr. 49) bzw. des 2. und 3. Beinpaars (Vers. Nr. 50). (Pro Versuch: 10 Weibchen)

Vers.-Nr.	Versuchsdauer		Angebotene Pflanzenarten	Eizahl
48	8. 8. 59	8.00 h	<i>Raphanus sativus</i> L.	70
		bis	<i>Anthriscus silvester</i> Hoffm.	—
	10. 8. 59	8.00 h	<i>Oenothera biennis</i> L.	—
49	7. 8. 59	8.30 h	<i>Raphanus sativus</i> L.	56
		bis	<i>Anthriscus silvester</i> Hoffm.	—
	10. 8. 59	8.00 h	<i>Chelidonium maius</i> L.	—
50	5. 8. 59	8.00 h	<i>Raphanus sativus</i> L.	25
		bis	<i>Chelidonium maius</i> L.	—
	10. 8. 59	8.00 h	<i>Oenothera biennis</i> L.	—

Man kann die Versuche in verschiedenster Weise variiieren (d. h. Beinpaar 1, 2 oder 3 wird entfernt, ebenso zwei Beinpaare

zugleich: 1 und 2, 1 und 3, 2 und 3): solange das Weibchen sich mit einem Beinpaar an einem Blatt festhalten kann, vermag es auch die geeigneten Pflanzen auszuwählen.

Eine andere Methode, an dieses Problem heranzugehen, stellen die Lackierungsversuche dar. Dabei werden die Beine der Weibchen mit einer Schellacklösung bestrichen; die Ergebnisse waren aber nicht eindeutig: ein Teil der Weibchen legte keine Eier mehr ab, ein anderer Teil fand trotzdem aus einem Angebot die geeigneten Pflanzen heraus. Die Schwierigkeit liegt darin, daß die Beine beweglich bleiben müssen: so lange der Lack noch nicht ganz trocken ist, sind die Beine noch zu bewegen; wird er aber hart, so sind die Beine steif oder der Lack blättert durch das Herumklettern der Weibchen im Käfig ab und die Wirkung des Lacks wird aufgehoben.

Eindeutigere Ergebnisse erhält man, wenn die Beine der Weibchen mit einer Sinigrin-Lösung betupft werden. Fühleramputierte Weibchen fliegen in der Mehrzahl der Fälle nur noch wenig auf, um nach einer Wirtspflanze zu suchen, selbst wenn ihr Abdomen prall gefüllt mit Eiern ist (Ausnahmen kommen vor; siehe S. 52). Setzt man aber so ein Weibchen auf ein Cruciferen-Blatt, so beginnt es sogleich Eier abzulegen. Das Gleiche geschieht auch, wenn man einem dieser Tiere, das z. B. gerade an der hölzernen Käfigwand sitzt, die Beine mit einer 0,1%igen Sinigrin-Lösung betupft: Holzleisten und Drahtgaze werden sogleich mit Eier belegt.

Aus der Gesamtheit der oben angeführten Versuche (Weibchen benötigen direkten Kontakt mit den Pflanzen; Weibchen legen sogleich Eier auf „falsche“ Blätter, wenn sie mit den Beinen im Saft einer geeigneten Pflanze oder Sinigrin-Lösung stehen; bei Betupfen der Beine mit einer Sinigrin-Lösung beginnen die Weibchen Eier abzulegen) ziehe ich den Schluß, daß an den Extremitäten der untersuchten *Pieris*-Arten Rezeptoren vorhanden sein müssen, mit deren Hilfe sie die chemische Beschaffenheit der Pflanzensaftes bzw. der Glykosid-Lösungen wahrnehmen können. (Umfassende Untersuchungen tarsaler Kontaktchemorezeptoren bei Lepidopteren stammen von Frings und Frings [1956] und Morita et al. [1957].)

2. Besteht eine graduelle Abstufung in der Bevorzugung der Eiablagepflanzen?

Die Raupen zeigen eine vielfältig abgestufte Bevorzugung bei

der Auswahl ihrer Futterpflanzen; daß auch die Weibchen für gewisse Pflanzenarten bzw. -varietäten eine deutlich ausgeprägte Vorliebe zeigen, weiß jeder, der einen Gemüsegarten besitzt: Blumenkohl und Wirsing werden vom Großen Kohlweißling besonders häufig befallen und oft bis auf die stärkeren Blattrippen kahlgefressen, während an Weiß- und Rotkohl nur wenige Eier abgelegt werden.

Die Ergebnisse über Freilandbeobachtungen und Auswahlversuche in den Flugkäfigen sollen hier kurz angeführt werden:

#### *Pieris brassicae* L.

In zahlreichen Schmetterlingsbüchern ist davon die Rede, daß die Frühjahrsgeneration wildwachsende Cruciferen, die Sommergeneration dagegen die angebauten Kohlarten etc. bevorzugt. Dies ist insofern unrichtig, als beide Generationen die kultivierten Cruciferen bevorzugen; der Irrtum kommt daher, daß die Weibchen der Frühjahrsgeneration aus „Mangel an Gelegenheit“ ihre Eier an wildwachsende Cruciferen ablegen (sie bevorzugen aber sogleich angebaute Kohlarten und Raps, wenn man ihnen diese, zusammen mit anderen Cruciferen, anbietet). Die individuenreiche Sommergeneration befällt in besonderem Maße die Gemüsegärten und Kohlfelder und wird daher von jedermann bemerkt, während die Gelege an den wildwachsenen Cruciferen (die man jederzeit, besonders an *Alliaria officinalis* Andrz. und *Sisymbrium*-Arten finden kann) relativ unbeobachtet bleiben.

Für die Auswahlversuche wurden die verschiedenen Pflanzen eingetopft in die Käfige gestellt. Um mit *P. brassicae* derartige Versuche anstellen zu können, benötigt man Flugkäfige von ziemlich großem Ausmaß. Ausreichend geräumige Käfige standen mir aber nur einen Sommer lang zur Verfügung, so daß ich mit *P. brassicae* nur wenige Auswahlversuche durchführen konnte, z. B.:

Vers. 51:

27. 8. 59	14.00 h	bis	1. 9. 59	11.00 h	10 Weibchen <i>P. brass.</i> im Flugkäfig (Gefangen im Institutsgarten)
-----------	---------	-----	----------	---------	---

Auswahl	Zahl der Eier
<i>Brassica oleracea</i> L. (Wirsing)	268
<i>Brassica napus</i> L. (Raps)	216
<i>Capsella bursa pastoris</i> Med. (Hirtentäschelkraut)	—

<i>Raphanus sativus</i> L. (Rettich)	154
<i>Sinapis arvensis</i> L. (Ackersenf)	101
<i>Sisymbrium officinale</i> Scop. (Rauke)	94
<i>Thlaspi arvense</i> L. (Pfennigkraut)	53
<i>Tropaeolum maius</i> L. (Kapuzinerkresse)	27

Der Versuch zeigt deutlich die Vorliebe von *P. brassicae* für vom Menschen in Kultur genommene Cruciferen.

### *Pieris napi* L.

Der Rapsweißling bevorzugt im Gegensatz zu *P. brassicae* das ganze Jahr über wildwachsende Kreuzblütler, wie auch der folgende Versuch zeigt:

Vers. 52:

20. 8. 59 , 12.00 h      bis      24. 8. 59      12.00 h      10 Weibchen *P. napi*  
im Flugkäfig  
(Gefangen im Institutsgarten)

Auswahl	Zahl der Eier
<i>Brassica oleracea</i> L.	37
<i>Brassica napus</i> L.	65
<i>Capsella bursa pastoris</i> Med.	—
<i>Raphanus sativus</i> L.	116
<i>Sinapis arvensis</i> L.	324
<i>Sisymbrium officinale</i> Scop.	151
<i>Thlaspi arvense</i> L.	66
<i>Tropaeolum maius</i> L.	7

Bei derartigen Auswahlversuchen mit *P. napi*-Weibchen (wie auch bei den zwei anderen untersuchten *Pieris*-Arten) war auffällig, daß eine typische Crucifere, nämlich das Hirtentäschelkraut (*Capsella*), höchst selten (im Vers. Nr. 52 überhaupt nicht!) mit Eier belegt wird; senfölglykosid-haltige Pflanzen aus anderen Pflanzenfamilien werden dieser Art jederzeit vorgezogen:

Vers. 53:

26. 7. 58      11.30 h      bis      28. 7. 58      17.00 h      10 Weibchen *P. napi*  
(Gefangen im Institutsgarten)

Auswahl	Zahl der Eier
<i>Capsella bursa pastoris</i> Med. (Cruciferae)	—
<i>Limnanthes douglasii</i> R. Br. (Limnanthaceae)	234
<i>Tropaeolum maius</i> L. (Tropaeolaceae)	37

Bei weiteren 5 Versuchen mit insgesamt 35 Weibchen und *Capsella* als einziger, zur Verfügung stehenden Pflanze, legten die Weibchen innerhalb von 10 Tagen keine Eier an diese Pflan-

ze, bei einigen anderen Versuchen legten sie innerhalb dieser Zeit einige Eier ab: *Capsella* steht in der Bevorzugungsliste ganz unten (ebenso als Futterpflanze der Raupen!). In diesem Zusammenhang ist interessant, daß der Nachweis von Allylsenföl aus den Blättern von *Capsella bursa pastoris* nach Klein (1931) zweifelhaft ist.

Es war daher die Frage, ob eine Zugabe von Sinigrin das Hirtentäschelkraut für die Weibchen attraktiver machen würde. Dies war tatsächlich der Fall:

Vers. 54:

29. 9. 59      9.00 h      bis      17.00 h      2 Weibchen *P. rapae* L.  
(Gefangen im Institutsgarten)

Auswahl	Zahl der Eier
Zwei Uhrläser mit Agar + <i>Capsella</i> -Saft	3
Sechs Uhrläser mit Agar + <i>Capsella</i> -Saft + Sinigrin	
Je zwei Gläser mit a) 0,01 % Sinigrin	5 + 7 = 12
b) 0,1 % Sinigrin	4 + 29 = 33
c) 0,5 % Sinigrin	2 + 19 = 21

Auf Seite 23 wurde erwähnt, daß die Lauchöle chemisch ähnliche Substanzen wie die Senföle darstellen und besonders bei *Allium*-Arten (*Liliaceae*) vorkommen. Daher ist der Bericht Vassilievs (1915) bemerkenswert, wonach im Raum von Kiev *P. napi* L. (und *P. brassicae* L.) als Schädlinge von Zwiebeln (*Allium cepa* L.) und Knoblauch (*Allium sativum* L.) auftreten. Um darüber etwas aussagen zu können, führte ich einige Auswahlversuche mit Zwiebeln als möglicherweise für die Weibchen attraktive Pflanzen durch (Tab. 28).

Tab. 28: Ergebnisse der Versuche mit Zwiebeln (*Allium cepa* L.) als Eiablagepflanze von *P. napi* L.  
(Pro Versuch: 20 Weibchen)

Vers.-Nr.	Versuchsdauer	Angebotene Pflanzenarten	Eizahl
55	9. 7. 59      14.00 h	<i>Allium cepa</i> L.	137
	bis	<i>Chelidonium majus</i> L.	—
	13. 7. 59      12.45 h	<i>Oenothera biennis</i> L.	8
56	22. 7. 59      12.00 h	<i>Allium cepa</i> L.	47
	bis	<i>Robinia pseudacacia</i> L.	—
	25. 7. 59      12.00 h	<i>Sedum annuum</i> L.	6
		<i>Trifolium pratense</i> L.	1

Tatsächlich ergaben die Versuche, daß die Weibchen die Blätter der Küchenzwiebel (falls keine Pflanzen mit Senfölglykosiden vorhanden waren) bevorzugt mit Eier belegen.

*Pieris rapae* L.

Der Kleine Kohlweißling zeigt die gleiche Vorliebe für angebaute Kohlarten wie *P. brassicae*:

Vers. 57:

27. 8. 59	13.00 h	bis	29. 8. 59	11.30 h	10 Weibchen <i>P. rapae</i> (Gefangen im Institutsgarten)
Auswahl					Zahl der Eier
<i>Brassica oleracea</i> L. (Wirsing)					
<i>Raphanus sativus</i> L.					
<i>Sinapis arvensis</i> L.					
<i>Sisymbrium officinale</i> Scop.					
<i>Tropaeolum majus</i> L.					

Die verschiedenen Kohlarten werden, wenn man sie mit wildwachsenden Cruciferen zugleich anbietet, von *P. rapae*, im Gegensatz zu *P. napi*, immer mit den meisten Eiern belegt. Die ausschlüpfenden Raupen sind an den verschiedenen Gemüsesorten schwer zu entdecken, da sie sich ins Innere („Herz“) des Kohlkopfes zurückziehen und diesen von hier aus anfressen, während sich die Raupen von *P. brassicae* auf den äußeren Blättern aufhalten.

Bei den bisher als Senfölglykosid-Pflanzen angebotenen Arten handelte es sich um Vertreter der Pflanzenfamilien *Cruciferae* und *Tropaeolaceae*. (Im Vers. 53 wird dazu auch *Limnanthes douglasii* erwähnt, die zu einer eigenen Familie [*Limnanthaceae*] gehört.) Im Folgenden werden einige Arten, die zu anderen Familien als die erwähnten gehören, als Eiablagepflanzen untersucht.

Bei der Aufstellung der Futterpflanzen für die Pieridengruppe A, zu der auch die hier näher untersuchten drei *Pieris*-Arten gehören, wurden neben den *Cruciferae*, *Capparidaceae*, *Resedaceae*, *Tropaeolaceae* und *Liliaceae*, auch *Salvadoraceae* und *Euphorbiaceae* als Pflanzenfamilien angeführt, aus denen sich außereuropäische Pieriden ihre Wirtspflanzen auswählen (Tabelle 29).

Tab. 29: Vertreter der *Salvadoraceae* und *Euphorbiaceae* als Wirtspflanzen außereuropäischer Pieriden-Arten.

(In Klammern: Heimat der Pflanzen bzw. deren Anbaugebiet)

Pflanzenfamilie	Pflanzenart	Pieridenart
<i>Salvadoraceae</i>	<i>Azima tetracantha</i> Lam. (Indien, Südafrika)	<i>Nepheronia buqueti</i> Boisd.
	<i>Salvadora persica</i> Garc. (Ostindien, Vorderer Orient, Nordafrika)	<i>Colotis calais</i> Cram. <i>Colotis phisadia</i> Godt.

<i>Euphorbiaceae</i>	<i>Drypetes macrophylla</i> P. H.	<i>Appias nero</i> Fabr.
	(Südamerika)	
	<i>Hemicyclia venusta</i> Thwait.	<i>Appias paulina</i> albina Boisd.
	(Ostindien, Australien)	
	<i>Manihot utilissima</i> Pohl	<i>Ascia monuste</i> L.
	(i. d. Tropen überall angebaut.)	<i>Belenois (Anapheis) aurota</i> Fabr.

Bei den in der Aufstellung angegebenen Vertretern der *Euphorbiaceae* ist mit dem Vorhandensein von Senfölen oder chemisch ähnlichen Substanzen zu rechnen; ein Beweis hierfür steht noch aus. Dagegen wurde bereits im Saft einer *Salvadoraceae*-Art (*Salvadora oleoides*) Benzyl-Senföl nachgewiesen (Klein, 1931). Zum Beweis, daß die Weibchen der verschiedenen Pieriden-Arten der Gruppe A alle nach denselben Inhaltsstoffen in den Pflanzen suchen, wurde unseren einheimischen *P. rapae*-Weibchen ein Vertreter der *Salvadoraceae* (*Azima tetracantha*) zur Eiablage angeboten.

Vers. 58:

1. 9. 58	13.00 h	bis	18.30 h	10 Weibchen <i>Pieris rapae</i> L. (Gefangen im Institutsgarten)
----------	---------	-----	---------	---

Auswahl	Zahl der Eier
<i>Azima tetracantha</i> Lam. ( <i>Salvadoraceae</i> ) (Indien, Südafrika)	128
<i>Capparis spinosa</i> L. ( <i>Capparidaceae</i> ) (Mittelmeergebiet, Nordafrika)	94
<i>Petiveria alliacea</i> L. ( <i>Phytolaccaceae</i> ) (Mittel- und Südamerika)	17

Für *Petiveria alliacea* L. ist der Gehalt von Senföl im Preßsaft nachgewiesen, eine genaue Struktur oder Bezeichnung wurde jedoch nicht angegeben (Klein, 1931); das gleiche gilt für *Capparis spinosa* L. Aus dem Ergebnis des obenstehenden Versuches und der Nahrungswahl der zur Pieridengruppe A gehörenden Weißlingsart *Nepheronia buqueti* Boisd. kann angenommen werden, daß auch im Saft von *Azima tetracantha* Lam. eine bestimmte Sorte Senföl vorkommt.

Es ist nicht verwunderlich, daß die Vertreter der *Resedaceae* und *Capparidaceae*, gleich nach den Cruciferen, zu den beliebten Wirtspflanzen gehören, da sie sowohl in bezug auf den Gehalt an Senfölglykosiden als auch botanisch-systematisch nahe miteinander verwandt sind. Hier sind auch noch die *Moringaceae* anzuschließen. Diese Familie enthält nur eine Gattung,

nämlich *Moringa*. Da bei der Art *Moringa oleifera* Lam. ein nicht näher bestimmtes Senföl nachgewiesen worden war, versuchte ich einige Exemplare von dieser Pflanze zu bekommen. Schließlich erhielt ich vom Institut National d'Agronomique du Congo Belge Samen dieser Art. An den jungen Pflanzen von *Moringa* legten die Weibchen von *P. rapae* (ebenso die von *P. brassicae* und *P. napi*) ihre Eier ab:

Vers. 59:

22. 6. 59 12.30 h bis 14.00 h 5 Weibchen *P. rapae* L.  
(Gefangen im Institutsgarten)

Auswahl	Zahl der Eier
<i>Moringa oleifera</i> Lam.	43
<i>Chelidonium maius</i> L.	—
<i>Sambucus nigra</i> L.	—

In der Reihenfolge der Bevorzugung steht *Moringa* etwa auf der Höhe von *Tropaeolum maius*:

Vers. 60:

24. 6. 59 10.30 h bis 26. 6. 59 15.30 h 5 Weibchen *P. napi* L.  
(Gefangen im Institutsgarten)

Auswahl	Zahl der Eier
<i>Cyclamen persicum</i> Mill.	—
<i>Moringa oleifera</i> Lam.	58
<i>Petiveria alliacea</i> L.	14
<i>Tropaeolum maius</i> L.	83

Die knappe Bevorzugung von *Tropaeolum* vor *Moringa* gilt auch für die Eiablage von *P. brassicae* und *P. rapae*.

Systematisch von den *Cruciferae*, *Capparidaceae* und *Resedaceae* entfernt stehen die Vertreter folgender Familien. Ihre Wahl zur Wirtspflanze läßt sich nur durch den Gehalt an Senfölen und Senfölglykosiden erklären: *Tropaeolaceae*. Die Tatsache, daß die *Pieris*-Arten die Kapuzinerkresse (*Tropaeolum maius* L., Heimat: Peru) als Wirtspflanze auswählen, obwohl sie im System sehr weit von den Cruciferen entfernt steht, brachte Verschaffelt (1910) auf die Idee, daß die Wirtswahl der Pieriden nicht auf der systematischen Verwandtschaft der Pflanzen, sondern auf dem Vorkommen gleicher Inhaltsstoffe beruhen müsse. Es ist bekannt, daß *Tropaeolum maius* das Senfölglykosid Glucotropaeolin enthält; im Preßsaft der Blätter wurde Benzylsenföl nachgewiesen.

Noch auffälliger ist, daß diejenigen Arten der *Limnanthaceae* und *Phytolaccaceae* (zweier Familien, die im System sowohl untereinander als auch von den *Cruciferae* weit entfernt stehen) sofern sie Senfölglykoside und Senföle enthalten, von den *Pieris*-Weibchen gerne mit Eier belegt werden: *Limnanthes douglasii* R. Br. und *Petiveria alliacea* L. (Taf. I, Fig. 2) werden von den untersuchten *Pieris*-Arten als Wirtspflanzen ausgewählt. Die drei *Pieris*-Arten kommen normalerweise überhaupt nicht mit den beiden Pflanzen in Berührung.

Mit den „senfölverdächtigen“ Arten der Pflanzenfamilien *Aquifoliaceae* und *Caricaceae* konnte ich, aus Mangel an geeignetem Pflanzenmaterial, keine Versuche durchführen.

Im Zusammenhang mit den Versuchen über die Bevorzugung einzelner Pflanzenarten gegenüber anderen, stößt man auf eine Frage, die ein noch größtenteils ungelöstes Problem auf dem Gebiete der Wirtswahl phytophager Insekten berührt: Bevorzugen die Weibchen diejenigen Pflanzen zur Eiablage, an denen sie aufwuchsen? Hopkins (1917) stellte als erster das nach ihm benannte Prinzip auf: „An insect species which breeds in two or more hosts, will prefer to continue to breed in the host to which it has become adapted.“ (Hopkins host selection principle).

Auf die Pieriden bezogen, bedeutet das Hopkins-Prinzip, daß die Weibchen ihre eigene Futterpflanzen-Art wiederum bevorzugt zur Eiablage auswählen würden. Twinn (1925) versuchte dies bei *P. rapae* L. zu beweisen, aber ohne eindeutigen Erfolg: die Weibchen zeigten keine definitive Tendenz, diejenige Cruciferen-Art, an der sie als Raupe lebten, bei der Eiablage zu bevorzugen. Peterson und Tenow (1956) untersuchten dieses Problem bei *P. napi* L. Sie kamen zu folgendem Ergebnis: „Die Wahl der Pflanze wird bei *Pieris napi* L. nicht oder nur in unbedeutendem Maße durch die Futterpflanze des Weibchens beeinflußt.“ (Peterson-Tenow, 1956, S. 174). Zu dieser Frage führte ich selbst keine eigenen Versuche durch.

Ergebnisse, die das Hopkins-Prinzip zu bestätigen scheinen, wurden von Suster (1933) und Cushing (1941) bei *Drosophila*, von Thorpe und Jones (1937) bei einer Schlupfwespe (*Nemeritis*) erhalten.

### 3. Das Verhalten der Weibchen in „Legenot“.

Bietet man den Weibchen der untersuchten *Pieris*-Arten keine geeigneten Pflanzen zur Eiablage in ihren Flugfähigen, so legt

ein Teil von ihnen überhaupt keine Eier ab; der weitaus größere Teil jedoch versucht auch unter diesen Bedingungen diejenigen Objekte auszuwählen, die ihren Wirtspflanzen noch am ehesten gleichen. Ein Beispiel soll dies erläutern:

Aus einer Auswahl verschiedener Umbelliferen (*Aegopodium podagraria* L., Geißfuß; *Anthriscus silvester* Hoffm., Waldkerbel; *Pastinaca sativa* L., Pastinak und *Daucus carota* L., Möhre) wählen die Weibchen die Möhre als Eiablagepflanze: bei dieser Pflanze wurde Rhodanwasserstoffsäure nachgewiesen (Senföle stellen Ester der Rhodanwasserstoffsäure dar!). Hier muß auch erwähnt werden, daß die Raupen von *P. brassicae* und *rapae*, falls keine geeigneten Futterpflanzen vorhanden sind, die Wurzeln von *Daucus carota* L. (Karotten) anfressen (Dumont 1928; Bühr, 1937).

Edwards (1933) berichtet von einem *P. rapae* L.-Weibchen, das in einem Glashaus seine Eier auf *Cyclamen persicum* Mill. (Alpenveilchen, Primulaceae) und *Cineraria* spec. (Kreuzkraut, Compositae) ablegte; die ausschlüpfenden Raupen fraßen ebenfalls von beiden Pflanzen. Um diese Angaben zu überprüfen, führte ich einige Versuche mit *Cyclamen* und *Cineraria lobata* L'Herit. durch; zunächst zu den Ergebnissen mit *Cyclamen* (Taf. I, Fig. 3):

Tab. 30: *Cyclamen persicum* Mill. als Eiablagepflanze von *Pieris rapae* L.  
(Pro Versuch: 10 Weibchen).

Vers.-Nr.	Versuchsdauer	Angebotene Pflanzenarten	Eizahl
61	23. 7. 59	<i>Cyclamen persicum</i> Mill.	147
	bis 27. 7. 59	<i>Oenothera biennis</i> L.	—
62	7. 7. 59	<i>Cyclamen persicum</i> Mill.	36
	bis 8. 7. 59	<i>Sambus nigra</i> L.	—
63	7. 7. 59	<i>Cyclamen persicum</i> Mill.	—
	bis 9. 7. 59	<i>Moringa oleifera</i> Lam.	229
64	13. 7. 59	<i>Cyclamen persicum</i> Mill.	7
	bis 15. 7. 59	<i>Sempervivum montanum</i> L.	263
65	8. 7. 59	<i>Cyclamen persicum</i> Mill.	—
	bis 9. 7. 59	<i>Tropaeolum maius</i> L.	37
	17.15 h		
	14.00 h		

66	7. 8. 59	13.00 h	<i>Cyclamen persicum</i> Mill.	39
		bis	<i>Petiveria alliacea</i> L.	53
	9. 8. 59	13.45 h	<i>Sempervivum montanum</i> L.	—

*Tropaeolum maius* und *Moringa oleifera* werden gegenüber *Cyclamen* bevorzugt (Vers. Nr. 63—65). Mit *Petiveria alliacea* steht *Cyclamen* ungefähr im gleichen Rang als Eiablagepflanze (Vers. Nr. 66).

Da über die Inhaltsstoffe von *Cyclamen* aus der Literatur wenig zu erfahren war, versuchte ich selbst, auf die Spur des Stoffes zu kommen, der die Weibchen zur Eiablage an dieser Pflanze veranlassen könnte. Nach einer Wasserdampf-Destillation des Blätterbreies von *Cyclamen* erhielt ich ein flüchtiges, in Äther lösliches Öl, das mit seinem kräftigen Geruch stark an ein Senföl erinnerte. (Durch die gleiche Untersuchungsmethode erhält man aus *Tropaeolum*-Blätter das Benzylsenföl). Näheres konnte ich, mit meinen Mitteln, über diesen Stoff nicht in Erfahrung bringen; es würde sich aber eine genaue Analyse zweifelsohne lohnen.

Auch *Cineraria lobata* belegten die Weibchen mit Eiern:

Vers. 67:

6. 8. 59	10.00 h	bis	10. 8. 59	11.00 h	3 Weibchen <i>P. rapae</i> L.
Auswahl					Zahl der Eier
<i>Bidens tripartitus</i> L. (Compositae)					—
<i>Cineraria lobata</i> L'Herit. (Compositae)					18
<i>Cyclamen persicum</i> Mill. (Primulaceae)					12

Über die Inhaltsstoffe von *Cineraria lobata* konnte ich keine Angaben in der Literatur finden. Auffallend ist, daß sich eine Weißlingsart, *Nathalis iole* Boisd., anscheinend ganz auf Compositen spezialisiert hat (S. 15). Ohne mich allzusehr in Theorien versteigen zu wollen (nur die wenigsten Pflanzen sind im Zusammenhang mit der Nahrungswahl der Raupen auf ihre Inhaltsstoffe hin untersucht), komme ich damit wieder auf die oben (S. 16) geäußerte Meinung zurück, daß alle von den Pieriden ausgewählten Wirtspflanzen ein (noch unbekanntes) übergeordnetes „Merkmal“ besitzen; so nehme ich an, daß für einige Pieridengruppen das Vorhandensein von schwefelhaltigen Stoffen in den Pflanzen ausschlaggebend für die Nahrungswahl ist. Für die Gruppe A: Senföle und Senfölglykoside stellen Schwefelverbindungen dar. Aber auch bei den von der Gruppe B ausgewähl-

ten Pflanzen, den *Leguminosae*, wurden „schwefelhaltige Naturstoffe“ beschrieben (P a e c h - T r a c y , 1955), z. B. von *Pithecolobium*-Arten (Futterpflanzen von *Terias hecabe* L.), *Cytisus*-Arten (einige Vertreter der Gattung *Colias* leben an diesen Pflanzen) und von anderen Hülsenfrüchttern; die wenigsten *Leguminosae*-Vertreter sind in dieser Hinsicht untersucht. *Tagetes erectus* L. (*Compositae*), eine Futterpflanze von *Nathalis iole* Boisd. (Gruppe G) enthält nach P a e c h - T r a c y (1955) ebenfalls einen schwefelhaltigen Stoff, der lauchartig riecht.

Im Gegensatz zu dem Bericht von E d w a r d s fraßen die Rau-  
pen von *P. rapae* an *Cyclamen* und *Cineraria* nur sehr wenig und gingen zugrunde.

Unter den Bedingungen der zunehmenden „Legenot“ werden die Schwellenwerte der Reize, die zur Eiablage nötig sind, immer mehr gesenkt; nach einiger Zeit werden alle möglichen Pflanzenarten mit Eiern belegt. Tab. 31 bringt hierzu einige Beispiele.

Tab. 31: Eiablage an „falschen“ Pflanzen. (Pro Versuch: 10 Weibchen)

Vers.-Nr.	Versuchsdauer	Angebotene Pflanzenarten	Eizahl
68 (brass.)	1. 7. 59	<i>Lactuca sativa</i> f. <i>capitata</i> L.	162
	bis 5. 7. 59	<i>Sambucus nigra</i> L.	4
69 (napi)	18. 7. 59	<i>Oenothera biennis</i> L.	218
	bis 23. 7. 59	<i>Trifolium pratense</i> L.	(am Glas: 87) 34
70 (rapae)	23. 7. 59	<i>Lotus corniculatus</i> L.	26
	bis 28. 7. 59	<i>Mercurialis annua</i> L.	(am Glas: 93) 81
			(am Glas: 102)

Hierbei bedeutet „am Glas“: die meisten Weibchen legen, sobald keine zur Eiablage geeigneten Pflanzen im Flugkäfig stehen, ihre Eier zum überwiegenden Teil an die Wand der Glaszyylinder ab (dieselben wie bei den Uhrglasversuchen), in denen die angebotenen Pflanzen eingefrischt sind, und zwar an den Stellen, an denen die am Stengel weiter unten sitzenden, im Wasser untergetauchten Blätter durch das Glas sichtbar sind. Es sieht so aus, als würden die „falschen“ Pflanzen auf die Weibchen eine mehr abstoßende Wirkung ausüben als es die „neutralere“ grüne Glasfläche tut; sie ist duft- und geschmacksfrei und wirkt daher nur optisch und taktil. (Der taktile Reiz des Glases scheint hier-

bei wirklich eine Rolle zu spielen: bietet man den Weibchen sowohl eine grüne Pappscheibe als auch einen mit der gleichen, in Wasser gelösten Farbe gefüllten Glaszylinder, so werden nur an letzterem einige Eier abgelegt.

Diese Versuche sind natürlich für die Wirtswahl der Weibchen im Freien von geringer Bedeutung; es stehen ihnen ja in der Natur genügend geeignete Pflanzenarten zur Verfügung. Aber sie zeigen, welche Reize bei den Weibchen in „Legenot“ eine Rolle spielen. Bietet man den Weibchen überhaupt keine Pflanzen zur Eiablage, so legen sie die Eier auf der Unterseite der künstlichen Blumen, von denen sie selbst ihr Futter erhalten, ab.

### III. Können sich die Raupen auf allen „Senfölglykosid-Pflanzen“ entwickeln?

Aus dem Kapitel II/3 geht hervor, daß die Weibchen unter besonderen Bedingungen ihre Eier auch an Pflanzen, die kein Senfölglykosid enthalten, ablegen. Da diesen Pflanzenarten die für das erste Anbeißen und Weiterfressen nötigen Stimulantien fehlen, ist es nicht verwunderlich, daß die ausschlüpfenden Raupen von diesen Pflanzen keine Notiz nehmen und, falls man ihnen kein geeignetes Futter bietet, nach 2—3 Tagen zugrunde gehen.

Etwas anderes ist es jedoch, wenn die Raupen auch an Pflanzen, die diese Signalstoffe (Senföl, Senfölglykoside) enthalten (z. B. *Limnanthes douglasii*, *Polanisia trachysperma*; siehe unten), verenden. Damit tauchen neue Fragen auf, die die Nahrungswahl der Insekten in bezug zu ihrer Ernährung bringen: Stellen die verschiedenen Arten der phytophagen Insekten unterschiedliche Ansprüche an den Nährwert der Pflanzen, d. h. sind die ausgewählten Pflanzen, vom Standpunkt ihres Nährwertes her, irgendwie vorteilhafter für die Raupen? Stellen die verschiedenen Qualitäten, Konzentrationen etc. der Inhaltsstoffe der Pflanzen die Grundlage der Nahrungswahl dar?

Fraenkel (1951) untersuchte den Nährwert grüner Pflanzen in bezug auf das Nahrungsbedürfnis der Insekten. Er ist, genau wie eine Reihe anderer Autoren (Uvarov, 1928; Träger, 1947; Dethier, 1953) der Ansicht, daß die sekundären Pflanzenstoffe, die die Futterwahl der Raupen und die Eiablagewahl der Weibchen bedingen, in ihrem Nährwert für die Raupen ohne Bedeutung sind; noch dazu nimmt Fraenkel an, daß die Raupen

bzw. die Weibchen die Wirtswahl nur auf Grund der, für die Ernährung an sich wertlosen, Signalstoffe treffen und nicht etwa weil die eine oder die andere Pflanze für die Ernährung günstiger wäre (die grünen Blattanteile sind in ihrem Nährwert annähernd gleich!). Lippke und Fraenkel (1956) schreiben in ihrer Arbeit: „Secondary chemicals are solely responsible for guiding phytophagous insects in general to their preferred food plants and providing the chemical stimuli required to induce feeding.“ Kennedy (1953) dagegen nimmt an, daß ein wichtiger, kausaler Zusammenhang zwischen den Signalstoffen und den Nährstoffen in einem Blatt besteht.

Auf Grund der Ergebnisse meiner Versuche mit *Pieris*-Arten, teile ich die Ansicht Thorsteinsons (1955), der annimmt, daß bei der Wirtswahl von *Plutella* neben den Reizstoffen (Olfactory token stimuli, gustatory token stimuli) auch der Geschmack und möglicherweise der Geruch der Nährstoffe in den Blättern eine wichtige Rolle spielen. Die *Pieris*-Raupen fressen nur sehr wenig Agar + Sinigrin, wenn keine Nährstoffe (Pflanzen-säfte etc.) darin enthalten sind; ebenso können die Weibchen (nach Ergebnissen einiger Versuche, die nicht in dieser Arbeit aufgeführt sind) genau unterscheiden, ob sie auf einem in Hinblick auf die Nährstoffe „leeren“ oder „reichen“ Agar (trotz Sini-grin und Senfölen) sitzen und richten sich in der Eiablage danach. Das Vorhandensein der Nährstoffe steigert gleichsam die Reizwirkung der Senföle und Senfölglykoside.

Bei einigen senfölglykosid-haltigen Pflanzen, mit denen unsere einheimischen *Pieris*-Arten außer im Experiment sonst nie in Berührung kommen, tritt der interessante Fall ein, daß diese Arten die Weibchen zur Eiablage anregen, die ausschlüpfenden Raupen aber daran zugrunde gehen.

Auf dieses Problem wurde ich erstmalig durch folgende Beobachtung aufmerksam: Am 10. 8. 56 legte ein *P.-brassicae*-Weibchen in einem im Freien stehenden Gehege 24 Eier auf *Limnanthes douglasii* R. Br. (Heimat: Westliches Nordamerika), *Limnanthaceae*, ab, eine Pflanze, bei der (wie erwähnt) im Saft der Blätter Senföle unbekannter Art nachgewiesen wurden; außer *Limnanthes* waren noch Raps, Rettich und Ackersenf im Flugkäfig vorhanden. Die am 16. 8. 56 schlüpfenden Raupen fraßen nur sehr wenig von *Limnanthes* und krochen am nächsten Tag (entgegen ihrer Gewohnheit im 1. Stadium) auf der ganzen Pflanze herum. Am 18. 8. 56 waren sämtliche Raupen verendet.

Am 6. 9. und am 8. 9. legten die Weibchen von *P. brassicae* (ebenso wie die von *P. napi* und *P. rapae*) noch zahlreiche Eier auf *Limnanthes* ab: alle ausschlüpfenden Raupen verendeten nach 2 bis 3 Tagen; die Pflanze wies nur geringe Fraßspuren auf.

Daraufhin besorgte ich mir noch einige Exemplare dieser Pflanze und führte Übertragungsversuche durch:

Vers. 71:

25 Eier von *Pieris brassicae* L. werden, von Raps weg, auf *Limnanthes* übertragen.

- 24. 8. 56 Raupen schlüpfen.
- 25. 8. 56 Raupen fressen nur sehr wenig von der Pflanze.
- 26. 8. 56 Raupen beginnen sich auf der Pflanze zu verteilen; ständige Suchbewegungen, geringe Fraßspuren.
- 27. 8. 56 Raupen auf der ganzen Pflanze verteilt, bewegen sich kaum noch.
- 28. 8. 56 Sämtliche Raupen verendet.

Die Raupen waren, im Gegensatz zu den auf Raps belassenen Geschwistern, nicht gewachsen und gingen zugrunde. Mit dem gleichen Ergebnis wurde am 29. 8., 7. 9. und 12. 9. 56 dieser Versuch wiederholt.

Unter den weiteren mir zur Verfügung stehenden Pflanzen fand sich noch eine Art, nämlich *Polanisia trachysperma* L. (Heimat: Texas), *Capparidaceae*, an der die Weibchen ihre Eier ablegten, auf der die Raupen aber verendeten:

Vers. 72:

- 22. 8. 56 25 Eier von *Pieris brassicae* L. werden, von Raps weg, auf *Polanisia* übertragen.
- 23. 8. 56 Raupen schlüpfen.
- 24. 8. 56 Raupen fressen wie an einer gewöhnlichen Futterpflanze.
- 25. 8. 56 Raupen fressen und wachsen dabei zusehends.
- 28. 8. 56 Raupen fressen nur mehr ein wenig. „Matte“ Bewegungen.
- 29. 8. 56 Sämtliche Raupen verendet, auf der Pflanze verstreut liegend, ohne 1. Häutung; gelb verfärbt.

Spätere Versuche mit dieser Pflanze zeigten die gleichen Ergebnisse (28. 8.—31. 8. 56; 5. 9.—10. 9. 56; 8. 9.—17. 9. 56): zuerst fressen die Raupen normal und wachsen dabei rasch heran. Nach einigen Tagen jedoch wird nur noch wenig Nahrung aufgenommen, die Raupen liegen fast unbeweglich auf der Pflanze verteilt und verenden nach kurzer Zeit. Dagegen konnte ich an beiden anderen erreichbaren Vertretern der *Capparidaceae*, *Capparis spinosa* L. und *Cleome spinosa* L., wiederholt Raupen aufziehen; sie verpuppten sich und schließlich schlüpften die Falter. Jedoch

geht besonders bei *Cleome* ein hoher Prozentsatz der Raupen zu-  
grunde. Aber nicht nur an der Zahl der verendeten Raupen,  
sondern auch, wie schon Evans (1938) bemerkte, in der Wach-  
stumsgeschwindigkeit, in der Länge der larvalen Perioden und  
im Puppengewicht, spiegelt sich die Qualität des verabreichten  
Futters wider.

#### D. Diskussion und Zusammenfassung der Ergebnisse

In dem vielfältigen Komplex der Nahrungswahl, die in der vorliegenden Arbeit für die einheimischen Pieriden-Arten *Pieris brassicae* L., *P. napi* L. und *P. rapae* L. näher untersucht wurde, spielen neben zahlreichen anderen Beziehungen (phänologische Verhältnisse, geographische Verbreitung, u. a.) der Geruch und der Geschmack der Pflanzen, also die Inhaltsstoffe des Futters, die wichtigste Rolle. Die Raupen haben, abgesehen von dem visuellen Eindruck: grüne Objekte = Futter, keine bestimmte „Vorstellung“ über die Form der Blätter ihrer Futterpflanzen oder deren spezielle Färbung; sie entscheiden sich für eine Futterpflanze mit Hilfe des chemischen Sinnes. Taktile Reize beeinflussen die Nahrungswahl innerhalb der geeigneten Pflanzen, indem einzelne Arten gegenüber solchen mit einer stärkeren Behaarung, dickeren Kutikula oder mit klebrigen Substanzen auf der Blattoberfläche bevorzugt werden.

Die Senföle (Geruchsstoffe) und die Senfölglykoside (Geschmacksstoffe, S. 27) wirken als chemische Reize auf die Sinnesorgane der Raupen ein und bewirken, daß die Pflanzen, die diese Stoffe enthalten bzw. nach Verletzung des Gewebes bilden können, als Wirtspflanzen ausgewählt werden.

In der englischen Literatur wird die Bedeutung der chemischen Reizstoffe für die Nahrungswahl der Raupen durch die Ausdrücke „token stimulants“ (in unserem Falle: die Senföle) und „feeding stimulants“ (für *Pieris*-Arten: die Senfölglykoside) angedeutet. Eine weitere Bedeutung der Senföle sieht Thorsteinson (1960) darin, daß sie durch ihren spezifischen Geruch die Raupen zum Verbleiben auf der Futterpflanze anregen, sie also am Weglaufen hindern.

Innerhalb der geeigneten Futterpflanzen werden einige Arten mehr, andere wieder weniger bevorzugt. Die Ursache hierfür

kann nur eine Untersuchung erbringen, bei der eine Reihe von Senfölglykosiden zur Verfügung steht und den Raupen in Agar-Agar gelöst angeboten werden kann. Außerdem können hierbei noch andere Inhaltsstoffe (Nährstoffe?) im Spiel sein. Die Bevorzugung ist durch Gewöhnung an eine Futterpflanze während der ersten Raupenstadien beeinflußbar.

Während die Grundlagen für die Nahrungswahl der Pieriden-Raupen durch die Arbeiten von Verschaffelt und Thorsteinson bereits erkannt waren (und nur geordnet, eingebaut und abgerundet werden mußten), liefern die Versuche zur Eiablage-Platzwahl der *Pieris*-Weibchen erste Ergebnisse zu diesen Problemen. Auch hierbei wirken die Senföle als Geruchsstoffe auf die Weibchen orientierend ein, die Senfölglykoside aber stellen die eigentlichen Reizstoffe dar, die das Weibchen zur Eiablage bewegen: ein Weibchen, das in einer Sinigrin-Lösung, die auf eine für die Eiablage gewöhnlich nicht in Frage kommende Pflanze gestrichen wurde, steht, beginnt sogleich Eier abzulegen.

Die „token stimulants“ und „feeding stimulants“ sind nach Ansicht zahlreicher Autoren (siehe S. 66—67) für die Ernährung der Raupen ohne Bedeutung. Trotzdem können sie in unserem Fall für die Raupen von entscheidender Bedeutung sein: erst in jüngster Zeit wurden die Senföle als antimikrobiisch wirkende Stoffe erkannt (und in der Heilkunde zur Anwendung gebracht); vielleicht sind sie den Raupen im Kampf gegen ihre zahlreichen bakteriellen Krankheiten nützlich.

#### Zusammenfassung:

I. Die Pieriden der Welt können, allein im Hinblick auf ihre Wirtspflanzen (d. h. auf Grund deren botanisch-systematischer Verwandtschaft oder Ähnlichkeit der pflanzlichen Sekundärstoffe), in Gruppen eingeteilt werden.

II. Die Nahrungswahl der ersten Pieriden-Gruppe wurde an Hand der drei einheimischen Arten *Pieris brassicae* L., *P. napi* L. und *P. rapae* L. näher untersucht:

#### a) Zur Nahrungswahl der Raupen

1. Der Gesichtssinn führt die Raupen zu den Pflanzen hin: eine optische Unterscheidung zwischen Futter- und anderen Pflanzen ist dabei nicht möglich.

2. Der Geruchssinn der Raupen ist ein Nahgeruchssinn; nur in geringer Entfernung (wenige Millimeter, meist nur beim Überkriechen eines Blattes) ist ein geruchliches Unterscheiden der Futterpflanzen von anderen möglich.
3. Dennoch scheint der Geruch der in bestimmten Pflanzen in sehr geringen Mengen vorkommenden Senföle als Erkennungszeichen und Auslöser des ersten Anbeißens („token stimulant“) zu dienen, da die Raupen, sobald einschlägige Pflanzen vorhanden sind, nie an anderen Pflanzen probieren.
4. Die Eigenschaft gewisser Pflanzen, Senfölglykoside und Senföle zu bilden, scheint sich hauptsächlich in zwei Verwandtschaftskreisen entwickelt zu haben: 1. *Geraniales* (*Tropaeolaceae*, *Limnanthaceae*) und die damit nahe verwandten *Celastrales* (*Aquifoliaceae*, *Salvadoraceae*). 2. *Capparidales* (*Capparidaceae*, *Cruciferae*, *Resedaceae*, *Moringaceae*) und die damit nächstverwandten *Parietales* (*Caricaceae*).
5. Daß es wirklich die Senföle bzw. die Senfölglykoside sind, die den Raupen zum Erkennen ihrer Futterpflanzen dienen, wurde durch verschiedene Versuchsreihen (Anbieten der erreichbaren „Senfölpflanzen“, Pastenversuche, Versuche mit Agar und Senfölen bzw. Senfölglykosiden) bewiesen.
6. Während anzunehmen ist, daß die Senföle zum geruchlichen Erkennen der geeigneten Pflanzen notwendig sind, stellen die Senfölglykoside die Geschmacksstoffe dar, die das Weiterfressen an den Pflanzen veranlassen. (Das Senfölglykosid Sinigrin, das als einziges im Handel zu erhalten war, riecht, für den Menschen, selbst in reiner Form (als Pulver) kaum, hat dagegen schon in geringen Mengen in destilliertem Wasser aufgelöst einen intensiven bitteren Geschmack.)
7. Um brauchbare Ergebnisse zu erhalten, müssen neben den Reizstoffen auch noch Nährstoffe im Futter vorhanden sein. (Agar-Versuche.)
8. Es besteht eine Bevorzugungsreihe innerhalb der einschlägigen Pflanzen, die wohl auf der Fähigkeit der Raupen, die Senföle und Senfölglykoside (neben den zahlreichen anderen Faktoren, deren Summe als Resistenz einer Pflanze bezeichnet wird) zu unterscheiden, beruht.
9. Die Skala der Bevorzugung ist durch Gewöhnung an diejenige Futterpflanze, von der die Raupe zuerst frisst, beein-

flußbar. Die Gewöhnung an eine bestimmte Pflanze kann so weit gehen, daß die Raupe andere an sich geeignete Pflanzenarten nicht mehr als Futter annimmt.

- b) Zur Wahl des Eiablageplatzes durch die Weibchen
- 10. Der optische Sinn führt die Weibchen zu allen möglichen Pflanzen hin. Der Geruch nach Senfölen veranlaßt ein Weibchen bei geringer Entfernung von der Duftquelle ein kleines Areal abzusuchen: das Weibchen setzt sich zu diesem Zweck auf die Blätter der verschiedenen sich in diesem Gebiet befindenden Pflanzenarten, vollführt mit den Vorderbeinen auf der Blattoberfläche eine alternierende Bewegung („Trommeln“), und fliegt dann weiter, falls es sich um eine „falsche“ Pflanze handelt; oder es beginnt sogleich mit der Eiablage, sobald es die geeignete Pflanze gefunden hat.
- 11. Die Weibchen benötigen offenbar direkten Kontakt mit den Pflanzen, um sich für oder gegen eine Eiablage entscheiden zu können. Der Duft nach Senfölen oder des Saftes einer geeigneten Pflanze, den man über eine „falsche“ Pflanze streichen läßt, genügt nicht, das Weibchen zur Eiablage zu veranlassen.
- 12. Taucht man dagegen ein Blatt irgendeiner Pflanzenart in eine Sinigrin-Lösung und setzt ein legereifes Weibchen darauf, so beginnt dieses sogleich mit der Eiablage. Senföle allein vermögen kaum, ein Weibchen zur Eiablage an einer „falschen“ Pflanze zu bewegen.
- 13. Bei Agar-Versuchen erhält man die besten Ergebnisse, wenn man Senföle, ein Senfölglykosid (Sinigrin) und Nährstoffe (in Form eines Pulvers getrockneter Blätter) verwendet.
- 14. Die Weibchen vermögen auch ohne Antennen und ohne Trommelbewegung der Vorderbeine aus einem Angebot die geeignete Pflanze herauszufinden.
- 15. Andere Gegebenheiten (Standorte, Gesamtzustand, Größe usw.) beeinflussen bis zu einem gewissen Grad die Wahl innerhalb der geeigneten Pflanzen.
- 16. Es besteht eine graduelle Bevorzugung innerhalb der Eiablagepflanzen.
- 17. Mit zunehmender Legenot werden die Schwellenwerte der Reize, die zur Eiablage an einer geeigneten Pflanze nötig

sind, immer mehr gesenkt: zuerst werden noch chemisch ähnliche Pflanzen ausgewählt, fehlen auch diese, so werden nach einiger Zeit alle möglichen Pflanzenarten mit Eiern belegt. (Die ausschlüpfenden Raupen nehmen diese Futterpflanzen nicht an und verenden nach kurzer Zeit.) Es gibt Pflanzenarten, die durch ihren Gehalt an Senfölen und Senfölglykosiden die Weibchen zur Eiablage veranlassen, an denen sich aber die Raupen nicht entwickeln können und absterben.

18. Man darf annehmen, daß die Senföle und Senfölglykoside für die Ernährung der Raupen ohne Bedeutung sind.

#### E. Literaturverzeichnis

- Bässler, U.: Zur Funktion des Johnstonschen Organs bei der Orientierung der Stechmücken. *Naturwiss.* 44: 336, 1957.
- — : Versuche zur Orientierung der Stechmücken: Die Schwarmbildung und die Bedeutung des Johnstonschen Organs. *Z. vergl. Physiol.* 41: 300, 1958.
- Birukow, G.: Zur Funktion der Antennen beim Mistkäfer (*Geotrupes silvaticus* Panz.). *Z. Tierpsychol.* 15: 265—276, 1958.
- Blunck, H.: Über die Schlüpfzeit bei *Aporia crataegi* L. und *Pieris brassicae* L. *Zool. Anz.* 151: 237—252, 1953.
- Brandt, H.: Über den Einfluß der Kopulation auf die Eiproduktion und Eiablage von Schmetterlingsweibchen. *Z. Naturforschg.* 2 b: 301 bis 308, 1947.
- Brecher, L.: Die Puppenfärbung des Kohlweißlings, *P. brassicae* L. *Mitt. biol. Vers. Anst. Wien, Abt. Zool.* 34, 40, 41, 1918—1919.
- Bückmann, D.: Zur Funktion der Insektenfühler als Schweresinnesorgane. *Naturwiss.* 42: 79, 1955.
- Bühr, H.: Parasitenbefall und Pflanzenverwandtschaft. *Botan. Jahrb.* 68: 142—198, 1937.
- Burkhardt, D. u. Schneider, G.: Die Antennen von *Calliphora* als Anzeiger der Fluggeschwindigkeit. *Z. Naturforschg.* 12 b: Heft 3, 1957.
- Cushing, A.: An experiment on olfactory conditioning in *Drosophila guttifera*. *Proc. Nat. Acad. Sci. Washington* 27: 496, 1941.
- David, W. A. L. u. Gardiner, B. O. C.: Laboratory breeding of *Pieris brassicae* L. and *Apanteles glomeratus* L. *Proc. R. Ent. Soc. Lond.*, Ser. A, 27 (4—6): 54—56, 1952.
- Dumont, C.: Experiences sur la modification profonde du régime alimentaire de diverses chenilles. *Ann. Soc. ent. France* 97: 59—104, 1928.
- Dethier, V. G.: Chemical insect attractants and repellents. *Philadelphia-Toronto* 1947.
- — : Host plant perception in phytophagous insects. *Trans. 9th Intern. Congr. Entomol.*, Amsterdam 2: 81—88, 1951.

- — : Insect Physiology: 544—576 (Roeder, K., Ed.), New York 1953.
- — : Evolution of feeding preferences in phytophagous insects. Evolution 8: 33—54, 1954.
- Dürken, B.: Über die Wirkung verschiedenfarbiger Umgebung auf die Variation von Schmetterlingspuppen. Versuche an *Pieris brassicae*. Zeitschr. wiss. Zool. 116: 587—626, 1916.
- Eckstein, K.: Die Schmetterlinge Deutschlands mit besonderer Berücksichtigung ihrer Biologie. Stuttgart 1913.
- Edwards, F. W.: *Pieris rapae* L. ovipositing and feeding on Primulaceae and Compositae. J. ent. Soc. S. Engl. 1 (4): 79—111, 1933.
- Evans, A. C.: Physiological relationships between insects and their host plants. Ann. appl. Biol. Cambridge 25 (3): 558—572, 1938.
- Forster, W. u. Wohlfahrt, Th.: Die Schmetterlinge Mitteleuropas. Stuttgart 1955.
- Fraenkel, G.: The nutritional value of green plants for insects. Trans. 9th Intern. Congr. Entomol., Amsterdam 2: 90—100, 1951 (1953).
- Friedrichs, K.: Zur Ökologie des Kohlweißlings. Z. angew. Ent. 18: 568—581, 1931.
- Frings, H. u. Frings, M.: The loci of contact chemoreceptors involved in feeding reactions in certain Lepidoptera. Biol. Bull. 110 (3): 291 bis 299, 1956.
- Götz, B.: Beiträge zur Analyse des Verhaltens von Schmetterlingsraupen beim Aufsuchen des Futters und des Verpuppungsplatzes. J. vergl. Physiol. 23: 429, 1936.
- Görnitz, K.: Über die Reaktion einiger an Cruciferen lebenden Insektenarten auf attraktive Duft- und Farbenreize. Bericht über d. Hundertjahrfeier d. Deutsch. Ent. Ges. Berlin, 30. 9.—5. 10., 1957.
- Gray, P. H. H.: Effects of humidity during growth of *P. rapae* larvae. Lep. News 8: 88—90, 1954.
- Harrison, J. W. H.: Induced changes in the pigmentation of the pupae of the butterfly *P. napi* L., and their inheritance. Proc. R. Soc., Ser. B, 102: 347—353, 1928.
- Hegi, G.: Illustrierte Flora von Mitteleuropa. München 1906—1931.
- Heran, H.: Versuche über die Windkompensation der Bienen. Naturwiss. 42: 132, 1955.
- — : Die Bienenantenne als Meßorgan der Flugeigengeschwindigkeit. Naturwiss. 17: 475, 1957.
- — : Wahrnehmung und Regelung der Flugeigengeschwindigkeit bei *Apis mellifica* L. Z. vergl. Physiol. 42: 103—163, 1959.
- Hering, E. M.: Die Nahrungswahl phytophager Insekten. Verh. d. Deutsch. Ges. f. Angew. Ent., 13. Mitgliederversammlung: 29—38, 1954.
- Hertz, M.: Bewegungen von Kohlweißlingen über einem Felde. Biol. Zentralblatt 47 (9): 569—570, 1927.
- Ilse, D.: Über den Farbensinn der Tagfalter. Z. vergl. Physiol. 8: 658 bis 692, 1928.
- — : Responses to colours in egg-laying butterflies. Nature 140: 544, 1937.
- Johansson, A.: The food plant preference of the larvae of *Pieris brassicae* L. (Lep. Pieridae). Norsk ent. Tidskr. 8: 187—195, 1951.

- Kartzov, A. S.: The cultivation of onions, leeks and garlic. Market-Garden-Library, Supplement to Progressive Fruit-Growing and Marked-Gardening, Petrograd 6: 31 pp., 1914.
- Kennedy, J. S.: Host plant selection in Aphididae. Trans. 9th Intern. Congr. Entomol., Amsterdam 2: 106—113, 1951 (1953).
- Klein, G.: Handbuch der Pflanzenanalyse. Bd. 1—3, Wien 1931.
- Klein, H. Z.: Studien zur Ökologie und Epidemiologie der Kohlweißlinge. I. Der Einfluß der Temperatur und Luftfeuchtigkeit auf Entwicklung und Mortalität von *Pieris brassicae* L. Z. angew. Ent. 19: 395—448, 1932.
- Kusnezov, N. J.: Abhängigkeit der geographischen Verbreitung der Weißlinge, Asciidae, von der Verbreitung ihrer Futterpflanzen und der chemischen Zusammensetzung der letzteren. Z. Morphol. Ökol. Tiere 17: 778—793, 1930.
- Kuwabara, M.: Über die Funktion der Antenne der Honigbiene in bezug auf die Raumorientierung. Mem. Fac. Science, Kyushu University, Ser. E, Vol. 1, 1952.
- Lederer, G.: Handbuch für den praktischen Entomologen. Frankfurt/Main 1921.
- Lippke, H. u. Fraenkel, G.: Insect nutrition. Ann. Rev. Ent. Stanford, Cal. 1: 17—44, 1956.
- Maercks, H.: Untersuchungen zur Ökologie des Kohlweißlings (*Pieris brassicae* L.). I. Die Temperaturreaktion und das Feuchtigkeitsoptimum. Z. Morphol. Ökol. Tiere 28: 692—721, 1934.
- McIndoo, N. E.: Tropisms and sense organs of Lepidoptera. Smithson. misc. coll. 81 (10): 1—59, 1929.
- Mell, R.: Inventur und ökologisches Material zu einer Biologie der süd-chinesischen Pieriden. Zoologica, Heft 100, 1943.
- Merz, E.: Pflanzen und Raupen. Biol. Zentralblatt 78 (1): 152—188, 1959.
- Minnich, D. E.: An experimental study of the tarsal chemoreceptors of two nymphalid butterflies. J. Exp. Zool. 33: 173—203, 1921.
- : The olfactory sense of the cabbage butterfly, *Pieris rapae* L., an experimental study. J. Exp. Zool. 39: 339—356, 1924.
- Morita, H., Doira, S., Takeada, K. u. Kuwabara, M.: Electrical Response of Contact Chemoreceptors on Tarsus of the Butterfly *Vanessa indica*. Mem. Fac. Science, Kyushu University, Ser. E, Vol. 2, No. 3, 1957.
- Moss, J. E.: The natural control of the cabbage caterpillars, *Pieris* spp. J. Anim. Ecol. 2: 210—231, 1933.
- Nolte, H. W.: Der Kohlweißling. Heft 9, Wittenberg 1949.
- Paech, K. u. Tracy, M.: Moderne Methoden der Pflanzenanalyse. Berlin-Göttingen-Heidelberg 1955.
- Petersen, B.: Studien am Rapsweißling und Bergweißling (*Pieris napi* L. u. *P. bryoniae* O.). Isolation und Paarungsbiologie. Zool. Bidr. Uppsala 30: 169—189, 1956.
- Pringle, J. W. S.: Insect Flight. Camb. Univ. Press 1957.
- Risler, H.: Das Gehörorgan der Männchen von *Anopheles stephensi* Liston (Culicidae). Zool. Jb. (Anat.) 73: 165—186, 1953.

- — : Das Gehöroorgan der Männchen von *Culex piperis* L., *Aedes ägypti* L. und *Anopheles stephensi* Liston (Culicidae), eine vergleichend morphologische Untersuchung. *Zool. Jb. (Anat.)* 74: 478—490, 1955.
- Roeder, K.: *Insect Physiology*. New York 1953.
- Spuler, A.: *Die Schmetterlinge Europas*. Stuttgart 1908.
- Suster, P. M.: Erblichkeit aufgezwungener Futterannahme bei *Drosophila repleta* Wollaston. *Zool. Anz.* 102: 222, 1933.
- Thorpe, W. H. u. Jones, F. G. W.: Olfactory conditioning in a parasitic insect and its relation to the problem of host selection. *Proc. R. Soc. London (B)* 124: 56—80, 1937.
- Thorsteinson, A.: The chemotactic responses that determine host specificity in an oligophagous insect. (*Plutella maculipennis* Curt., Lep.). *Can. J. Zool.* 31: 52—72, 1953.
- — : The experimental study of the chemotactic basis of host specificity in phytophagous insects. *Canad. Entomol.* 87 (2): 49—57, 1955.
- — : Host selection in phytophagous insects. *Ann. Rev. Entomol.* 5: 193 bis 218, 1960.
- Träger, W.: *Insect Nutrition*. *Biol. Rev. Cambridge* 22: 148—177, 1947.
- Twinn, C.: Observation on the host selection habit of *Pieris rapae*. *Ann. Rep. Entomol. Soc. Ontario* 1925.
- Uvarov, B. P.: The food, nutrition and metabolism of insects. *Priroda (Nature) Moravia* 10: 897—914, 1928.
- Vassiliev, E. M.: Report on the work of the entomological branch of the myco-entomological experiment station of the all-russian society of sugar-refiners. Kiev 1915.
- Verlaine, L.: Le determinisme du déroulement de la trompe et la physiologie du goût chez les Lépidoptères. *Ann. et Bull. Soc. Ent. Belgique* 67: 147—182, 1927.
- Verschaffelt, E.: The cause determining the selection of food plant in some herbivorous insects. *Proc. Acad. Sci. Amsterdam. Sci. Sec. 13 (1)*: 536—542, 1910.
- Wardzinski, K.: Der Einfluß der Einzelhaft sowie der schwachen Vergesellschaftung auf die Entwicklung und das Wachstum der Raupen von *Pieris brassicae* L. Z. angew. Ent. 25: 478—486, 1938.
- Weis, J.: Versuche über die Geschmacksrezeption durch die Tarsen des Admirals, *Pyrameis atalanta* L. Z. vergl. *Physiol.* 12 (2): 218—246, 1930.
- Wiesmann, R.: Untersuchungen über den Sitz des chemotaktischen Sinnes bei Lepidopteren. *Verh. schweiz. naturf. Ges.* 133: 101—102, 1953.
- Wiglesworth, V. B.: *Physiologie der Insekten*. Übers. v. M. Lüscher, Basel-Stuttgart 1955.
- Woitusiak, R. J.: Weitere Untersuchungen über die Raumorientierung bei Kohlweißlingsraupen. *Bull. Intern. Acad. Polonaise Sci. et Lett., Cl. Sci. Math. et Nat., Ser. B. Sci. Nat. II (Zool.)* 9/10: 631—655, 1930.

Anschrift des Verfassers:

Dr. Fritz Teroval, Zoologische Sammlung des Bayerischen Staates, 8 München 19, Schloß Nymphenburg, Nordflügel.



Fig. 1



Fig. 2



Fig. 3

## **Erklärung zu Tafel I**

Fig. 1: Zwei Töpfe mit „künstlichen Blumen“.

Fig. 2: Eier von *Pieris napi* L. an *Petiveria alliacea* L. (Phytolaccaceae)

Fig. 3: Eier von *Pieris rapae* L. an zwei *Cyclamen*-Blättern.