

Vergleichende Untersuchungen über die Transpiration von Schmetterlingspuppen verschiedener Ökologie und Entwicklungsweise bei hohem Sättigungsdefizit.

Von Friedrich Kasy, Wien.

Einleitung.

Mit dem Wasserhaushalt der Insekten und seinen Teilproblemen, insbesondere der Transpiration, haben sich seit etwa 1930 zahlreiche Arbeiten beschäftigt, deren wichtigste Ergebnisse in den Lehrbüchern der Insektenphysiologie von Chauvin (1949), Wigglesworth (1953) und Roeder (1953) enthalten sind.

Die hier mitgeteilten Untersuchungen über die Transpiration von Schmetterlingspuppen gingen von der Fragestellung aus, ob sich durch einen Vergleich ihrer Wasserverluste bei hohem Sättigungsdefizit Unterschiede zwischen den einzelnen Arten feststellen lassen, die aus ihrer Ökologie zu verstehen wären. Solche Beziehungen zwischen dem Schutz gegen Austrocknung und den Umweltsbedingungen, unter denen sich die Puppen normalerweise befinden, waren unter dem Eindruck anderer Arbeiten (siehe Kühnelt 1939, Palmén und Somalainén 1945) durchaus zu erwarten, umso mehr als in Zuchtvorschriften darauf hingewiesen wird, daß Schmetterlingspuppen, den natürlichen Verhältnissen entsprechend, mehr oder weniger feucht gehalten werden müssen, da sie sonst „vertrocknen“ (siehe z. B. Berge-Rebel 1910, A, p. 97).

Über Gewichtsabnahmen von Schmetterlingspuppen gibt es eine Anzahl z. Tl. schon sehr alter Arbeiten und es ist bereits früh darauf hingewiesen worden, daß im Laufe der Puppenentwicklung eine beträchtliche Wasserabgabe stattfindet. Die ältere Literatur darüber ist bei Bachmetjew (1902) und v. Linden (1907) angegeben; hier sollen nur die wesentlichsten Ergebnisse dieser Untersuchungen mitgeteilt werden: Bereits 1817 machte Rengger (zitiert nach Blasius 1866) die Feststellung, daß Schmetterlingspuppen während der Metamorphose bedeutende Wassermengen abgeben. Auf Grund von Versuchen (Bestreichen der Puppenoberfläche mit Gummi) kam er zu der Ansicht, daß die Wasserverdunstung über die Respirationsorgane erfolgen müsse. Newport (1834) zog aus dem Verlauf des Gewichtsabfalles von Ligusterschwärmerpuppen den Schluß, „daß die Respiration und damit die ganze Lebenstätigkeit der Puppen vor dem Schlüpfen des ausgebildeten Insekts ihren Höhepunkt erreicht“ (zitiert nach Bachmetjew 1902). Auf den Ergebnissen dieser beiden Autoren fußend stellte Blasius (1866) die Theorie auf,

daß es möglich sein müsse, allein aus dem Gewichtsabfall Schlüsse auf die Lebenstätigkeit der Puppen zu ziehen und so auch die „Intensität der Entwicklung und Umwandlung der Raupe zum Schmetterling zu beobachten“. Er verfolgte bei *Vanessa io* und *V. urticae* die Gewichtsabnahmen von der ausgewachsenen Raupe bis zum Schlüpfen des Schmetterlings und fand eine für das Puppenstadium typische Kurve der Gewichtsverluste: die Werte der Gewichtsabnahmen in der Zeiteinheit sinken bis zum zweiten Viertel des Puppenstadiums, dann steigen sie im dritten Viertel wieder allmählich und im vierten rasch an.

Die allgemeine Gültigkeit der von Blasius und von Newport gefundenen Gewichtsverlustkurven für Schmetterlingspuppen wurde durch die Untersuchungen anderer Autoren bestätigt (siehe Angaben bei Bachmetjew 1902 und v. Linden 1907). Diese Kurven haben bei Puppen mit rascher Entwicklung eine etwa V-förmige Gestalt, hingegen bei solchen mit längerer Entwicklungsdauer, bzw. mit einer eingeschalteten Diapause einen ungefähr U-förmigen Verlauf, wobei der waagrechte Abschnitt, entsprechend der Dauer der Diapause, von verschiedener Länge sein kann.

Den direkten Nachweis, daß die Gewichtsabnahmen der Schmetterlingspuppen mit der Stoffwechselintensität parallel gehen, erbrachte erst Heller (1925, 1926) durch Messungen des Sauerstoffverbrauchs und der Gewichtsabnahmen bei *Argynnis paphia* und *Deilephila euphorbiae* während des ganzen Puppenstadiums. Analoge Sauerstoffverbrauchskurven fanden auch Romeis und Wüst (1929) bei Puppen von *Papilio podalirius* und *Vanessa io*; an letzterem Objekt wurden diese auch von Schwann (1940) eingehender studiert. Ähnliche Stoffwechselkurven wurden auch für die Puppen anderer holometaboler Insekten gefunden (siehe Wigglesworth 1953, p. 419); problematisch ist aber noch immer das Zustandekommen ihres Verlaufs, da die ältere Ansicht (z. B. Heller 1926), daß das Absinken des Sauerstoffverbrauchs nach der Verpuppung durch die Histolyse und der spätere Wiederanstieg durch die Histogenese bedingt seien, durch histologische Befunde nicht gestützt werden konnte (siehe Hinweise bei Chauvin 1949, p. 66 und Buck in Roeder 1953, p. 215—16).

Unter den neueren Arbeiten über die Transpiration der Insekten enthalten die von Koidsumi (1934) unter anderem auch Untersuchungen an Schmetterlingspuppen. Er fand bei *Bombyx mori*, daß auch durch die Puppencuticula hindurch eine Wasserdampfabgabe stattfindet, die er cuticuläre Transpiration nannte. Bei den großen Puppen von *Samia atlas* beobachtete er eine geringe relative Transpiration (Transpiration auf das Gewicht bezogen) und glaubte diese mit dem Rubnerschen Gesetz erklären zu können. An Puppen von *Milionia zonea* stellte er fest, daß die Transpiration nur innerhalb gewisser Grenzen den Sättigungsdefiziten proportional ist, und er schloß daraus auf eine Regulierbarkeit der Wasserabgabe. Auch der in sehr trockener Luft auftretende Transpirationsabfall ist nach ihm durch das Wirksamwerden von Stigmenverschlußmechanismen zu erklären. Bei *Saturnia pyretorum* konnte Koidsumi in der Ruheperiode der Puppen eine sehr geringe Transpiration feststellen, die er in

Zusammenhang mit der Überdauerung des heißen Sommers brachte. An diesem Objekt beobachtete er bei Wägungen in kurzen Abständen auch vorübergehend Gewichtszunahmen.

Außer den Angaben über Wasserverluste bei Schmetterlingspuppen gibt es auch einige über Gewichtszunahmen unter gewissen Bedingungen, die als Wasseraufnahme gedeutet wurden. So erklärte v. Brücke (1908) die Gewichtszunahmen der Puppen in den Versuchen der Gräfin v. Linden (1906 und 1907) durch eine solche und auch Portier und De Rothays (1928 a, b) fanden leichte Gewichtszunahmen bei Puppen, die während ihrer Diapause in feuchten Sägespänen aufbewahrt wurden. Bei Richards (in Roeder 1953) finden sich sogar Hinweise auf eine Wasseraufnahme aus wasserdampfreicher Luft¹⁾.

Aus den vorliegenden Arbeiten über Schmetterlingspuppen war also zu entnehmen, daß Beziehungen zwischen der Menge des abgegebenen Wassers und dem Entwicklungszustand, bzw. der Stoffwechselintensität bestehen und daß unter gewissen Bedingungen bei Schmetterlingspuppen auch Gewichtszunahmen eintreten können. Die eingangs aufgeworfene Frage, ob sich unter gleichen Verdunstungsverhältnissen Unterschiede in der Transpiration der Puppen feststellen lassen, die aus ihrer verschiedenen Ökologie verständlich wären, konnte aus den vorhandenen Angaben nicht beantwortet werden. Es waren noch zu wenige Arten untersucht und auch nur in einigen Fällen stark austrocknende Bedingungen angewendet worden, unter denen vielleicht erst ein unterschiedlicher Schutz gegen Austrocknung deutlich wird.

Es wurden daher in der vorliegenden Arbeit Puppen verschiedener Lepidopteren vergleichend auf ihre Wasserabgabe bei hohem Sättigungsdefizit untersucht, wobei auch deren Entwicklungsdauer berücksichtigt wurde, da sich bald zeigte, daß diese in deutlicher Beziehung zur Intensität der Wasserabgabe stand.

Die Untersuchungen wurden zunächst im Rahmen einer Dissertation am Zoologischen Institut der Universität Wien durchgeführt. Meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. Wilhelm Kühnelt sowie Herrn Professor Dr. Josef Gicklhorn danke ich für die wertvolle Hilfe, die sie mir durch Ratschläge und Literaturhinweise zuteil werden ließen. Dem inzwi-

¹⁾ Von mir selbst wurde ebenfalls die Möglichkeit einer Wasseraufnahme bei einigen in Diapause und einigen in Entwicklung befindlichen Puppen untersucht, indem ich diese mit destilliertem Wasser besprühte und dann einige Tage bis etwa zwei Wochen bei 25° in einer „feuchten Kammer“ liegen ließ, in der die Puppencuticula feucht blieb. Wenn sich unter diesen extrem nassen Bedingungen überhaupt Gewichtszunahmen feststellen ließen, die über die Wägefehler hinausgingen, so waren diese stets gering und standen in keinem Verhältnis zu den Gewichtsabnahmen unter austrocknenden Bedingungen. In Diapause befindliche Puppen waren für diese Untersuchungen von folgenden Arten verwendet worden: *Papilio podalirius* L., *Thais polyxena* Schiff., *Deilephila euphorbiae* L. und *Saturnia spini* Schiff. Die in langsamer oder rascher Entwicklung befindlichen Puppen gehörten folgenden Arten an: *Vanessa io* L., *Acherontia atropos* L., *Dasychira pudibunda* L., *Crocallis elinguaris* L., *Boarmia selenaria* Schiff., *Bupalus piniarius* L. und *Mecyna polygonalis* Hbn.

schen leider verstorbenen Herrn Prof. Dr. Otto Storch, sowie seinem Nachfolger Herrn Prof. Dr. Wilhelm Marinelli bin ich zu Dank verpflichtet, weil sie mir die Durchführung meiner Arbeiten durch Überlassung eines Arbeitsplatzes ermöglichten.

Später konnte ich die Untersuchungen am Institut für Forstentomologie und Forstschutz der Hochschule für Bodenkultur in Wien fortsetzen. Für die Erlaubnis, den Klimaschrank des Institutes zu benutzen, danke ich dem Institutsleiter Herrn Prof. Dr. Anton Kurir.

Material und Methodik.

Die zur Untersuchung verwendeten Schmetterlingspuppen gehörten fast ausschließlich den Familien an, die man früher als Makrolepidopteren zusammengefaßt hat. Aus der Gruppe der sogenannten Mikrolepidopteren habe ich wegen der durch das geringe Gewicht ihrer meisten Vertreter gegebenen großen Fehlermöglichkeiten nur wenige Arten zum Vergleich herangezogen.

Das Untersuchungsmaterial wurde fast ausnahmslos durch Zucht erhalten und zwar aus eingesammelten Raupen oder aus Eigelegten. Letztere Methode hatte den Vorteil, daß sie parasitenfreie Puppen lieferte. Die aus Freilandraupen erhaltenen mußten, sofern sie nicht ohnehin bis zur Entwicklung des Schmetterlings verwendet wurden, nach den Untersuchungen einer Kontrolle durch Öffnen unterzogen werden.

Zur Ermittlung der Wasserabgabe benutzte ich die Wägemethode, wie sie allgemein für Transpirationsbestimmungen in Anwendung ist. Doch konnten dabei Zweifel entstehen, ob die Gewichtsverluste wirklich den abgegebenen Wassermengen gleichgesetzt werden dürfen, da eine genaue Übereinstimmung theoretisch nur bei einem respiratorischen Quotienten von 0,73 möglich ist. Nach den Angaben über die R. Q. von gewissen Schmetterlingspuppen konnte man tatsächlich größere Fehler erwarten. So gibt Drilhon (zitiert nach Chauvin 1949) für *Attacus*-Puppen einen R. Q. von 0,5 an, wobei also die Wasserabgabe größer sein müßte als der gefundene Gewichtsverlust, und Kellner (zitiert nach v. Linden 1907) fand, daß bei *Bombyx mori*-Puppen in erster Linie Kohlenhydrate abgebaut werden, was zur Folge haben müßte, daß der Gewichtsverlust nur teilweise auf Wasserabgabe zurückzuführen ist. Dabei ist aber zu bedenken, daß die Höhe der Fehler nicht nur von den Abweichungen des R. Q. von dem erwähnten Wert abhängt, sondern auch vom Verhältnis der Atmungsintensität zur Stärke der Wasserabgabe. Tatsächlich fand Koidsumi (1934) in einem Kontrollversuch an *Bombyx mori*-Puppen, daß bei 27° C. und 35% rel. Luftfeuchtigkeit 94% des Gewichtsverlustes auf Wasserabgabe entfallen. Palmén und Suomaleinen (1945) fanden an Käfern in einem getrockneten Luftstrom gleichfalls eine Wasserabgabe, die über 90% ihrer Gewichtsverluste betrug.

Auch bei einigen von mir selbst durchgeführten Kontrolluntersuchungen wurde hinreichend gute Übereinstimmung gefunden. Die Methode war bei diesen Untersuchungen folgende: Zur Austrocknung der Puppen wurde

ein Wägegglas von 100 ccm Inhalt (hohes Format) verwendet, auf dessen Boden sich eine Schicht von feinkörnigem entwässertem CaCl_2 befand. Um in diesem kleinen Exsiccator eine Puppe unterbringen zu können, wurde ein aus Kupferdraht zurechtgebogener kleiner Dreifuß, der oben mit einem Stück Tüll bespannt war, hineingestellt. Der Deckel des Wägegglases war, um einen luftdichten Verschuß herzustellen, mit Vaseline eingefettet worden. Das Untersuchungsobjekt wurde je nach der zu erwartenden Atmungsintensität ein bis vierzehn Tage im Wägegglas belassen, das in einem Thermostaten bei 25°C oder bei Zimmertemperatur aufbewahrt wurde. Nach den Angaben über den Sauerstoffbedarf von Schmetterlingspuppen (z. B. Heller 1926, Romeis und Wüst 1929, Schwan 1940) war für die betreffenden Zeiträume genügend Sauerstoff vorhanden.

Nach dem Herausnehmen der Puppe wurde sofort wasserfreie Luft in das Wägegglas eingeleitet, um die vorhandene CO_2 -haltige zu verdrängen. Für die Erzeugung des Luftstromes, der mit Hilfe eines Glashahnes reguliert werden konnte, verwendete ich ein Gummigebläse. Zum Trocknen der Luft diente entwässertes CaCl_2 (Trockenturm und anschließende Trockenröhre); das Ableitungsrohr der Trockenvorrichtung enthielt als Filter gegen mitgerissenen CaCl_2 -Staub einen lockeren Wattepfropf. Zum Einleiten der Luft in das Wägegglas war an die Trockenvorrichtung mit Hilfe eines Schlauches ein Glasrohr angeschlossen worden, das so an einem Stativ befestigt wurde, daß es nach dem Einführen in das Wägegglas knapp über der CaCl_2 -Schicht mündete. Diese war an der betreffenden Stelle mit einem Stück Filterpapier abgedeckt, um ein Wegblasen von CaCl_2 -Staub zu vermeiden. Das Lufteinleiten wurde in folgender Weise vorgenommen: Schon vor dem Öffnen des Wägegglases war bei geschlossenem Hahn der als Reservoir dienende zweite Ball des Gebläses aufgepumpt worden. Nachdem durch Öffnen des Hahnes ein mäßig starker Luftstrom (Kontrolle durch Hinhalten der Hand) erzeugt worden war, wurde das Wägegglas geöffnet, die Puppe rasch herausgenommen und der Deckel so aufgelegt, daß ein Spalt offenblieb, durch den das Einleitungsrohr durch entsprechendes Hinstellen des Stativs eingeführt werden konnte. Durch weitere Betätigung des Gebläses wurde der Luftstrom nun etwa zwei Minuten lang aufrecht erhalten, dann durch Heben des Stativs das Einleitungsrohr wieder herausgezogen und das Wägegglas verschlossen. Aus den Wägungen der Puppe vor und nach dem Aufenthalt im als Exsiccator eingerichteten Wägegglas (im folgenden kurz als Exsiccator bezeichnet) wurde ihre Gewichtsabnahme bestimmt. Ferner wurde die Gewichtszunahme des leeren Exsiccators, also die Wasseraufnahme des CaCl_2 ermittelt und mit der Gewichtsabnahme der Puppe verglichen. Da sich zeigte, daß das Wägegglas mit der Puppe nicht ganz gewichtskonstant blieb, wurde nicht nur bei Beginn, sondern auch vor Beendigung eines jeden Versuches das Gewicht des die Puppe enthaltenden Exsiccators ermittelt und die dabei gefundene Differenz als Korrektur bei der Gewichtszunahme des Exsiccators berücksichtigt. Weil sich auch Fehler durch die Aufnahme von Luftfeuchtigkeit beim Öffnen des Exsiccators ergeben mußten, wurden die dadurch bedingten Gewichtszunahmen in Blindversuchen festgestellt. Der Arbeitsgang war dabei derselbe,

wie vorhin beschrieben, nur fand statt der Puppe ein Stück Glasstab Verwendung. Die Dauer zwischen erster und zweiter Wägung betrug etwa zwei Stunden, sie muß also zur völligen Absorption des eingedrungenen Wasserdampfes genügt haben. Es wurden folgende Werte ermittelt:

Versuchsserie 1		Versuchsserie 2	
Gewicht d. Exsiccators	Gewichtszunahme	Gewicht d. Exsiccators	Gewichtszunahme
53,3861 g		54,7225 g	
53,3874 g	1,3 mg	54,7234 g	0,9 mg
53,3885 g	1,1 mg	54,7248 g	1,4 mg
53,3900 g	1,5 mg	54,7263 g	1,5 mg
53,3909 g	0,9 mg	54,7276 g	1,3 mg
53,3912 g	1,1 mg		
		Summe aller Gewichtszunahmen	11,0 mg
		Anzahl der Bestimmungen	9

Aus den obigen Bestimmungen ergibt sich somit für die Wasseraufnahme aus der Luft bei jedem Kontrollversuch ein Durchschnittswert von rund 1,2 mg. Da die extremsten Abweichungen von diesem nur $\pm 0,3$ mg betragen, können sie vernachlässigt werden. Der Betrag von 1,2 mg ist also in jedem Kontrollversuch über die Wasserabgabe einer Puppe von der Gewichtszunahme des Exsiccators abzuziehen.

Folgende Tabelle gibt eine Übersicht über die Ergebnisse der Kontrolluntersuchungen:

Untersuchungsobjekt	Aufenthalt im Exsiccator in Stunden	Gewichtsabnahme der Puppe in mg	Gewichtszunahme des Exsiccators mit Korrektur	Daraus berechnete Wasserabgabe der Puppe in % ihrer Gewichtszunahme
<i>Papilio podalirius</i> L. (Diapause)	161 $\frac{3}{4}$	18,2	15,9	87%
<i>Papilio podalirius</i> L. (Postdiapause)	314 $\frac{1}{2}$	200,8	196,7	98%
<i>Thais polyxena</i> Schiff. (Diapause)	333 $\frac{3}{4}$	3,5	3,5	100%
<i>Sphinx ligustri</i> L. (Diapause)	120	125,8	119,0	94%
<i>Dasychira pudibunda</i> L. (Vor Stoffwechselminimum)	22	11,9	10,6	89%
<i>Saturnia spini</i> Schiff. (Diapause)	214 $\frac{1}{4}$ 145 $\frac{1}{2}$	53,3 39,9	50,3 38,0	94% 95%

Wie aus der Tabelle zu ersehen ist, besteht hinlänglich gute Übereinstimmung zwischen den Gewichtsabnahmen und den tatsächlich abgegebenen Wassermengen der untersuchten Puppen.

Für die eigentlichen Transpirationsbestimmungen wurden als Hygrostaten mit Glasplatten bedeckte Glasschalen von 15—20 cm Durchmesser verwendet, in die entsprechend kleinere Schalen (Petrischalenunterteile)

hingestellt wurden. Letztere dienten zur Aufnahme des wasserabsorbierenden Mittels. Über die Oberfläche eines solchen Einsatzes wurde ein Stück Tüll gespannt, auf das die Puppen mit Abständen gelegt wurden. Sie befanden sich so etwa 10 mm von der Oberfläche des Absorptionsmittels entfernt, weshalb sie nach einem vorübergehenden Öffnen des Hygrostaten bald wieder in der gewünschten niederen Luftfeuchtigkeit waren. Sehr bewegliche Puppen (z. B. von Sesien) wurden in perforierte Hülsen aus Filterpapier gesteckt. Als wasseranziehende Substanz verwendete ich feuchtes Natriumhydroxyd, das sich wie konzentrierte Natronlauge verhält und eine konstante relative Luftfeuchtigkeit von etwa 31% (nach Angabe bei Friedrichs I, p. 94) ergibt. Ich habe diese Substanz anderen wasserabsorbierenden Mitteln vorgezogen, weil sie auch das bei der Atmung gebildete CO₂ bindet, das bei Anreicherung eventuell eine Transpirationserhöhung durch Offenhalten der Stigmen (siehe Mellanby 1934) bewirken könnte.

Als Untersuchungstemperatur wählte ich 25° C. Am Zoologischen Institut der Universität Wien stand mir ein Thermostat zur Verfügung, der diese Temperatur auf etwa $\pm 1^{\circ}$ genau einzuhalten gestattete. Bei der Fortsetzung der Untersuchungen am Institut für Forstentomologie und Forstschutz der Hochschule für Bodenkultur in Wien konnte ich fallweise auch einen Klimaschrank benutzen, der bei höherer Genauigkeit ($\pm 0,1^{\circ}$) die Einhaltung der gewünschten 25° auch bei Raumtemperaturen ermöglichte, die über diesem Wert lagen. Die Wägungen erfolgten am erstgenannten Institut auf einer Torsionswaage, schwerere Puppen mußten auf einer Goldwaage gewogen werden ($\pm 0,5$ mg Genauigkeit). An der Hochschule für Bodenkultur benutzte ich stets eine normale Analysenwaage. Eine solche wurde auch für die Kontrolluntersuchungen verwendet.

Da schon bekannt war, daß die Wasserabgabe der Schmetterlingspuppen sehr von ihrem Entwicklungszustand abhängig ist, mußten zum Vergleich verschiedener Puppen analoge Abschnitte des Puppenstadiums herangezogen werden. Es erwies sich dabei als zweckmäßig, in folgender Weise vorzugehen: Bei sogenannten Latenzpuppen, deren Wasserabgabe nach der Verpuppung absinkt, sich dann lange Zeit auf einem gleichbleibenden Niveau hält und erst gegen Ende des Puppenstadiums wieder ansteigt, wurde die Transpiration in dem lange dauernden Minimum (Diapause) zum Vergleich verschiedener Puppen verwendet. Außerdem wurde bei diesem Puppentyp auch noch in mehreren Fällen die Wasserabgabe während des Transpirationsanstieges (Postdiapause) selbst berücksichtigt, indem die Höchstwerte vor dem Schlüpfen zum Vergleich mit herangezogen wurden. Bei Puppen mit rascher Entwicklung (Subitanpuppen) wurde für den Vergleich ein Durchschnittswert für den ganzen, mit dem Schlüpfen endenden Abschnitt nach dem Minimum der Transpiration bestimmt. Die Festlegung des Beginnes dieser Periode konnte dabei allerdings nicht immer auf einen Tag genau erfolgen; ferner fand auch die letzte Wägung meist nicht unmittelbar vor dem Schlüpfen statt, doch sind die dadurch bedingten Fehler im Hinblick auf die sonstigen noch zu besprechenden Fehlermöglichkeiten und den Zweck der Untersuchungen ohne Bedeutung.

Außer den Durchschnittswerten wurden auch die Minima und Maxima der Wasserabgabe mit zum Vergleich herangezogen. Der Abfall der Transpiration am Anfang des Puppenstadiums wurde nicht berücksichtigt, da mit den Wägungen frühestens am zweiten Tag nach der Verpuppung begonnen wurde, weil die Cuticula vorher noch zu weich war, und die Puppen daher beim Anfassen leicht verletzt worden wären.

Um der unterschiedlichen Größe der Puppen Rechnung zu tragen, wurde die Transpiration, die stets für eine Stunde angegeben wurde, in Prozenten des Puppengewichtes ausgedrückt. Als Bezugsgewicht diente dabei das bei der ersten Wägung gefundene. Bei dieser waren die Puppen allerdings nicht von gleichem Alter, doch können sie unter den Bedingungen, denen sie bis dahin ausgesetzt gewesen waren, nicht viel an Gewicht verloren haben. Puppen mit rascher Entwicklung wurden ohnehin bald in Arbeit genommen, und solche mit einer Diapause nehmen in dieser, wie sich allgemein feststellen ließ, besonders bei niedriger Temperatur und hoher Luftfeuchtigkeit nur sehr langsam an Gewicht ab.

Im übrigen muß darauf hingewiesen werden, daß ein exakter Vergleich nicht nur wegen der Untersuchungsmängel, sondern auch aus anderen Gründen nicht gut durchführbar war. Schon die Bezugnahme der Transpiration auf das Puppengewicht erscheint nicht unbedenklich, da bei kleineren Puppen ein relativ größerer Anteil auf die Puppencuticula entfällt als bei größeren und bei weiblichen Puppen solcher Arten, die mit fertig ausgebildeten Eiern schlüpfen, das Gewicht der letzteren bei der angegebenen Berechnungsart niedrigere Transpirationswerte als bei den Männchen zustandekommen läßt. Ferner ist die Transpiration teilweise ein Oberflächenphänomen, weshalb man besonders ihre cuticuläre Komponente besser auf die Oberfläche als auf das Gewicht beziehen sollte. Eine weitere Unsicherheit ist dadurch gegeben, daß auch Individuen der gleichen Art in einer Diapause sich in ihrer Transpiration unterscheiden können, weil sie einen verschieden hohen Stoffwechsel haben. So fand Heller (1925, 1926) an Wolfsmilchschwärmerpuppen, daß die Stoffwechselintensität in der Diapause durch die Höhe der Temperatur, der die Puppen im Anfang ausgesetzt wurden, bestimmt wird und daß ein Austritt von Hämolymphe in einem frühen Puppenstadium für die weitere Puppendauer eine bedeutende Stoffwechselsteigerung zur Folge haben kann. Eine solche zeigten aber auch kleine Puppen, die aus Raupen hervorgegangen waren, welche sich wegen ungünstiger Bedingungen vorzeitig verpuppt hatten.

Berücksichtigt man die in Material und Methode gelegenen Fehlermöglichkeiten, so wird es verständlich erscheinen, daß für einen Vergleich der Puppentranspiration die Feststellung verschiedener Größenordnungen genügen mußte. Tatsächlich eignete sich eine solche durchaus zur Ableitung gesetzmäßiger Beziehungen.

Da möglichst viele Arten untersucht werden sollten, mußte darauf verzichtet werden, mit großen Individuenzahlen einer Art zu arbeiten. Die Tatsache, daß sich aus den erhaltenen Werten gesetzmäßige Beziehungen ableiten ließen, läßt aber die Annahme gerechtfertigt erscheinen, daß jene offenbar für die betreffenden Arten charakteristisch waren; auch ergab

sich, wenn mehrere Individuen einer Art untersucht wurden, gute Übereinstimmung der Werte.

In der nun folgenden Besprechung der Ergebnisse sollen die untersuchten Puppen aus Gründen der Zweckmäßigkeit nach ihrer Entwicklungsdauer angeordnet werden. Was die Nomenklatur betrifft, so halte ich mich der besseren Verständlichkeit wegen an Berge-Rebel (1910), bei den Kleinschmetterlingen an Hering (1932).

Transpiration von Puppen, deren Entwicklungsdauer bei 25° weniger als 25 Tage beträgt.

Die in diesem Kapitel zu besprechenden Puppen stellen den Typ der sogenannten Subitanentwicklung dar (Heller 1926, Süffert 1927). Bei dieser weist der Sauerstoffverbrauch nur kurze Zeit einen Tiefstand auf und dieser ist, soweit Untersuchungen vorliegen (z. B. Heller 1926, Schwan 1940) nicht so niedrig wie bei den Latenzpuppen.

Die Anordnung der Arten in der nun folgenden Aufstellung erfolgt, wie bereits erwähnt, nach ihrer Entwicklungsdauer bei der Untersuchungstemperatur von 25° C. Da diese auch innerhalb einer Art Unterschiede aufwies (eventuell zwischen Weibchen und Männchen) und vielfach überhaupt nicht auf einen Tag genau angegeben werden konnte, kann die gewählte Reihenfolge natürlich nur ungefähr dem genannten Anordnungsprinzip gerecht werden. In die Betrachtung wurden auch solche Exemplare mit einbezogen, von denen nicht alle Werte ermittelt worden waren. Die Zahlen für die Transpiration sind, wie schon erwähnt, die auf eine Stunde umgerechneten Gewichtsabnahmen, ausgedrückt in Prozenten des bei der ersten Wägung gefundenen Puppengewichtes.

Ordnungs-Nr.	Art	Exemplar	Gewicht bei der 1. Wägung	Minimum der Transpiration	Maximum der Transpiration	Durchschnittl. Transpiration n. d. Minimum	Geschlecht	Entwicklungsdauer in Tagen
1)	<i>Hypogymna morio</i> L.	a)	0,2317	0,14	0,14	0,14	♂	5
		b)	0,2515	0,11	0,11	0,11		
		c)	0,2093	0,15				
		d)	0,2660	0,10				
		e)	0,2336	0,12				
		f)	0,2637		0,18			
		g)	0,1109	0,12	0,25	0,22		
		h)	0,1123		0,29			
2)	<i>Scoria lineata</i> Sc.	a)	0,2001	0,07	0,35	0,17		8
3)	<i>Larentia dotata</i> L.	a)	0,1125	0,08	0,13	0,10	♂	8—9
		b)	0,1163	0,07	0,16	0,10		

Ordnungs-Nr.	Art	Exemplar	Gewicht bei der 1. Wägung	Minimum der Transpiration	Maximum der Transpiration	Durchschnittl. Transpiration n. d. Minimum	Geschlecht	Entwicklungs- dauer in Tagen
4)	<i>Tortrix nubilana</i> Hbn.	a)	0,0136	0,06	0,23	0,12	♂♂	9
		b)	0,0300	0,07	0,11	0,10		7
		c)	0,0115	0,08				9
		d)	0,0164	0,05	0,09	0,07		11
5)	<i>Carcharodus alceae</i> Esp.	a)	0,2157	0,07	0,15	0,10		9
6)	<i>Hyponomeuta evonymellus</i> L.	a)	0,0282	0,06	0,16	0,11		9
7)	<i>Nemoria pulmentaria</i> Guen.	a)	0,0382	0,06	0,13	0,11		etwa 10
		b)	0,0315	0,06	0,17	0,12		etwa 10
		c)	0,0315	0,08	0,16	0,11		etwa 10
8)	<i>Vanessa io</i> L.	a)	0,5327	0,07				etwa 10
9)	<i>Dasychira fascelina</i> L.	a)	0,8657	0,07	0,12	0,11		etwa 10
		b)	0,7833	0,08	0,17	0,14		etwa 10
10)	<i>Epinephele jurtina</i> L.	a)	0,3091	0,05	0,10	0,08	♀	10—11
11)	<i>Arctia villica</i> L.	a)	1,0435	0,06	0,11	0,09		10—11
12)	<i>Syntomis phegea</i> L.	a)	0,1782	0,09	0,12	0,11	♀	10—11
13)	<i>Zygaena ephialtes</i> L.	a)	0,1516	0,06	0,13	0,09	♂♂	11
		b)	0,2528	0,03	0,08	0,06		10
14)	<i>Zygaena angelicae</i> O.	a)	0,1999	0,07	0,12	0,11		10—11
15)	<i>Thecla acaciae</i> F.	a)	0,0497	0,06	0,17	0,13		11
16)	<i>Hyphantria cunea</i> Drury	a)	0,1142	0,05	0,16	0,10	♂♂	12
		b)	0,1077	0,07	0,16	0,13		12
		c)	0,1455	0,05	0,15	0,11		10
		d)	0,0943	0,07	0,14	0,12		11
		e)	0,1191	0,05	0,16	0,09		10
		f)	0,0969	0,05	0,14	0,10		12
		g)	0,0658	0,06	0,15	0,12		12
		h)	0,0930	0,06	0,15	0,10		12
		i)	0,0867	0,07	0,15	0,12		11
		j)	0,0862	0,05	0,14	0,11		9
		k)	0,0744	0,07	0,14	0,11		10
17)	<i>Melitaea cinxia</i> L.	a)	0,2063	0,05				12
		b)	0,2000	0,05				13
		c)	0,2053	0,05				
		d)	0,2162	0,05				
		e)	0,2413	0,05				
18)	<i>Leucania l-album</i> L.	a)	0,1703	0,05	0,15	0,10		12

Ordnungs-Nr.	Art	Exemplar	Gewicht bei der 1. Wägung	Minimum der Transpiration	Maximum der Transpiration	Durchschnittl. Transpiration n. d. Minimum	Geschlecht	Entwicklungsdauer in Tagen
19)	<i>Malacosoma neustria</i> L.	a)	0,4333	0,06	0,11	0,09	♂	12—13
		b)	0,4651	0,06	0,14	0,12	♂	12—13
		c)	0,2178	0,09	0,20	0,15	♂	12
		d)	0,2723	0,07	0,18	0,12	♂	12—13
		e)	0,3154	0,06	0,17	0,11	♂	12—13
20)	<i>Acontia lucida</i> Hufn.	a)	0,0960	0,02	0,10	0,04	♀	13
21)	<i>Arctia aulica</i> L.	a)	0,5572	0,07			♂	12—14
		b)	0,6228	0,06			♂	13
22)	<i>Boarmia gemmaria</i> Brahm.	a)	0,1675	0,06			♂	12—13
		b)	0,1523	0,04	0,13	0,09	♂	10
		c)	0,1745	0,04	0,11	0,07	♂	13
		d)	0,1203	0,06	0,11	0,08	♂	13—14
		e)	0,1092	0,03	0,09	0,08	♂	etwa 12
23)	<i>Gnophos stevenaria</i> B.	a)	0,1232	0,05			♂	13—14
		b)	0,1121	0,05			♂	13—14
24)	<i>Euproctis chrysoorrhoea</i> L.	a)	0,1342	0,03	0,11	0,07	♂	15
		b)	0,1463	0,03	0,11	0,07	♂	15
25)	<i>Zephyrus quercus</i> L.	a)	0,0957	0,05	0,11	0,08	♀	16
26)	<i>Lymantria dispar</i> L.	a)	0,6394	0,07	0,14	0,10	♂	16
		b)	0,5304	0,12	0,15	0,14	♂	14
		c)	0,6070	0,09	0,35	0,16	♂	16
		d)	0,5563	0,07	0,23	0,10	♂	14—15
		e)	1,7740	0,06	0,10	0,09	♂	12
		f)	1,3509	0,10	0,14	0,11	♂	12
		g)	1,8137	0,07	0,11	0,10	♂	12
		h)	1,2138	0,07	0,15	0,12	♂	12
27)	<i>Agrotis c-nigrum</i> L.	a)	0,3392	0,03	0,06	0,04		14
		b)	0,3483	0,03	0,05	0,04		17
28)	<i>Cossus cossus</i> L.	a)	1,8355	0,04	0,07	0,06	♂	15—17
29)	<i>Amphipyra tragopoginis</i> L.	a)	0,3113	0,04	0,12	0,05		16—18
30)	<i>Sesia palustris</i> Kautz	a)	0,1679	0,04	0,09	0,07	♂	etwa 16
		b)	0,1819	0,05	0,09	0,07	♂	etwa 16
		c)	0,2091	0,05			♂	etwa 16
		d)	0,1451	0,05			♂	etwa 16
		e)	0,1355	0,05	0,09	0,07	♂	14—20
		f)	0,0868	0,06	0,13	0,11	♂	14—20
		g)	0,0824	0,06			♂	14—20
31)	<i>Scotosia rhamnata</i> Schiff.	a)	0,1430	0,02	0,11	0,08		17

Ordnungs-Nr.	Art	Exemplar	Gewicht bei der 1. Wägung	Minimum der Transpiration	Maximum der Transpiration	Durchschnittl. Transpiration n. d. Minimum	Geschlecht	Entwicklungs- dauer in Tagen
32)	<i>Caradrina taraxaci</i> Hbn.	a)	0,1702	0,04	0,07	0,06	♂+♀	17
		b)	0,1429	0,04	0,09	0,06		17
		c)	0,1608	0,03	0,08	0,05		17—18
33)	<i>Ennomos autumnaria</i> Wernb.	a)	0,5660	0,04	0,09	0,08	♀	etwa 17
34)	<i>Deilephila euphorbiae</i> L.	a)	2,7475	0,02	0,08	0,06		17—20
		b)	2,1100	0,02	0,07	0,05		
		c)	1,9773	0,03				
35)	<i>Gastropacha quercifolia</i> L.	a)	4,0925	0,03				15—20
		b)	5,0357	0,05				
		c)	5,6530	0,04				
		d)	5,0902	0,14				
36)	<i>Rhizogramma detersa</i> Esp.	a)	0,6431	0,05	0,09	0,07	♂+♀	17—20
		b)	0,6146	0,06	0,09	0,08		17—20
37)	<i>Caradrina superstes</i> F.	a)	0,1542	0,03	0,07	0,05		21
38)	<i>Agrotis comes</i> Hbn.	a)	0,4040	0,03				etwa 20
39)	<i>Satyryus alcyone</i> Schiff.	a)	0,7150	0,03	0,07	0,05	♂+♀	23
		b)	0,6385	0,03	0,07	0,05		22
		c)	0,6284	0,03	0,07	0,05		22

Vergleichen wir in der vorliegenden Tabelle die Transpirationswerte mit den Entwicklungszeiten, so sehen wir eine deutliche Tendenz, mit zunehmender Entwicklungsdauer niedrigere Werte zu liefern. Die graphischen Darstellungen auf den folgenden Seiten mögen dies noch deutlicher veranschaulichen.

Wir sehen, daß die Abhängigkeit der Transpirationsstärke von der Entwicklungsdauer für alle drei zum Vergleich herangezogenen Werte zutrifft. Innerhalb einer Art herrscht meist gute Übereinstimmung, nur die Maxima zeigen oft große Unterschiede, so daß sie für einen Vergleich weniger geeignet erscheinen. Es mag dies darauf zurückzuführen sein, daß die schon entwickelten Schmetterlinge innerhalb der schon sehr dünnen und vielleicht stellenweise nicht mehr dichten Puppencuticula Meconium absondern, das dann verdunstet.

Die auffällige Abhängigkeit der Transpiration von der Entwicklungsdauer wird verständlich, wenn man annimmt, daß bei den untersuchten Puppen die cuticuläre Transpiration nur eine untergeordnete Rolle spielt. Die Gesamttranspiration ist dann im wesentlichen ein Ausdruck des Stoffwechsels, der bei sich rascher entwickelnden Puppen intensiver ist als bei solchen mit längerer Entwicklungsdauer.

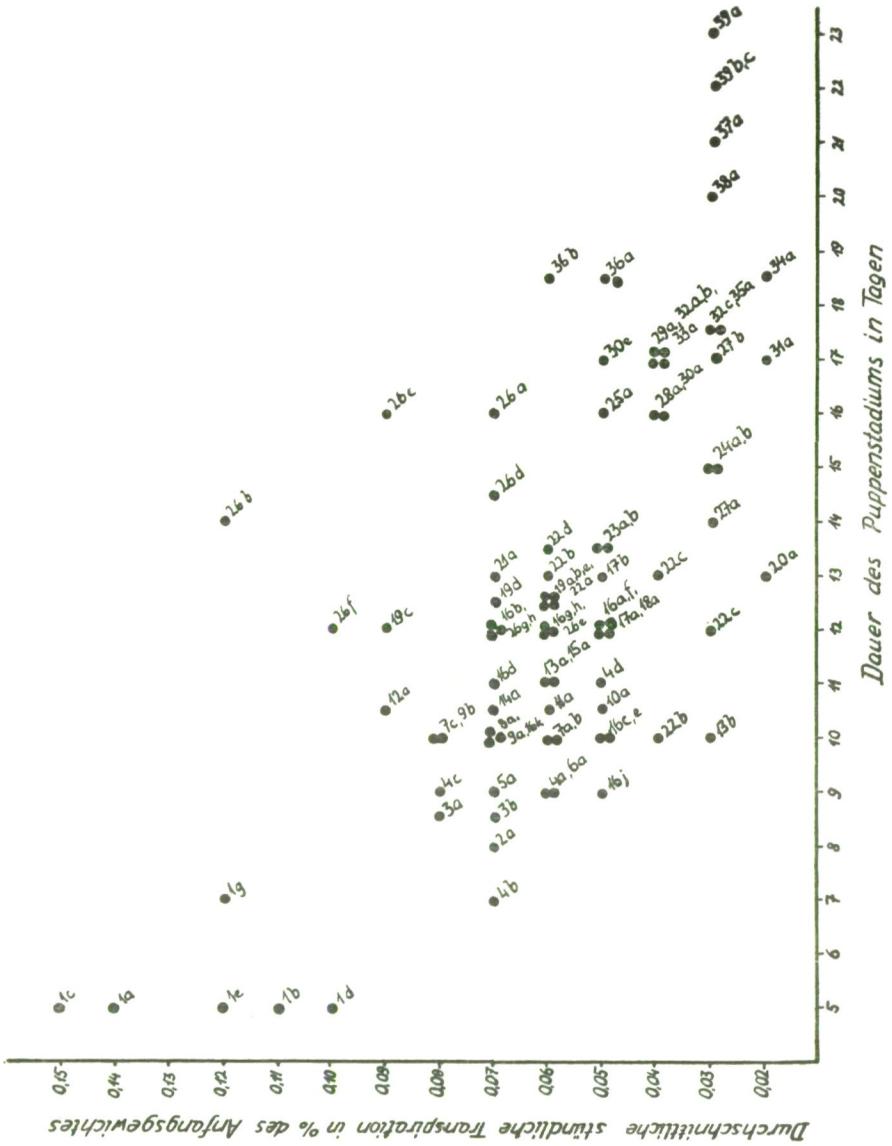


Abb. 1: Abhängigkeit der Höhe des Transpirationsminimums von der Dauer des Puppenstadiums.

Unabhängig von der Ökologie der Puppen und deren Größe ergaben sich also bei der angewandten Berechnungsweise für Arten mit gleicher Entwicklungszeit im allgemeinen ähnliche Werte. Wenn einzelne Exemplare einer Art während ihrer ganzen Entwicklung höhere Gewichtsabnahmen zeigten, so mag dies vielleicht darauf zurück-

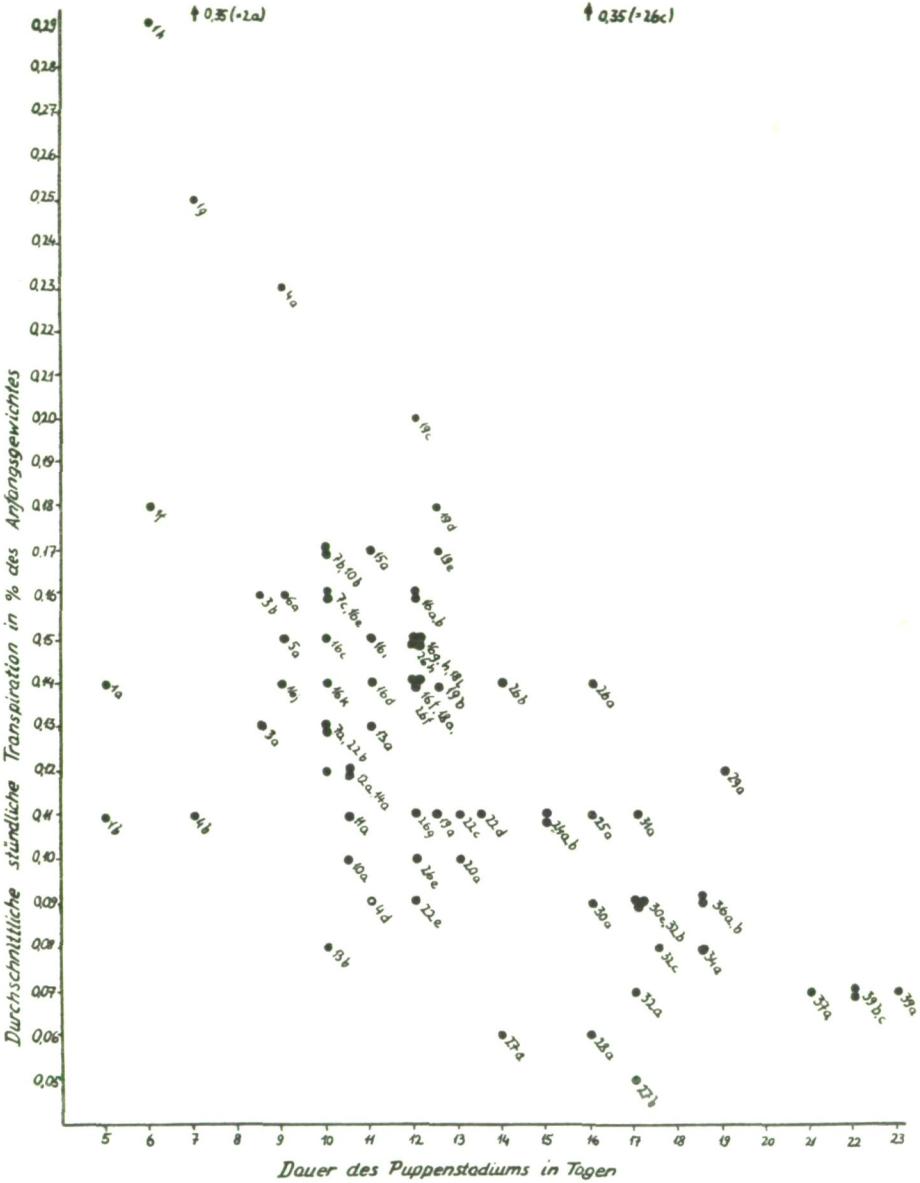


Abb. 2: Abhängigkeit der Höhe des Transpirationsmaximums von der Dauer des Puppenstadiums.

zuführen sein, daß bei diesen die cuticuläre Komponente der Transpiration erhöht war, wofür unmerkliche Verletzungen der Epicuticula verantwortlich sein können. Für alle in der Tabelle angeführten Puppen kann gesagt werden, daß ihre Wasserabgabe unter den angewandten stark austrock-

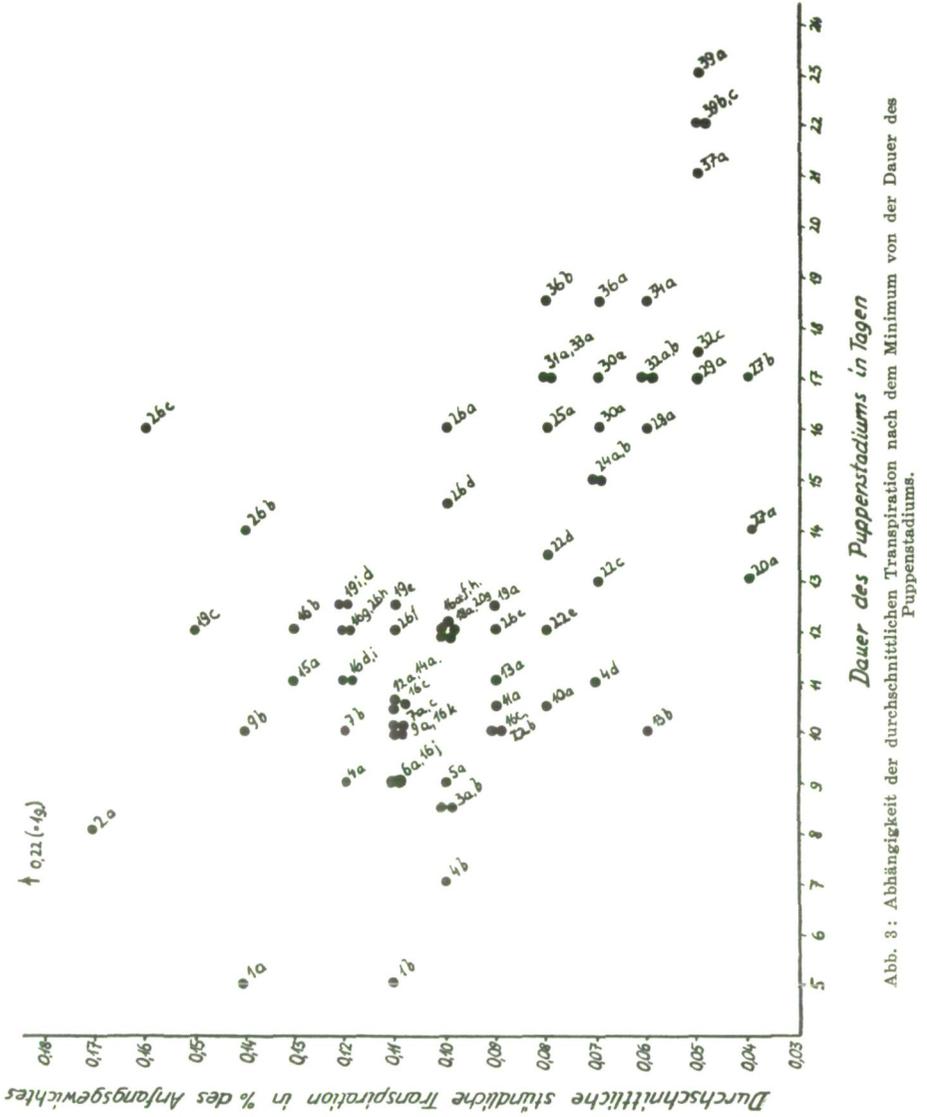


Abb. 3: Abhängigkeit der durchschnittlichen Transpiration nach dem Minimum von der Dauer des Puppenstadiums.

nenden Bedingungen verhältnismäßig gering war, daß sie also einen guten Schutz gegen Austrocknung besaßen. Dies war überraschenderweise auch bei solchen Puppen der Fall, die eine derartige Trockenresistenz gar nicht nötig hätten, beispielsweise bei den Puppen der Sesie *Chamaesphacia palustris* Kautz (Nr. 30), die sich in vorjährigen Stengeln der Sumpfwolfsmilch (*Euphorbia palustris*) in einem Gang befinden, der nach unten in die Wurzel reicht, in der die Raupe lebte. Die

Luft wird wenigstens im unteren Teil des Ganges mit Feuchtigkeit gesättigt sein, und die sehr bewegliche Puppe, die im Gang auf- und abwärts kriechen kann, hätte die Möglichkeit, jeweils eine Zone optimaler Feuchtigkeit aufzusuchen. Trotzdem ergaben sich auch für diese Art keine höheren Wasserverluste und die Puppen lieferten über dem feuchten Natriumhydroxyd sogar normal entwickelte Imagines. Auch sonst sind keine Puppen mit Subitanentwicklung in den Untersuchungen durch Austrocknung zugrundegegangen, aus den meisten resultierten normal entwickelte Falter und die Verkrüppelung anderer Exemplare dürfte vielfach nur auf den Umstand zurückzuführen sein, daß sie zur Entfaltung ihrer Flügel nicht genug Platz hatten, bzw. keine dazu geeignete Lage einnehmen konnten.

Eine Art, die allerdings erst in zwei Exemplaren untersucht werden konnte, ergab aber doch abweichend hohe Transpirationswerte, weshalb sie in der Tabelle und graphischen Darstellung nicht berücksichtigt wurde und nun gesondert besprochen werden soll. Es handelt sich um den Totenkopfschwärmer, *Acherontia atropos* L., von dem auch in der Literatur angegeben wird (Berge-Rebel 1910, A. p. 37), daß die Puppen, die sich normalerweise 15—20 cm tief im Erdboden befinden sollen, leicht vertrocknen.

Die erste Puppe, die ich untersuchte, war aus einer Raupe erhalten worden. Da sie sorgfältig aus ihrer Erdhöhle entnommen worden war und später auch einen normal entwickelten Falter ergab, dürfte ihr Transpirationsverhalten ein für diese Art typisches gewesen sein. Das zweite Exemplar stammte aus dem Freiland. Folgende Tabelle gibt eine Übersicht über die Gewichtsabnahmen und die daraus berechneten Transpirationswerte für die erste Puppe:

Tag	Stunde	Gewicht in g	Gewichtsabn. in mg	Intervall in Stunden	Stündliche Transpiration in % des An- fangsgewichtes
5. VIII.	9,45	7,8225			
6.	16,00	7,5535	269,0	30 ¹ / ₄	0,11
7.	14,30	7,3404	213,1	22 ¹ / ₂	0,12
8.	9,15	7,1481	192,3	18 ³ / ₄	0,13
10.	14,15	6,5573	590,8	53 ¹ / ₄	0,14

Da auch die Entwicklungsdauer der Puppe ermittelt werden sollte, wurde sie, um sie nicht durch weitere Austrocknung zu schädigen, weiterhin bei 25° C, aber hoher Luftfeuchtigkeit gehalten. Sie schlüpfte am 21. VIII. und hatte somit eine Entwicklungsdauer, die zwischen 16 und 18 Tagen betrug (der Zeitpunkt der Verpuppung, die in der Erde erfolgt war, konnte nicht genau ermittelt werden). Die Wägungen fanden also während des ersten Drittels des Puppenstadiums statt, in dem andere Puppen gleicher Entwicklungsdauer nur etwa $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{2}$ der hier gefundenen Werte ergaben.

Die zweite Puppe, die sich, wie später durch Öffnen festgestellt wurde, schon gegen Ende ihrer Entwicklung befand, ergab höhere Werte:

Tag	Stunde	Gewicht in g	Gewichtsabn. in mg	Intervall in Stunden	Stündliche Transpiration in % des An- fangsgewichtes
28. VIII.	10,45	10,2295			
30.	14,00	8,8310	1398,5	51 $\frac{1}{4}$	0,30
31.	15,00	8,1355	695,5	25	0,31

Da anzunehmen war, daß die hohe Gesamttranspiration dieser Art auf eine abnormal starke cuticuläre Transpiration zurückzuführen ist, wurde die spiraculäre Transpiration durch Verschließen der Stigmen mit einer Mischung von Paraffin und Vaseline ausgeschaltet. Der nun aus einem Zeitraum von 21 $\frac{3}{4}$ Stunden errechnete Wert betrug 0,23%. Die Differenz auf die Werte der Gesamttranspiration ist 0,07—0,08%. Diese Differenz entspricht der spiraculären Transpiration; sie paßt gut zu den Werten, die bei anderen Puppen mit gleicher Entwicklungsdauer für die Gesamttranspiration im gleichen Abschnitt des Puppenstadiums gefunden wurden.

Da die Puppe nach der ersten Bestimmung ihrer cuticulären Transpiration noch lebte, wurde nach Verstärkung des Stigmenverschlusses durch neuerliches Auftragen von Vaseline-Paraffin zur Kontrolle noch eine Bestimmung durchgeführt. Der aus 22 $\frac{1}{2}$ Stunden berechnete Wert betrug diesmal 0,20%, stimmt also gut mit dem zuerst ermittelten überein. Der leichte Abfall könnte durch Verkleinerung der verdunstenden Oberfläche infolge des Ineinanderschiebens der Segmente beim Austrocknen der Puppe bedingt sein.

An dieser Stelle soll noch ein weiterer Fall von starker Wasserabgabe, der aber eigentlich nicht mehr das Puppenstadium betrifft, besprochen werden. Er wurde bei *Biston hirtaria* Cl. gefunden. Während die Puppen dieses Spanners in der Sommerdiapause sehr niedere Werte lieferten (siehe später), zeigten sich bei zwei im Oktober untersuchten Exemplaren starke Gewichtsabnahmen. Beim ersten waren die daraus in der üblichen Weise berechneten Werte 0,11—0,12%. Wie durch Öffnen festgestellt wurde, enthielt diese Puppe bereits einen, wenigstens äußerlich, fertig ausgebildeten, lebenden Falter. Das zweite Exemplar war bei Beginn der Untersuchungen anscheinend noch nicht fertig entwickelt. Die Transpiration betrug bei diesem vom 29. X. bis zum 5. XI. 0,06% und stieg dann zunächst allmählich und schließlich rascher an; am 15. XI. wurde ein Maximum von 0,11% erreicht, nachher ergaben sich Schwankungen mit Spitzenwerten bis über 0,2%.

Am 28. XI. wurde durch Öffnen der Puppe festgestellt, daß der Schmetterling bereits abgestorben und weitgehend ausgetrocknet war. Ver-

mutlich entsprach die Periode der stärkeren Schwankungen bereits der Wasserabgabe des abgestorbenen Tieres.

Biston hirtaria Cl. gehört wie andere zeitig im Frühjahr schlüpfende Lepidopteren zu den Arten, die sich schon im Herbst entwickeln, aber als äußerlich ausgebildete Falter in der Puppenhülle überwintern. Dieses Stadium ist bei *Biston hirtaria* Cl. offenbar gegen Austrocknung sehr empfindlich (wenigstens bei der für eine überwinternde Puppe abnormalen Temperatur von 25° C). Es scheint dies auch bei anderen im Vorfrühling schlüpfenden Schmetterlingen der Fall zu sein, wofür Zuchterfahrungen sprechen sowie eine Angabe von Zwölfer (1931) über die auffallend große Empfindlichkeit gegen Austrocknung bei den überwinternden Puppen von *Panolis flammae* Schiff., die ebenfalls einen äußerlich fertig ausgebildeten Falter enthalten. Der genannte Autor fand bei diesen Puppen unter den schwach austrocknenden Bedingungen von 4° C und 93% rel. Luftfeuchtigkeit nach vier bis fünf Wochen bereits eine Mortalität von 82%, und bei 78% rel. Luftfeuchtigkeit sogar eine solche von 98%.

Ein abweichendes Transpirationsverhalten scheinen auch die weiblichen Puppen von *Hypogymna morio* L. zu besitzen, da bei diesen für den größten Teil des Puppenstadiums (der Anfang wurde nicht untersucht) eine gleichbleibende Transpiration gefunden wurde. Vielleicht allerdings erfolgte die erste Wägung bei diesen sich sehr rasch entwickelnden Puppen schon nach dem Minimum. Ansonsten waren Unterschiede im Transpirationsverlauf zwischen männlichen und weiblichen Puppen nicht festzustellen, wenn man davon absieht, daß bei manchen Arten die Männchen höhere Maxima erreichten.

Transpiration von Puppen, deren Entwicklungsdauer bei 25° C mehr als 30 Tage beträgt, ohne daß eine Diapause eingeschaltet ist.

Dieser Puppentyp scheint nicht häufig zu sein. Unter den von mir untersuchten Arten gehörten ihm mit Sicherheit nur zwei an, bei einigen anderen ist es zweifelhaft, ob nicht doch vielleicht eine kurze Diapause in die Entwicklung eingeschaltet war. Im folgenden sollen die hier in Betracht kommenden Arten besprochen werden:

Crocallis elinguaris L.

Für die zwei untersuchten Puppen wurden folgende Werte erhalten:

Geschlecht	Gewicht bei der 1. Wägung	Minimum der Transpiration	Maximum der Transpiration	Durchschnittl. Transpiration n. d. Minimum	Entwicklungsdauer in Tagen
♂+♀	0,4319	0,03	0,07	0,04	43
♂+♀	0,3547	0,02	0,08	0,04	etwa 60

Die Transpirationswerte schließen sich also an die im vorigen Abschnitt für Puppen mit langsamer Subitanentwicklung mitgeteilten an.

Dasychira pudibunda L.

Die Puppen dieser Art überwintern normalerweise, sie haben aber offenbar keine echte Diapause, da sie warm gehalten einige Wochen nach der im Herbst erfolgten Verpuppung schlüpfen. Folgende Werte wurden für solche im Herbst zur Entwicklung gebrachte Puppen erhalten:

Nr.	Geschlecht	Gewicht bei der 1. Wägung	Minimum der Transpiration	Maximum der Transpiration	Durchschnittl. Transpiration n. d. Minimum	Entwicklungsdauer in Tagen
1)	♂+♀	0,7685	0,02	0,12	0,07	36—40
2)		1,1025	0,03	0,08	0,05	etwa 50
3)		0,6630	0,03	0,15		
4)		1,0920	0,04			
5)		0,6070	0,03			

Zwei nach der Überwinterung untersuchte Exemplare ergaben folgende Werte:

6)	♂	0,3309	Anstieg von 0,06% auf 0,13%
7)	♀	0,5776	Anstieg von 0,05% auf 0,11%

Bei den Exemplaren 3, 4 und 5 wurden auch Untersuchungen über die Möglichkeit einer Wasseraufnahme durchgeführt, weshalb für diese nicht alle Werte angegeben werden können.

Auch die Puppen von *Dasychira pudibunda* L. ergeben also wie die der vorigen Art Werte, die etwa denen der Puppen mit einer Entwicklungsdauer von 17 bis 23 Tagen entsprechen (die Maxima sind aber verhältnismäßig hoch) und nicht, wie man auf Grund der längeren Entwicklungsdauer annehmen könnte, noch niedrigere Werte. Beide Arten ergaben trotz der hohen Gewichtsverluste während des langen Aufenthaltes über der konzentrierten Natronlauge Falter, die meist auch normal entwickelte Flügel besaßen.

Von den folgenden zwei Arten (*Boarmia selenaria* Schiff. und *Mecyna polygonalis* Hbn.), die in zwei Generationen auftreten, wurden aus Herbstraupen erhaltene Puppen, also solche, die überwintert hätten, untersucht. Sie zeigten noch längere Entwicklungszeiten und niedrigere Minima als die beiden vorhergehenden Arten. Dauernd den stark austrocknenden Bedingungen ausgesetzt gingen sie (mit einer Ausnahme) mehr oder weniger weit entwickelt zugrunde. Einige Puppen, die zeitweise feucht gehalten wurden, lieferten aber zum Teil Imagines.

Die Puppen von *B. selenaria* Schiff. und einige Puppen von *M. polygonalis* Hbn. waren nach der Verpuppung, die zwischen 15 und 20° erfolgt

war, etwa 2—3 Wochen bei 12—17° gehalten worden, bevor mit den Untersuchungen begonnen wurde.

Boarmia selenaria Schiff.

Bei den drei untersuchten Puppen betrug die Minima 0,01, 0,02 und 0,02%. Die Entwicklung dauerte, abgesehen von den erwähnten ersten zwei bis drei bei niedrigerer Temperatur zugebrachten Wochen, bei einem Exemplar etwa drei, bei einem anderen etwa zweieinhalb Monate.

Mecyna polygonalis Hbn.

Bei drei Exemplaren lagen die Minima zwischen 0,01 und 0,02%. Bei einem Exemplar einer zweiten Serie, die sich bei höherer Temperatur verpuppt hatte und bald in Arbeit genommen wurde, ergab sich folgende Transpirationskurve für das ganze Puppenstadium (mit Ausnahme der ersten Tage):

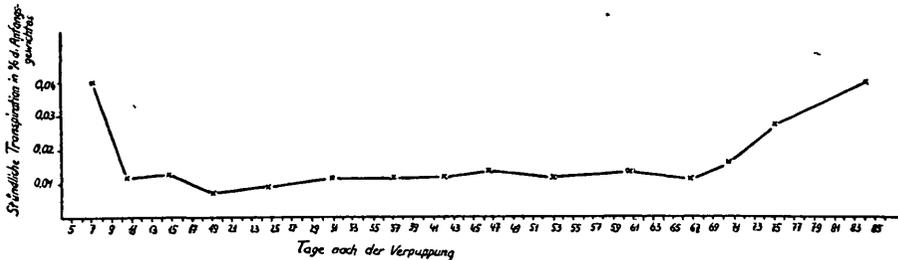


Abb. 4: Transpirationskurve für das Puppenstadium von *Mecyna polygonalis* Hbn.

Bei einer Entwicklungsdauer von etwa 85 Tagen sinkt hier also die Transpiration etwas unter 0,01% ab. Der höchste Wert gegen Ende des Puppenstadiums, der allerdings aus einem Zeitraum von vier Tagen gewonnen wurde und daher niedriger als das aus dem sonst üblichen Intervall von einem Tag berechnete Maximum sein muß, betrug 0,04%.

Die anderen Exemplare dieser Serie (16 Stück) schlüpfen nicht. Bei einer Kontrolle, die etwa vier Monate nach der Verpuppung durchgeführt wurde, zeigte sich, daß sie mehr oder weniger weit entwickelt abgestorben waren. Die Transpirationsminima dieser Puppen lagen zum Teil auch etwas unter 0,01%; über 0,02% wurden sie bei keinem Exemplar gefunden.

Ob bei den Winterpuppen von *B. selenaria* Schiff. und *Mecyna polygonalis* Hbn. eine sehr langsame Entwicklung vorliegt, oder ein Teil des Puppenstadiums bereits als Diapause im Sinne eines Entwicklungsstillstandes aufzufassen ist, kann aus den Gewichtsverlusten allein nicht entschieden werden.

In diesem Zusammenhang ist zu erwähnen, daß Heller (1926) bei *Deilephila euphorbiae*-Puppen außer der Subitan- und Latenzentwicklung auch einen Entwicklungstypus feststellen konnte, der hinsichtlich Ent-

wicklungsdauer und Stoffwechselintensität eine Mittelstellung zwischen den beiden anderen Entwicklungsweisen einnahm und von ihm als „protrahierte Entwicklung“ bezeichnet wurde.

Auch bei den Puppen von *Bupalus piniarius* L., die normalerweise überwintern, aber schon nach kurzer Kälteeinwirkung zur Entwicklung gebracht werden können, sank die Transpiration auf Werte zwischen 0,01 und 0,02% ab. Dieses Minimum wurde bei der Untersuchungstemperatur von 25° C etwa drei bis vier Wochen aufrecht erhalten, dann erfolgte ein Anstieg der Transpiration, ohne daß ein Falter zum Schlüpfen kam.

Vier Puppen, die bis Anfang März Freilandverhältnissen ausgesetzt gewesen waren, und dann den Untersuchungen unterzogen wurden, ergaben von Anfang an Transpirationswerte, die höher als die im Spätherbst ermittelten Minima waren. Die Transpiration stieg ziemlich unregelmäßig an und erreichte bei zwei Exemplaren, die verkrüppelte Falter ergaben, Maxima von 0,07 bis 0,09%. Ein drittes Exemplar starb entwickelt ab, das vierte noch ziemlich unentwickelt.

Auch bei gewissen Arten, die normalerweise erst im Herbst schlüpfen, deren Puppen also übersommern, scheinen ähnliche Verhältnisse vorzuliegen wie bei den überwinternden Puppen von *Boarmia selenaria* Schiff. und *Mecyna polygonalis* Hbn. So wurde bei *Orrhodia ligula* Esp. bei 20—25° C eine Puppendauer von 7—9 Wochen beobachtet und einige Tage nach der Verpuppung eine Transpiration von 0,01 bis 0,02% festgestellt. Vor dem Schlüpfen stieg die Transpiration auf 0,05 bis 0,07% an.

Eine weitere Herbstart, die eine ähnliche Transpiration zeigte, ist *Ptilophora plumigera* Esp. Drei Wochen nach der Verpuppung wurden an drei Exemplaren folgende Werte (als Durchschnitt aus mehreren Tagen errechnet) erhalten: 0,01, 0,02 und 0,03%. Im Vergleich zu Puppen, die sicher eine Diapause haben (siehe nächsten Abschnitt), müssen diese als hoch bezeichnet werden.

Ebenfalls in die Gruppe mit sehr langsamer Entwicklung oder kurzer Diapause gehört offenbar *Psecadia pusiella* Römer, deren Raupe sich im Frühjahr verpuppt und unter Freilandverhältnissen im August den Falter ergibt. Bei 25° C dauerte das Puppenstadium eines untersuchten Exemplares etwa zweieinhalb Monate; die Transpiration sank auf 0,015% ab.

Schließlich sei noch erwähnt, daß bei acht untersuchten Winterpuppen von *Hyphantria cunea* Drury die Transpiration ebenfalls nicht so tief absank, wie bei Diapausepuppen anderer Arten. Die Minima lagen hier zwischen 0,01 und 0,02%.

Transpiration von Latenzpuppen.

Die nun zu besprechenden Puppen sind solche, bei denen das Minimum der Transpiration lange andauert. In diesem Stadium (Diapause) ist, wie verschiedene Untersuchungen zeigten, der Stoffwechsel stark eingeschränkt (z. B. v. Brücke 1908, Heller 1925, Romeis und Wüst 1929, Tauchert 1936).

Für die von mir untersuchten Puppen dieses Entwicklungstypus wird die meist aus längeren Zeitabschnitten (mehrere Tage bis Wochen) ermittelte

durchschnittliche Transpiration im Stadium des geringen, etwa gleichbleibenden Stoffwechsels angegeben (die aus täglichen Bestimmungen erhaltenen Werte wichen aber auch nicht wesentlich von diesen Durchschnitten ab) und so weit Untersuchungen vorliegen, auch der Transpirationsanstieg in der Postdiapause.

a) Transpiration im Stadium des geringen gleichbleibenden Stoffwechsels.

So weit in der Literatur Angaben über Gewichtsabnahmen in einem solchen Stadium vorliegen, lassen sie erkennen, daß diese gering sind (Blasius 1866, Heller 1925, Koidsumi 1934, Ludwig 1946, 1948). Im Hinblick darauf, daß die Diapause je nach der Art in verschiedene Jahreszeiten fallen und von unterschiedlicher Dauer sein kann und auch je nach der Verpuppungsart und dem Verpuppungsort die ruhenden Puppen unterschiedlich starker Austrocknung ausgesetzt sind, wären Unterschiede im Transpirationsverhalten nicht überraschend gewesen. Wie die folgende Aufstellung zeigt, hatten aber alle in einer Diapause befindlichen Puppen sehr geringe Wasserverluste.

Ordnungs-Nr.	Art	Exemplar	Gewicht bei der 1. Wägung	Stündliche Transpiration in % des Anfangsgewichtes
1)	<i>Papilio podalirius</i> L.	a)	1,0692	0,005—0,006
		b)	0,9472	0,005
		c)	0,6290	0,004—0,007
2)	<i>Papilio machaon</i> L.	a)	0,9031	0,002—0,006
3)	<i>Thais polyxena</i> Schiff.	a)	0,2772	0,003
		b)	0,3281	0,005
		c)	0,3117	0,004
		d)	0,3462	0,007
		e)	0,3142	0,003
		f)	0,2882	0,006
		g)	0,3446	0,005
4)	<i>Pieris rapae</i> L.	a)	0,1843	0,009
		b)	0,1469	0,01
5)	<i>Protoparce convolvuli</i> L.	a)	6,2217	0,014
6)	<i>Sphinx ligustri</i> L.	a)	3,6507	0,01 —0,02
		b)	1,8110	0,006—0,008
7)	<i>Deilephila euphorbiae</i> L.	a)	2,7970	0,007—0,009
8)	<i>Hemaris fuciformis</i> L.	a)	0,7587	0,005
9)	<i>Exaereta ulmi</i> Schiff.	a)	0,3300	0,006
		b)	0,3576	0,006

Ordnungs-Nr.	Art	Exemplar	Gewicht bei der 1. Wägung	Stündliche Transpiration in % des An- fangsgewichtes
10)	<i>Dicranura vinula</i> L.	a)	1,9435	0,009
11)	<i>Drymonia chaonia</i> Hbn.	a)	0,3576	0,006
12)	<i>Eriogaster lanestris</i> L.	a)	0,6318	0,005
13)	<i>Saturnia spini</i> Schiff.	a)	1,5820	0,005
		b)	1,9365	0,005
		c)	1,7170	0,004
		d)	1,7200	0,008
14)	<i>Philosamia cynthia</i> Drury	a)	1,7820	0,007
15)	<i>Polyploca ridens</i> F.	a)	0,2211	0,004
16)	<i>Thyatira batis</i> L.	a)	0,1934	0,014
17)	<i>Mamestra brassicae</i> L.	a)	0,2574	0,006
		b)	0,2642	0,006
		c)	0,2537	0,008
		d)	0,5620	0,007
		e)	0,4877	0,006
		f)	0,5166	0,006
18)	<i>Diloba caeruleocephala</i> L.	a)	0,4545	0,004
		b)	0,4846	0,002
19)	<i>Trachea atriplicis</i> L.	a)	0,4929	0,009
20)	<i>Cucullia absinthii</i> L.	a)	0,3009	0,004
		b)	0,3085	0,003—0,006
		c)	0,3537	0,007
21)	<i>Chariclea delphinii</i> L.	a)	0,3298	0,005
		b)	0,3142	0,008
		c)	0,3186	0,006
22)	<i>Operophtera</i> (<i>Cheimatobia</i>) <i>brumata</i> L.	a)	0,0540	0,009
23)	<i>Larentia comitata</i> L.	a)	0,1094	0,006
		b)	0,1106	0,006
		c)	0,1042	0,005—0,006
		d)	0,1139	0,005—0,007
24)	<i>Opistograptis luteolata</i> L.	a)	0,1123	0,018
25)	<i>Hybernia defoliaria</i> Cl.	a)	0,1014	0,015
		b)	0,1109	0,011
26)	<i>Biston hirtaria</i> Cl.	a)	0,3082	0,007—0,008
		b)	0,3508	0,006—0,008
		c)	0,2926	0,007—0,009

Wie die Aufstellung zeigt, sind in allen Fällen die Werte sehr niedrig, meist unter 0,01 und in keinem Fall über 0,02%. Es ist nicht ausgeschlossen, daß manche Arten, die eine etwas höhere Transpiration zeigten (Nr. 5, 16, 24, 25) demselben Entwicklungstyp angehören, wie die Winterpuppen von *Boarmia selenaria* Schiff. und *Mecyna polygonalis* Hbn. Es ist aber natürlich auch möglich, daß in den Fällen wo bloß eine Puppe untersucht wurde, gerade dieses Exemplar zufällig eine höhere Transpiration hatte. Eine solche kann, wie schon erwähnt, durch stärkere Wasserdurchlässigkeit der Cuticula bedingt sein, die wieder ihre Ursache in unmerklichen Beschädigungen der Epicuticula haben kann.

b) Transpiration von Latenzpuppen nach der Diapause.

Von einer Anzahl Latenzpuppen wurde die Transpiration auch während ihres Anstieges nach der Diapause, also in der Postdiapause, untersucht. Nachstehend werden die Höchstwerte vor dem Schlüpfen mitgeteilt und, so weit dies möglich ist, auch die Dauer der Postdiapause. Bei vielen Puppen, die bereits längere Zeit der Winterkälte ausgesetzt gewesen waren, ergaben sich aber vom Anfang der Untersuchungen an Werte, die über dem Diapauseniveau lagen. Es waren dies offenbar Puppen, bei denen die echte Diapause schon im Laufe des Winters zu Ende geht, der weitere Entwicklungsstillstand also nur mehr durch die niedere Temperatur bedingt ist.

Ordnungs-Nr.	Art	Exemplar	Gewicht bei der 1. Wägung	Anstieg der Transpiration auf %	Dauer der Postdiapause in Tagen
1)	<i>Papilio podalirius</i> L.	a)	0,5958	0,15	mehr als 14
2)	<i>Thais polyxena</i> Schiff.	a)	0,2458	0,12	mehr als 12
3)	<i>Pieris brassicae</i> L.	a)	0,4060	0,14	mehr als 12
4)	<i>Deilephila galii</i> Rott.	a)	1,8633	0,09	etwa 25
5)	<i>Exaereta ulmi</i> Schiff.	a)	0,3300	0,06	7
		b)	0,3576	0,05	7
6)	<i>Phalera bucephala</i> L.	a)	0,6540	0,06	mehr als 13
		b)	0,8562	0,07	etwa 16
		c)	0,7870	0,07	mehr als 11
7)	<i>Mamestra brassicae</i> L.	a)	0,3121	0,07	16—20
8)	<i>Xylomyges conspicillaris</i> L.	a)	0,1663	0,09	?
9)	<i>Cucullia absinthii</i> L.	a)	0,3330	0,07	etwa 20
10)	<i>Chariclea delphinii</i> L.	a)	0,3298	0,06	15
		b)	0,3142	0,06	17
		c)	0,3186	0,06	17

Die Transpiration erreicht also in der Postdiapause Werte, die von gleicher Größenordnung sind wie die der Subitanpuppen vor dem Schlüpfen. Ein Zusammenhang zwischen der Dauer der Postdiapause und der Transpirationsstärke, wie er nach den Befunden an den Subitanpuppen zu erwarten gewesen wäre, kann hier nicht festgestellt werden. Allerdings liegen nur wenige Untersuchungen für einen solchen Vergleich vor. Auffallend ist jedenfalls, daß bei den Puppen von *Exaereta ulmi* Schiff., die sieben Tage vor dem Schlüpfen noch die niedrigen Diapausewerte ergaben (siehe vorigen Abschnitt), die Transpiration gegen Ende der hier also sehr kurzen Postdiapause, kein höheres Niveau erreichte, als bei den Puppen mit längerer Postdiapause. Vielleicht findet bei dieser Art, die in der Wiener Gegend schon im April schlüpft, vor der Diapause ein größerer Abschnitt der Entwicklung statt als bei anderen überwinternden Puppen, die erst später im Frühjahr die Imagines ergeben.

Über die Möglichkeit einer Auswertung der Transpirationsbestimmungen zur Ermittlung der Entwicklungsweise, bzw. des Entwicklungszustandes von Schmetterlingspuppen.

Heller (1926) hat bereits darauf hingewiesen, daß bei den von ihm untersuchten *Deilephila euphorbiae*-Puppen schon wenige Tage nach der Verpuppung auf Grund der Gewichtsabnahmen festgestellt werden kann, welchen Entwicklungsgang (Latenz- oder Subitanentwicklung) ein gewisses Individuum eingeschlagen hat. Auf Grund der in dieser Arbeit mitgeteilten eigenen Untersuchungsergebnisse, die an Puppen einer größeren Anzahl verschiedener Lepidopterenarten gewonnen wurden, erscheint es nun möglich, unter gewissen Voraussetzungen auch bei Puppen einer vorher noch nicht untersuchten Art Aussagen über ihren weiteren Entwicklungsverlauf zu machen. Zu diesem Zweck müßte eine solche Puppe einige Tage unter den von mir angewandten Bedingungen (die Abweichungen der Werte für andere Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnisse müßten erst ermittelt werden) gehalten und mehrmals in nicht zu kurzen Abständen (am besten täglich) gewogen werden. Mit den Wägungen, bzw. deren Auswertung beginnt man zweckmäßigerweise erst, nachdem die Puppe schon ein bis zwei Tage den Untersuchungsbedingungen ausgesetzt gewesen war, da sich am Anfang manchmal höhere Werte ergeben (besonders dann, wenn die Puppen vorher wesentlich niedrigerer Temperatur ausgesetzt gewesen waren). Die Puppen müssen mindestens einige Tage alt sein, sich also im waagrechten oder ansteigenden Teil der Transpirationskurve befinden.

Werden bei solchen Bestimmungen stündliche Gewichtsabnahmen von über 0,04% des Puppengewichtes gefunden, so befinden sich die Puppen in Entwicklung, mit dem Schlüpfen des Schmetterlings kann in absehbarer Zeit gerechnet werden, und zwar umso eher, je höher die gefundenen Werte bereits über dem angegebenen Niveau liegen. Dies gilt sowohl für Subitanpuppen, als auch für Puppen nach einer Diapause. Eine Ausnahme bilden lediglich die wenigen Arten, die sich im Herbst entwickeln, aber erst im

Frühjahr die Puppenhülle verlassen; möglicherweise liegen auch einige im Herbst schlüpfende Arten einige Zeit entwickelt in der Puppe.

Werte zwischen 0,02 und 0,04% deuten, wenn auch nach einigen Tagen noch kein deutlicher Anstieg zu beobachten ist, darauf hin, daß hier eine langsame Entwicklung vorliegt.

Liegen die Werte zwischen 0,01 und 0,02%, so handelt es sich um eine sehr langsame Entwicklung, eventuell auch um eine Diapause.

Werte unter 0,01% deuten so gut wie sicher auf eine Diapause hin, die allerdings von sehr verschiedener Länge sein kann.

Zu allen diesen Angaben muß aber ausdrücklich gesagt werden, daß sie nur für normal ausgebildete Puppen gelten und auch unter diesen einzelne Exemplare durch unmerkliche Beschädigungen ihrer äußersten Cuticularschichten eine erhöhte Wasserabgabe aufweisen können.

Bei Latenzpuppen, die schon längere Zeit liegen (also z. B. nach einer Überwinterung) wird man auf Grund ihrer Transpirationsintensität feststellen können, ob sie sich noch in Diapause befinden oder ob die Entwicklung bereits eingesetzt hat und wie weit diese ungefähr fortgeschritten ist. Die unterschiedlichen Gewichtsabnahmen in den verschiedenen Entwicklungsstadien von Postdiapausepuppen der gleichen Art hat bereits Scherer (1938) ausgenutzt, um deren Entwicklung durch Temperaturänderung so aufeinander abzustimmen, daß sie etwa gleichzeitig schlüpfen.

Z u s a m m e n f a s s u n g .

Es wurden Puppen von 77 Schmetterlingsarten, die mit wenigen Ausnahmen den Familien der sogen. Makrolepidopteren angehörten, bei 25° C über konz. Natronlauge gehalten und nach der Wägemethode aus Zeiträumen von einem Tag bis einigen Tagen ihre Gesamttranspiration ermittelt.

Die Transpiration wurde pro Stunde, ausgedrückt in Prozenten des Anfangspuppengewichtes, angegeben.

Die Brauchbarkeit der Wägemethode wurde mehrfach kontrolliert und dabei gefunden, daß die Gewichtsabnahmen der Puppen über entwässertem Chlorkalzium (die sich von denen über konz. Natronlauge nur wenig unterschieden) hinreichend gut mit ihren tatsächlichen Wasserverlusten übereinstimmen. Letztere waren immer geringer als die Gewichtsabnahmen, doch war ihr Anteil an diesen nur in einigen Fällen etwas weniger als 90%.

Zum Vergleich der Wasserabgabe wurde bei Subitanpuppen die durchschnittliche stündliche Transpiration für den ganzen, mit der Schlüpfreife endenden Zeitraum nach dem Minimum der Transpiration berechnet. Daneben diente aber auch das Minimum der Transpiration selbst und der höchste, gegen Ende des Puppenstadiums gefundene Wert zum Vergleich.

Bei Puppen, deren Transpirationsminimum lange oder sehr lange Zeit hindurch mit geringen Schwankungen beibehalten wird (Latenzpuppen und eventuell Puppen mit sehr langsamer, aber durchgehender Entwicklung) wurde vor allem dieses lange dauernde Minimum für den Vergleich herangezogen, wozu meist Durchschnittswerte aus größeren Zeitabständen

(einige Tage bis Wochen) Verwendung fanden. Außerdem wurde bei einer Anzahl von Latenzpuppen auch für die Periode des Transpirationsanstieges nach dem Minimum (Postdiapause) die Wasserabgabe bestimmt.

Es zeigte sich, daß fast alle der untersuchten Puppen unter den stark austrocknenden Bedingungen eine verhältnismäßig geringe Transpiration hatten, somit also einen guten Schutz gegen Austrocknung besaßen, obwohl unter ihnen auch Arten waren, für die auf Grund ihrer Ökologie keine hohe Trockenresistenz zu erwarten gewesen wäre. Ein Vergleich der Transpirationswerte ließ (mit Ausnahme von *Acherontia atropos* L.) also weder die erwarteten Beziehungen zur Ökologie der Puppen, noch solche zu ihrer relativen Oberfläche erkennen. Hingegen zeigte sich eine deutliche Abhängigkeit der Transpirationsstärke von der Entwicklungsdauer der Puppen, somit also von deren Stoffwechselintensität.

Die höchsten Werte wurden für Subitanpuppen mit kurzer Entwicklungsdauer gefunden, wie sie in den Puppen von *Hypogymna morio* L. vorlagen (5—7 Tage Entwicklungsdauer bei der Untersuchungstemperatur von 25° C). Hier sank die in der angegebenen Weise berechnete Transpiration während des ganzen Puppenstadiums nicht unter 0,1% ab.

Die Entwicklungsdauer der meisten Subitanpuppen betrug bei den Untersuchungsbedingungen 8—15 Tage. Bei dieser Gruppe von Puppen lagen die Minima meist zwischen 0,05 und 0,08%, die Durchschnittswerte für die Abschnitte nach dem Minimum zwischen 0,09 und 0,13% und die Maxima, die manchmal auch innerhalb einer Art größere Unterschiede aufwiesen, waren meist zwischen 0,12 und 0,17% gelegen.

Bei Puppen mit einer Entwicklungsdauer von 15—23 Tagen lagen die Minima meist zwischen 0,02 und 0,05%, die durchschnittliche Transpiration nach dem Minimum wurde mit wenigen Ausnahmen zwischen 0,05 und 0,08% errechnet und die Maximalwerte lagen in den meisten Fällen zwischen 0,07 und 0,12%.

Die Puppen von *Crocallis elinguaris* L. und *Dasychira pudibunda* L. hatten noch längere Entwicklungszeiten (zwischen 40 und 60 Tagen). Ihre Transpiration zeigte aber Werte, die nicht unter jenen der Subitanpuppen mit einer Entwicklungsdauer von 17 bis 23 Tagen lagen (Minima von 0,02 bis 0,04%, durchschnittliche Transpiration nach dem Minimum von 0,04 bis 0,07%, Maxima bei *Crocallis elinguaris* L. 0,07 bis 0,08%, bei *Dasychira pudibunda* L. relativ hoch, nämlich von 0,08 bis 0,15%).

Eine noch langsamere Entwicklung ergab sich für die Winterpuppen von *Boarmia selenaria* Schiff. und *Mecyna polygonalis* Hbn. Die Dauer des Puppenstadiums lag hier bei 25° C zwischen 70 und 100 Tagen, die Transpiration sank auf Werte zwischen 0,01 und 0,02% ab, bei einzelnen Exemplaren von *Mecyna polygonalis* Hbn. auch etwas unter 0,01%.

Diesem anscheinend nicht sehr häufigen Puppentyp scheinen auch andere überwintrende Puppen anzugehören, wie die von *Bupalus piniarius* L. und vielleicht (nach der Transpirationsstärke zu schließen) auch

die Winterpuppen von *Hyphantria cunea* Drury, ferner übersommernde Puppen (*Orrhodia ligula* Esp., *Ptilophora plumigera* Esp.), sowie die Puppen von *Psecadia pusiella* Roemer.

Während die Subitanpuppen, einschließlich denen von *Crocallis elinguaris* L. und *Dasychira pudibunda* L., auch bei dauerndem Aufenthalt unter den stark austrocknenden Bedingungen nicht zugrundegingen, erreichte bei den letztgenannten Puppen infolge der langen Entwicklungsdauer der Gewichtsverlust im Laufe der Zeit so hohe Werte, daß nur wenige Exemplare bis zum Schlüpfen kamen und dann meist verkrüppelte Falter ergaben.

Bei den weiblichen Puppen von *Hypogymna morio* L. scheint ein abnormaler Verlauf der Transpiration vorzuliegen, weil diese, abgesehen vom ersten Abschnitt des hier sehr kurzen Puppenstadiums, bis zum Schlüpfen auf gleicher Höhe bleibt.

Eine abweichend hohe Transpiration zeigte der sich in größerer Bodentiefe verpuppende *Acherontia atropos* L., von dem allerdings nur zwei Puppen untersucht werden konnten. Ein im ersten Drittel des Puppenstadiums untersuchtes Exemplar ergab bei einer Entwicklungsdauer von 17 Tagen Werte von 0,11% bis 0,14%, ein zweites, gegen Ende des Puppenstadiums befindliches solche um 0,30%. Bei diesem Exemplar konnte durch Verschließen der Stigmen mit einer Paraffin-Vaseline-Mischung festgestellt werden, daß die verhältnismäßig hohe Transpiration dieser Art auf eine stärkere cuticuläre Transpiration (sie wurde mit etwa 0,2% bestimmt) zurückzuführen ist.

Auch überwinternde Puppen von *Biston hirtaria* Cl., die bereits einen — wenigstens äußerlich — entwickelten Falter enthielten, zeigten unter den Untersuchungsbedingungen eine starke Wasserabgabe (dauernd über 0,1%).

In Diapause befindliche Puppen hatten stets eine sehr niedere Transpiration (nicht über 0,02%, meist sogar unter 0,01%).

In der Postdiapause stieg die Transpiration auf Werte an, wie sie von Subitanpuppen vor dem Schlüpfen erreicht werden. Dabei konnte keine Abhängigkeit der Transpirationsintensität von der Dauer der Postdiapause festgestellt werden. Puppen von *Exaereta ulmi* Schiff. hatten bei relativ niederer Transpiration (Anstieg auf 0,05 bis 0,06%) eine auffallend kurze Postdiapause (7 Tage), was darauf hindeuten könnte, daß bei dieser verhältnismäßig zeitig im Frühjahr schlüpfenden Art, ein größerer Abschnitt der Entwicklung vor der Diapause stattfindet, als bei später im Frühjahr schlüpfenden Puppen mit längerer Postdiapause.

Aus dem Ergebnis der Untersuchungen, daß Puppen mit gleicher Entwicklungsweise ähnliche Transpirationswerte liefern, ergibt sich die Möglichkeit, durch Transpirationsbestimmungen unter gewissen Bedingungen auch an den Puppen einer vorher noch nicht untersuchten Art festzustellen, ob sie sich in einer Diapause, bzw. in langsamer oder rascher Entwicklung befinden.

Verzeichnis der für die Untersuchungen verwendeten Arten.

Papilionidae

Papilio podalirius L.
Papilio machaon L.
Thais polyxena Schiff.

Pieridae

Pieris brassicae L.
Pieris rapae L.

Nymphalidae

Vanessa io L.
Melitaea cinxia L.
Satyrus alcyone Schiff.
Epinephele jurtina L.

Lycaenidae

Thecla acaciae F.
Zephyrus quercus L.

Hesperiidae

Carcharodus alceae Esp.

Sphingidae

Acherontia atropos L.
Protoparce convolvuli L.
Sphinx ligustri L.
Deilephila galii Rott.
Deilephila euphorbiae L.
Hemaris fuciformis L.

Notodontidae

Dicranura vinula L.
Exaereta ulmi Schiff.
Drymonia chaonia Hbn.
Ptilophora plumigera Esp.
Phalera bucephala L.

Lymantriidae

Hypogymna morio L.
Dasychira fascelina L.
Dasychira pudibunda L.
Euproctis chrysorrhoea L.
Lymantria dispar L.

Lasiocampidae

Malacosoma neustria L.
Eriogaster lanestris L.
Gastropacha quercifolia L.

Saturniidae

Philosamia cynthia Drury
Saturnia spini Schiff.

Noctuidae

Agrotis comes Hbn.
Agrotis c-nigrum L.
Mamestra brassicae L.
Diloba caeruleocephala L.
Rhizogramma detersa Esp.
Trachea atriplicis L.
Leucania l-album L.
Caradrina superstes F.
Caradrina taraxaci Hbn.
Amphipyra tragopoginis L.
Orrhodia ligula Esp.
Xylomiges conspicillaris L.
Cucullia absinthii L.
Chariclea delphinii L.
Acontia lucida Hufn.

Cymatophoridae

Thyatira batis L.
Polyploca ridens F.

Geometridae

Nemoria pulmentaria Guen.
Operophtera (Cheimatobia) brumata L.
Scotosia rhamnata Schiff.
Larentia dotata L.
Larentia comitata L.
Ennomos autumnaria Wernb.
Crocallis elinguarina L.
Opisthograptis luteolata L.
Hybernia defoliaria Cl.
Biston hirtaria Cl.
Boarmia gemmaria Brahm
Boarmia selenaria Schiff.
Gnophos stevenaria B.
Bupalus piniarius L.
Scoria lineata Sc.

Syntomidae

Syntomis phegea L.

Arctiidae

Hyphantria cunea Drury
Arctia villica L.
Arctia aulica L.

Zygaenidae

Zygaena angelicae O.
Zygaena ephialtes L.

Cossidae

Cossus cossus L.

Sesiidae

Sesia palustris Kautz

Pyralidae

Mecyna polygonalis Hbn.

Tortricidae

Tortrix nubilana Hbn.

Gelechiidae

Psecadia pusiella Roemer

Hyponomeutidae

Hyponomeuta evonymellus L.

Literatur.

- Bachmetjew P., 1902: Kalorimetrische Messungen an Schmetterlingspuppen. Z. wiss. Zool. 71, p. 550—624.
- Berges Schmetterlingsbuch, neu bearbeitet von Rebel H., 9. Auflage. Schweizerbart, Stuttgart 1910.
- Blasius W., 1866: Über die Gesetzmäßigkeiten in der Gewichtsabnahme der Lepidopteren von dem Zustand der ausgewachsenen Raupe bis zu dem des entwickelten Schmetterlings. Z. wiss. Zool. 16, p. 135—177.
- Brücke E. Th. v., 1908: Über die angebliche Mästung von Schmetterlingspuppen mit Kohlensäure. Arch. Anat. Physiol., Leipzig, Physiol. Abt., p. 431.
- Chauvin R., 1949: Physiologie de l'insecte. Inst. nat. Rech. agron., Paris.
- Friederichs K., 1930: Die Grundfragen und Gesetzmäßigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologie, insbesondere der Entomologie, Bd. I. Paul Parey, Berlin.
- Heller J., 1925: Untersuchungen über die Metamorphose der Insekten. I.: Stoffwechsel und Entwicklungsdauer bei *Deilephila euphorbiae*. Pflügers Archiv 210, p. 736—754.
- 1926: Dasselbe, III.: Über die subitane und latente Entwicklung. Biochem. Z. 169, p. 208—234.
- Hering M., 1932: Die Schmetterlinge, nach ihren Arten dargestellt. In Brohmer P., Ehrmann P., Ulmer G.: Die Tierwelt Mitteleuropas. Quelle & Meyer, Leipzig.
- Koidsumi K., 1934—35: Experimentelle Studien über die Transpiration und den Wärmehaushalt bei Insekten, I—XII. Mem. Fac. Sci. Agric. Taihoku Imperial University 12.
- Kühnel W., 1939: Beiträge zur Kenntnis des Wasserhaushaltes der Insekten. Verh. VII. intern. Kongr. f. Ent., Berlin, Bd. II, p. 767—807.
- Linden Gräfin M. v., 1906: Die Assimilationsfähigkeit bei Puppen und Raupen von Schmetterlingen. Arch. Anat. Physiol., Leipzig, Physiol. Abt., 1906, Suppl. Bd., 1. Hälfte, p. 1—108.
- 1907: Der Einfluß des Kohlensäuregehaltes der Atemluft auf die Gewichtsveränderung von Schmetterlingspuppen. Ibid., 1907, p. 162—208.
- Ludwig D., 1946: The effect of peanut oil on the desiccation of diapause and postdiapause pupae of *Callosamia promethea* Drury. Physiol. Zool., Chicago, p. 355—359.
- 1948: The relation between the lipid content of the cuticle, the duration of diapause and resistance to desiccation of pupae of the cynthia moth *Samia walkeri* Felder and Felder. Ibid. 21, p. 252—257.
- Mellanby K., 1934: The site of loss of water of some insects. Proc. R. Soc., B, 116, p. 139—149.
- Palmén E. und Suomalainen H., 1945: Experimentelle Untersuchungen über die Transpiration bei einigen Arthropoden, insbesondere Käfern. Ann. Soc. zool. bot. fenn. Vanamo, Helsinki, 11/2, p. 1—50.
- Portier P., De Rothays E. R., 1928 a: Sur l'évolution pondérale des chrysalides de Lépidoptères. C. R. Soc. Biol. 99, p. 1954—56.
- 1928 b: Interprétation de la constance de poids que présentent certains chrysalids pendant une longue période de leur existence. Ibid. 99, p. 1956 bis 58.

- Roeder K. D.**, 1953: *Insect physiology*. Wiley, New York, London. Insbesondere **Buck, J. B.**: The internal environment in regulation and metamorphosis und **Richards A. G.**: The penetration of substances through the cuticle.
- Romeis B. und Wüst I.**, 1929: Die Wirkung von Thyroxin auf den Gassstoffwechsel von Schmetterlingspuppen I. *Z. wiss. Biol., D, Arch. Entw. mech.*, 118 (Spemann-Festschr.), p. 531—633.
- Scherer K.**, 1938: Wie kann man die Entwicklung des Falters in der Puppe überwachen und regulieren? *Ent. Z. Guben* 51, Nr. 47, p. 415—420.
- Schwann H.**, 1940: Beitrag zur Kenntnis der Atmung holometaboler Insekten während der Metamorphose. *Ark. zool.*, 32, A 9, p. 1—15.
- Süffert F.**, 1927: Zur Auffassung des Unterschiedes zwischen subitaner und latenter Entwicklung von Schmetterlingspuppen. *Z. vergl. Physiol.* 5, p. 817—826.
- Tauchert F.**, 1936: Zur Frage der Abhängigkeit der Atmung von der Temperatur. *Z. wiss. Zool.* 147, p. 455—458.
- Wigglesworth V. B.**, 1953: *The principles of insect physiology*. London, Methuen & Co. Ltd.; New York, E. P. Dutton & Co. Inc. 5. Auflage.
- Zwölfer W.**, 1931: Studien zur Ökologie und Epidemologie der Insekten. I.: Die Kieferneule *Panolis flammea* Schiff. *Z. angew. Ent.* 17, p. 475 bis 562.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Früher: Verh. des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"](#)

Jahr/Year: 1956

Band/Volume: [96](#)

Autor(en)/Author(s): Kasy Friedrich

Artikel/Article: [Vergleichende Untersuchungen über die Transpiration von Schmetterlingspuppen verschiedener Ökologie und Entwicklungsweise bei hohem Sättigungsdefizit 42-72](#)