

Physiologische Untersuchungen an Schmetterlingen.

Von

Dr. M. Gräfin von Linden

(Bonn).

Mit Tafel XXV.

Die Ergebnisse der zahlreichen Experimente, die seit DORFMEISTER (1) und WEISMANN (10) angestellt worden sind, um die Abänderungsfähigkeit der Flügelzeichnung bei Schmetterlingen kennen zu lernen, haben mehr und mehr der Überzeugung Bahn gebrochen, daß das Falterkleid unabhängig von dem Einfluß der Selektion entstanden sei. Es hat sich immer deutlicher gezeigt, daß die Mannigfaltigkeit der Farben und Farbenverteilung, die wir besonders in der Gruppe der Tagfalter bewundern, als der Ausdruck von Stoffwechselvorgängen im Raupen- und Puppenorganismus anzusehen ist, die in allernächster Beziehung zu den Lebensbedingungen stehen, unter denen der Falter seine Entwicklung durchläuft. Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge sind durch alle äußeren Einflüsse veränderlich, die die Lebensprozesse der Raupe und besonders diejenigen der Puppe in nicht kompensierbarer Weise alterieren. Werden z. B. der Raupe Nahrungsstoffe entzogen, aus denen sich ihre, oder des werdenden Falters Epidermispigmente aufbauen, so erscheint uns die Färbung und Zeichnung der Raupe oder des Schmetterlings verändert. So zeigte uns POULTON (9) durch sein gelungenes Experiment an Raupen von *Agrotis pronuba*, daß ein Teil ihrer Körperpigmente sich von den Farbstoffen des Chlorophyllkornes ableitet, denn die Raupen konnten weder grüne noch braune Pigmente bilden, wenn sie während ihrer Entwicklung Chlorophyll- oder Etiolin-freie Nahrung bekamen.

Andererseits kann die Nahrung von Einfluß auf die Färbung der Schmetterlinge werden, wenn ihr Stoffe beigemischt sind, die der normalen Nahrungspflanze fehlen, vorausgesetzt, daß sie von der

Raupe assimiliert werden, und nicht als unnütze oder gar schädliche Belastung des Organismus zur Ausscheidung gelangen. Auf diese Weise führt ein Futterwechsel bei der Raupe zu anders gefärbten und gezeichneten Schmetterlingen, wie in neuerer Zeit besonders die konsequent fortgeführten und auf mehrere Generationen desselben Falters ausgedehnten Experimente PICTETS bewiesen haben.

Von noch viel sichtbarerem Erfolg begleitet als die Fütterungsversuche, waren von Anfang an die Temperaturexperimente mit Schmetterlingspuppen. Während bei den Fütterungsversuchen die der Raupe mit der Nahrung zugeführten Stoffe vom Organismus leicht wieder eliminiert werden können, so ist es dem Puppenorganismus kaum möglich, sich den abnormen thermischen Reizen zu entziehen, sobald sie eine bestimmte Höhe erreichen. Hier wo der Reiz gleichzeitig die gesamten den Organismus konstituierenden lebenden Zellen trifft, ist eine Reaktion unausbleiblich, deren Spuren, wenn die Puppe den Reiz überlebt, in der Regel in charakteristischen Veränderungen des Flügelkolorits zum Ausdruck kommen.

Diese Temperaturexperimente¹, deren Ergebnisse zum erstenmal von DORFMEISTER und WEISMANN zum Gegenstand einer Veröffentlichung gemacht worden sind, wurden in den letzten zwanzig Jahren namentlich durch STANDFUSS (8) in systematischer Weise fortgeführt und vervollkommenet. STANDFUSS erzielte namentlich dadurch ganz unerwartete Erfolge, daß er nicht nur wie bisher geschehen mit Warmhaustemperaturen bis 40° C und Keller- bzw. Eisschranktemperaturen zwischen + 4 und 0° operierte, sondern die Versuchstiere auch abnorm hohen Wärmegraden von 40—45° und Kältegraden von — 1 bis — 20° aussetzte. Zum Unterschied von den älteren Wärme- bzw. Kälteexperimenten, bezeichnete er die neuen Versuchsanordnungen als Hitze- und Frostexperimente. Nächst STANDFUSS war es hauptsächlich einer seiner Schüler E. FISCHER (2), dann aber auch noch eine größere Zahl namentlich englischer und deutscher Forscher, die mit gleich gutem Erfolg auf dem Gebiet des Temperaturexperimentes gearbeitet haben; deren Arbeiten sind an der vorher erwähnten Stelle eingehend besprochen worden, so daß ich von einer wiederholten Aufzählung derselben hier Abstand nehmen zu dürfen glaube. Es seien hier nur die hauptsächlichsten Ergebnisse der Temperaturexperimente ganz allgemein zusammengefaßt und die wichtigsten

¹ Bezüglich der Literatur über Temperaturexperimente verweise ich auf meine ausführliche Zusammenstellung in: Zool. Centralbl., IX. Jahrg., S. 581 bis 584, 1902.

aus denselben abgeleiteten Folgerungen kurz mitgeteilt. In erster Linie werden die Resultate zu berücksichtigen sein, die sich aus den eigentlichen Wärme- und Kälteexperimenten mit mäßiger Temperaturerhöhung und Erniedrigung ergeben haben. Es hatte sich gezeigt, daß Schmetterlingspuppen, welche schon in den ersten Stunden des Puppenstadiums in Warmhaus- oder Keller- bzw. Eisschranktemperatur verbracht und längere Zeit unter diesen Bedingungen belassen wurden, Falter ergaben, die im einen Fall südlichen, im andern Fall nördlichen Varietäten des betreffenden Schmetterlings ähnlich waren. Kolorit, Zeichnung der Flügel, Größe des Falters zeigten südliches bzw. nördliches Gepräge. Es gelang z. B., um einen bekannten Fall zu nennen, aus unserm kleinen Fuchs, *Vanessa urticae*, dadurch, daß die Puppen des Falters einen Teil ihrer Entwicklungszeit im Keller oder im Eisschrank verbrachten, die in Lappland heimische Varietät dieses Falters die *Vanessa urticae* var. *polaris* zu erziehen. Umgekehrt lehrte der Versuch, daß die Falter der *Vanessa urticae*, deren Puppen einer konstant hohen Temperatur von 32—38° C ausgesetzt waren, sowohl bezüglich ihres Farbentones als auch in betreff ihrer Zeichnung und Körpergröße mit der auf Korsika und Sardinien einheimischen *V. urticae* var. *ichnusa* identisch waren. Ein Vergleich der durch Wärme gezeitigten Falter mit den in kühler Umgebung herangewachsenen Schmetterlingen läßt uns sofort erkennen, daß sich der Einfluß der Temperaturreize in ganz spezifischer Weise geltend macht. Entsprechend der verschiedenartigen physiologischen Wirkung der angewandten Reize, schlagen auch die ihnen ausgesetzten Insektenorganismen einander entgegengesetzte Entwicklungsrichtungen ein. Unter dem Einfluß der den Stoffwechsel steigernden Wärme erlangt die Grundfarbe des Falters ein feurigeres, satteres Kolorit als es bei unsrer heimischen *Vanessa urticae* angetroffen wird, es herrschen in der Grundfarbe der *V. ichnusa* mehr braunrote statt gelbrote Töne vor. Die die Atmung der Puppe herabsetzenden Temperaturerniedrigungen bewirken im Gegensatz zur *V. ichnusa*, bei der Kälteform *V. polaris* ein Vorherrschen gelbroter Töne in der Grundfarbe der Flügel und gleichzeitig die Vermehrung schwarzer Beschuppung. Die dunkeln Bänderflecke am Flügelvorderrand werden bei der var. *polaris* breiter und länger und verbinden sich mit den am Flügelhinterrand befindlichen Zeichnungen zu einem Streifen, der senkrecht zur Flügelängsachse und parallel zur Körperachse des Falters verläuft. Je ausgesprochener der südliche und nördliche Typus zur Entwicklung kommt, desto mehr kontrastieren

natürlich die Falter in Zeichnung und Färbung. Die Experimente ergeben jedoch gewöhnlich neben nur wenigen extrem entwickelten *ichnusa*- und *polaris*-Formen eine große Anzahl von Übergängen zu unsrer normalen *Vanessa urticae*, denn nicht alle Individuen reagieren in genau derselben Weise auf gleiche äußere Reize, die einen sind empfindlicher und dadurch auch abänderungsfähiger wie die andern. Bei diesen labileren Naturen wird das Produkt aus Konstitution und Reiz ein andres sein als bei den stabiler veranlagten Individuen und so gelangen wir bei allen diesen Versuchen zu Reihen von Übergangsformen, die, je nachdem sie mehr oder weniger lückenlos sind, ein vollkommeneres oder weniger vollkommenes Bild ergeben der von der Stammform zur Varietät führenden Einzelverschiebungen in Farbe und Zeichnung.

Die im vorhergehenden für *Vanessa urticae* beschriebenen durch thermische Reize hervorgerufenen Veränderungen gelten auch allgemein für die übrigen Vanessenarten. Fast bei allen ruft Wärme eine Verdunklung, Kälte eine Aufhellung der roten Grundfarbe hervor, während die Entwicklung der schwarzen Zeichnungselemente durch Wärme unterdrückt, durch Kälte begünstigt wird. Nur *Vanessa levana-prorsa* scheint hierin eine Ausnahme zu machen, denn bei ihr tritt die dunklere Form im Hochsommer, die heller gefärbte im Frühjahr auf. Jedenfalls hatte es sich bei den Wärme- und Kälteversuchen, die auch noch mit vielen Vertretern andrer Schmetterlingsgattungen unternommen worden sind, übereinstimmend ergeben, daß Kälte und Wärme die Farbenbildung in spezifischer Weise beeinflusst, da die in höheren Temperaturen erzogenen Falter sich in entgegengesetzter Weise von der Stammform unterschieden, wie die, welche sich bei niedriger Temperatur entwickelt hatten. Man hätte danach erwarten sollen die Unterschiede im Kleid der Wärme- und Kältefalter dadurch noch zu vergrößern, daß man die Puppen noch höheren oder noch tieferen Wärmegraden aussetzte. Der Versuch ergab indessen das Gegenteil. Sobald von den Experimentatoren Temperaturen über 40° und unter 0° zur Anwendung kamen, entstanden anstatt sehr abweichend gestaltete Wärme- und Kältefalter, Schmetterlinge von in hohem Maß aberrativer Zeichnung und Färbung, aber untereinander von gleichartigem Aussehen. Von einer entgegengesetzten Wirkung der hohen und niederen Temperaturgrade war hier nicht mehr die Rede. Dieses unerwartete Ergebnis verursachte großes Aufsehen und E. FISCHER (2) zog daraus den Schluß, daß von einem spezifischen Temperatureinfluß auf die Farbenbildung in der Schmetterlingspuppe,

überhaupt nicht mehr die Rede sein könne. Nach seiner Ansicht war der thermische Reiz nur dadurch wirksam, daß er der Stammesgeschichte des Schmetterlings angehörige, während der Puppenentwicklung sich wiederholende Zeichnungsstadien zur Auslösung brachte. So sollte mäßige Kälte die Zeichnung der Eiszeitform unsres Schmetterlings fixieren, durch das Frostexperiment sollten noch ältere Zeichnungsmuster, die des Miocäns zur Entwicklung gelangen, und ebenso wie Frost, so sollte auch Hitze, d. h. Temperaturen über 40° hemmend auf die Zeichnungsfolge im Puppenflügel einwirken. Denn in einer Entwicklungshemmung der in der Puppe angelegten Zeichnungsmuster suchte FISCHER die Ursache der Aberrationsbildung. Neue Zeichnungsvarietäten ohne atavistische Tendenz sollten nach seiner Anschauung ganz allein durch mäßige Wärme unter 40° C hervorgerufen werden. STANDFUSS konnte sich dieser gewagten Hypothese nicht anschließen, er blieb nach wie vor der Meinung, daß die Wärme- und Kälteformen der Schmetterlinge durch die spezifisch verschiedene Wirkung des die Puppe treffenden Wärme- und Kältereizes gezeitigt würden. Die aus den Hitze- und Frostexperimenten hervorgehenden Aberrationen, die ja auch ab und zu, wenn auch selten in freier Natur angetroffen werden, erklärte er für Färbungsanomalien individueller Natur, für Neubildungen ohne atavistische Bedeutung. Wir werden aus dem Folgenden ersehen, daß diese Anschauung STANDFUSS' durch die Art und Weise, wie sich die Aberrationsbildung vollzieht, wie sich die Zeichnungsmerkmale entwickeln, wesentlich gestützt wird.

Die Untersuchungen, deren Ergebnisse im folgenden mitgeteilt werden, wurden einmal zu dem Zweck begonnen, um einen Einblick in die physiologischen Vorgänge zu gewinnen, die der Varietätenbildung bei Schmetterlingen zugrunde liegen. Außerdem erwartete ich von diesen Experimenten weitere Aufschlüsse über den Chemismus der Flügelfarben, namentlich über die gegenseitigen Beziehungen des roten und schwarzbraunen Vanessenpigmentes. Der rote Vanessenfarbstoff ist, wie es sich aus früheren Untersuchungen ergeben hat, ein physiologisch sehr interessanter Körper. Seinen Reaktionen nach muß er als die Verbindung eines Eiweißkörpers von der Kategorie der Albumosen und eines Farbstoffes betrachtet werden, der dem Harn- und Gallenfarbstoff nahe steht. Der Ort seiner Bildung läßt darauf schließen, daß er ein Abkömmling der Farbstoffe des Chlorophyllkornes ist, dessen Muttersubstanz durch den Darm resorbiert in das Blut gelangt und mit dem Blut im ganzen Körper

des Insekts verbreitet wird. Aus dem Blut wird er meist in grüner oder grüngelber Modifikation in den Raupen- und Puppengewebe abgelagert und kann hier mit dem Grad seiner Oxydation die Farbe wechseln. Er ist meistens an kleine plasmatische Granulationen gebunden, die mit reduzierenden Mitteln behandelt einen blauroten Farbenton annehmen, durch nachfolgende Oxydation aber ebenso in ihre vorhergehende rotgelbe oder braunrote Modifikation zurückverwandelt werden können.

Während es sich nun einesteils darum handelt, den chemischen Nachweis zu erbringen, daß der rote Vanessenfarbstoff ein Abbauprodukt des Chlorophyllkornes darstellt, so ist es auf der andern Seite von Wichtigkeit, festzustellen, ob der rote Vanessenfarbstoff in unmittelbarer Beziehung zum schwarzbraunen Schuppenfarbstoff dieser Faltergruppe steht, ob der schwarzbraune Farbstoff aus dem roten hervorgeht.

Bei allen Experimenten, die bisher gemacht worden sind, um die Variationsrichtungen der Schmetterlingszeichnung kennen zu lernen, handelt es sich entweder um eine Verdrängung des roten Schuppenpigmentes durch schwarzbraunes, oder umgekehrt um ein Überhandnehmen der roten Grundfarbe auf Kosten der schwarzen. Dieses Verhalten ließe fast einen derartigen Zusammenhang beider Pigmente vermuten, kann aber nicht als ein Beweis dafür angesehen werden. Auch einzelne Beobachtungen an mikroskopischen Präparaten, die ich gelegentlich meiner Farbstoffuntersuchungen gemacht habe, legten mir den Gedanken nahe, daß das rote Vanessenpigment im Darm der Puppe unter Umständen in braunschwarzen Farbstoff übergeführt wird; da ich aber nur das nebeneinander Vorkommen, nie die Umwandlung selbst beobachtet hatte, so blieb die Deutung des Gesehenen auch in diesem Fall fraglich. Diese Vermutung wurde allerdings in unerwarteter Weise gestützt, als es mir gelang, durch Einleiten peptischer Verdauung eine rote Farbstofflösung in eine dunkelbraune, an der Luft sich schwärzlich verfärbende Masse zu verwandeln und auf gleiche Weise denselben Farbenwechsel in den roten Schuppen der Grundfarbe eines *Vanessa urticae*-Flügels hervorzurufen. Diese schwarzbraunen Pigmente zeichnen sich je älter sie sind um so mehr durch Unlöslichkeit aus und gleichen auch dadurch den auf natürlichem Wege entstandenen dunkeln Vanessenpigmenten. Ehe aber der chemische Nachweis erbracht ist, daß tatsächlich die melanotischen Pigmente der Vanessen mit diesem auf künstliche Weise aus dem roten Farbstoff gewonnenen schwarzbraunen Pigment identisch sind, kann

natürlich nicht mit Bestimmtheit behauptet werden, auch bei dem lebenden Falter entstände der schwarzbraune Schuppenfarbstoff durch eine Zersetzung des roten, aber immerhin gewinnt diese Vermutung durch das Verdauungsexperiment an Wahrscheinlichkeit. Würde sie sich bestätigen, so müßte daraus gefolgert werden, daß auch normalerweise am Schluß der Puppenruhe, wenn die melanotischen Pigmente auftreten, roter Farbstoff zerstört wird und ein schwarzbraun gefärbtes Oxydationsprodukt hinterläßt. Es wäre das ein vollkommen analoger Vorgang, wie er bei der Bildung dunkler Pigmente aus dem Saft bestimmter Pflanzen beobachtet wird, wie er auch von v. FÜRTH und SCHNEIDER (3a) als Ursache der Dunkelfärbung des Blutes bei Schmetterlingen erkannt worden ist. In beiden Fällen wird die Verfärbung der Körpersäfte durch die Wirkung eines eigenartigen oxydativen Fermentes einer »Tyrosinase« auf ein Chromogen, einer aromatischen Substanz, hervorgerufen. Nun ist es bei den Pflanzen, deren Säfte sich an der Luft in dunkelgefärbte Produkte verwandeln, höchst eigentümlich, daß zu gewissen Zeiten, bei der ganz jungen Pflanze und während der Fruchtreife, keine melanotischen Pigmente erzeugt werden, und es gelang nachzuweisen, daß zu jener Zeit wohl das oxydative Ferment zugegen ist, daß aber dann das die dunkel gefärbten Oxydationsprodukte bildende Tyrosin, die chromogene aromatische Substanz fehlt. Auch beim Schmetterling in der Puppe werden erst am Schluß der Puppenruhe dunkle Schuppen gebildet und es scheint mir von sehr wesentlicher Bedeutung für das Verständnis des Ausfärbungsprozesses und für die gegenseitige Beziehung der Pigmente zu untersuchen, ob auch in dieser Richtung zwischen Tier und Pflanze Analogien bestehen. Um hierüber ins klare zu kommen und gleichzeitig den gewünschten Aufschluß über die physiologischen Prozesse bei der Varietätenbildung zu erhalten, wurden die Experimente in der verschiedensten Weise angeordnet und die Fragestellung möglichst variiert.

Zu allererst suchte ich festzustellen, welche Einflüsse die Pigmente der Puppe bzw. des werdenden Falters direkt verändern, und welche derselben einen indirekten Einfluß ausüben, indem sie den Stoffwechsel der Raupe, der Puppe oder des Falters in der einen oder andern Weise verändern. Ich studierte die Wirkung der thermischen Reize, des Feuchtigkeitsgehaltes der Luft, künstlich in den Raupen- und Puppenorganismus eingeführter aromatischer Substanzen, den Einfluß der Atemluft, namentlich des Sauerstoffmangels und schließlich die Wirkung von Radiumstrahlen auf die Entwicklung der Puppe

und auf die Gestaltung des Falters. Die Versuche wurden im Monat Mai des vergangenen Jahres begonnen und bis in den August fortgeführt.

Als Versuchsobjekte dienten mir die Raupen und Puppen der gewöhnlich in drei Generationen vorkommenden *Vanessa urticae* und die Raupen und Puppen der zwei ersten Generationen der *V. io*.

Durch die Liberalität der Kgl. Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin war ich in der Lage mir das zu diesen Untersuchungen notwendige Versuchsmaterial und die für die Experimente unentbehrlichen Apparate zu beschaffen und ich möchte nicht verfehlen der hohen Akademie an dieser Stelle meinen ganz ergebenden Dank für die meinen Arbeiten gewährte Unterstützung auszusprechen.

Experimente.

1. Die Wirkung thermischer Reize.

Temperaturen unter 40°.

Am 5. Juni 1904 wurde eine Anzahl Raupen von *Vanessa urticae* auf den Thermostaten in eine Temperatur von 32—35° C. verbracht. Die Raupen krochen schon nach kurzem Aufenthalt lebhaft in dem Behälter umher und fraßen eifrig. Am folgenden Tag hatten sich die normalerweise gelb oder grünlich gefärbten Stellen an den Seiten des Raupenkörpers deutlich rot pigmentiert. Am 6. Juni verpuppte sich die erste Raupe, die andern folgten in den nächsten vier Tagen. Diese in hoher Temperatur gebildeten Puppen unterschieden sich in doppelter Hinsicht von den normalen *urticae*-Puppen, einmal durch ihre meist viel geringere Größe, dann aber auch in sehr auffallender Weise durch gänzlichen Mangel dunkler Pigmentierung (Taf. XXV, Fig. 5). Die Puppenhüllen schillerten in den schönsten Perlmutterfarben und entbehrten der schwarzen Zeichnung vollkommen, wenn die Raupen mehrere Tage der höheren Temperatur ausgesetzt gewesen waren. Am 12. Juni schlüpfte der erste Schmetterling, der letzte am 15. Juni. Die Puppenruhe war also eine sehr kurze gewesen, ihre Dauer berechnet sich im Durchschnitt auf 5—6 Tage, während gleichalterige unter normalen Bedingungen gehaltene Puppen in diesen Tagen zu ihrer Entwicklung 12—13 Tage nötig hatten.

Die ausgekommenen Falter entsprachen, wie zu erwarten, in mehr oder weniger ausgesprochener Weise der *Vanessa urticae* var. *ichnusa*, und die Merkmale der südlichen Verwandten waren um so charakteristischer entfaltet, je länger die Raupen unter erhöhter Tem-

peratur gelebt hatten (Taf. XXV, Fig. 4). Die Grundfarbe aller Falter war ein feuriges sattes Gelbrotbraun. Bei einigen Exemplaren hatten sich auch die am Vorderrand des Flügels gelegenen, die schwarzen Bänderflecke trennenden gelben Flecken nahezu ganz rot gefärbt. Von den elf erhaltenen Faltern hatten zwei die dunkeln Seitenrandzelleflecke vollkommen verloren, bei drei Exemplaren war noch eine Andeutung davon zu beobachten und bei allen übrigen waren die Flecke sehr erheblich reduziert im Vergleich zu den normal aufgewachsenen Kontrollschmetterlingen. Auch die schwarzen Flecke am Flügelvorderrand waren schmaler wie gewöhnlich, die blauen Flecke meist nur im Hinterflügel deutlich entwickelt.

Die Spannweite des kleinsten Falters betrug 36 mm, die des größten 46 mm. Bei den gleichzeitig geschlüpften Kontrollfaltern war die Spannweite des kleinsten Falters 44 mm. Wir sehen aus diesem Versuch, daß Wärme unter 40° entschieden anregend auf die Lebensäußerungen der Schmetterlingsraupe einwirkt. Die Raupe bewegt sich lebhafter, gleichzeitig wird aber hierdurch die Ernährungszeit abgekürzt, das Wachstum der Raupe dadurch beeinträchtigt und die Entstehung kleiner unpigmentierter lebhaft schillernder Puppen bedingt. Auch auf die Entwicklung der Puppen wirkt Wärme beschleunigend. Die Puppenruhe wird schon bei 32—35° Umgebungstemperatur um die Hälfte der Zeit verkürzt. Die Falter, die im vorliegenden Fall schon nach 5—6 Tagen entwickelt waren, blieben, wie zu erwarten, in ihrer Größe hinter den normalen Stücken zurück und zeichneten sich durch eine Vermehrung der roten Schuppen der Grundfarbe gegenüber dem Gelb und Schwarz der Zeichnung aus.

Ich habe noch selten etwas so Auffallendes beobachtet, wie die Färbungsverschiedenheiten der in der Wärme und in Zimmertemperatur gebildeten Puppenhüllen. Die einen in den prächtigsten Perlmutterfarben glänzend, nahezu frei von schwarzem Pigment, nach dem Auskriechen des Falters ein zartes, durchsichtiges Häutchen bildend, die andern in Zimmertemperatur entstandenen, wenig glänzend, je nach der herrschenden Temperatur heller oder dunkler pigmentiert und von derberer Beschaffenheit (Taf. XXV, Fig. 2). Die dunkelsten Puppenhüllen erhielt ich während der kalten Herbstage. Die Beleuchtungsverhältnisse waren für die im Zimmer und auf dem Thermostaten entstandenen Puppenhüllen dieselben gewesen, sowohl die einen, wie auch die andern befanden sich in der Nähe eines nach S.-W. gehenden Fensters und waren an sonnigen Tagen den ganzen Nachmittag über durch einen Vorhang vor der direkten Einwirkung

der Sonnenstrahlen geschützt. Es ist danach anzunehmen, daß die in der Natur vorkommenden perlmutterglänzenden Puppenhüllen nicht auf Rechnung der Beleuchtung, wie es vielfach behauptet wird, sondern auf Rechnung der Wärmestrahlung zu setzen sind.

Die Tatsache, daß erhöhte Temperatur das Entstehen dunkler Pigmente sowohl in der Puppenhülle wie auch in der Färbung des Falters verhindert, ist um so interessanter, weil auch die Melanose des Blutes bei Insektenlarven durch Temperaturerhöhung nicht befördert, sondern im Gegenteil verhindert wird (vgl. v. FÜRTH, S. 93). Das Verhalten der Schmetterlingspuppen bei Temperaturen über 40° C. spricht allerdings wieder gegen die Annahme eines der melanotischen Verfärbung ähnlichen Prozesses, denn während die noch höheren Temperaturen wie 40° C. die Melanose im Blut vollkommen inhibieren, indem sie die Tyrosinase zerstören, bewirken im Gegenteil bei der Schmetterlingspuppe Hitzegrade, wie wir bereits erwähnt haben, eine Zunahme dunkler Zeichnung.

Temperaturen über 40°.

Diese zweite Versuchsserie wurde hauptsächlich deshalb angestellt, um zu beobachten, wie sich Raupen und Puppen in ihren Lebensäußerungen diesen hohen Wärmegraden gegenüber verhalten, dann war es mir auch daran gelegen zu verfolgen, in welcher Weise die Flügelzeichnung während ihrer Entwicklung in der Puppe von den Hitzegraden beinflußt wird, denn es war ja zu entscheiden, ob die Hitzeaberrationen, wie FISCHER es meint, durch Hemmung der Zeichnungsentwicklung oder durch Verfärbung, d. h. durch direkte Umwandlung der Flügelpigmente bzw. deren im Blut enthaltener Muttersubstanzen, entstehen.

Versuch: Am 5. Juni 1904 wurden 32 Puppen vom 4. Juni und 21 Puppen vom 29. Mai nebst einigen Raupen, die am Verpuppen waren, in den Thermostaten bei 40—43° C. gebracht. Schon nach 5—8 Minuten fingen die jungen Puppen an sich sehr energisch zu bewegen. Die Bewegungen, die in einem schnellen Hin- und Herschlagen des Hinterleibes bestanden, dauerten etwa $\frac{1}{2}$ bis $\frac{3}{4}$ Stunden; dann wurden die Puppen ruhig und fingen an sich rot zu färben. Am folgenden Morgen waren die jungen Puppen vollkommen eingetrocknet, die Feuchtigkeit im Thermostaten betrug 22°, außerhalb desselben 54°. Die älteren, schon erhärteten Puppen waren noch lebendig und beweglich. Auch die Raupen waren, als sie in die hohe Temperatur gebracht wurden, sehr lebhaft und auf-

geregt, was sich in raschem Herunkriechen und hastigem Umhertasten an den Blättern zu erkennen gab. Auch die Epidermis der Raupen hatte eine ausgesprochen rote Färbung angenommen. Am folgenden Morgen saßen die meisten Raupen ziemlich still auf den ganz verwelkten Blättern, eine derselben hatte sich in eine Puppe verwandelt. Sobald die Raupen mit frischem Futter versehen und statt in den Thermostaten auf denselben verbracht worden waren, erholten sie sich sehr schnell wieder von den Folgen der Hitze und Trockenheit. Es ergab sich also, daß sowohl die Raupen, wie auch die Schmetterlingspuppen durch die starke und plötzliche Temperaturerhöhung in ein heftiges Erregungsstadium versetzt wurden, das bei den Raupen in hastigem Hin- und Herlaufen, bei den Puppen in schnellem Hin- und Herschlagen des Hinterleibes zum Ausdruck kam. Eintritt von Lethargie, Lähmung oder Starre habe ich, namentlich wenn in dem Thermostaten für genügende Feuchtigkeit gesorgt war, nie beobachtet. Wurden die Puppen nach der Exposition herausgenommen, so bewegten sie sich auf Reiz meist sehr lebhaft, vorausgesetzt, daß sie beim Einlegen in den Thermostaten bereits erhärtet, also nicht mehr zu jung waren. Weiche Puppen gehen in höherer Temperatur, wie wir sahen, sehr leicht durch Austrocknen zugrunde.

Es war mir auch interessant, den Verlauf der Verpuppung bei höherer Temperatur zu beobachten. Der ganze Vorgang wird durch hohe Wärmegrade bedeutend abgekürzt. Bei einer Raupe, die kurz vor ihrer Verwandlung in den Thermostaten eingelegt worden war, dauerte die Metamorphose kaum eine Minute. Der ganze Hinterleib der jungen Puppe war schön karminrot gefärbt.

Ein weiterer Versuch wurde in derselben Zeit mit 8 Tage alten Puppen von *V. urticae* angestellt und zwar diesmal bei einer Temperatur von 45° C. Die Flügel der Puppen waren beim Einlegen in den Thermostaten, wie sich an Stichproben ergeben hatte, mit Schuppen versehen, die aber noch gleichmäßig weißlich gefärbt erschienen. Schon nach Verlauf einer Stunde befanden sich die Flügel in dem von VAN BENMELEN sogenannten »roten Stadium«, d. h. die Schuppenzellen und Stützepithelien der Schuppenzellen waren alle mit karminrotem Farbstoff erfüllt. Viele Schmetterlingspuppen, darunter auch *Vanessa urticae* durchlaufen dieses rote Stadium auch während ihrer normalen Entwicklung unter gewöhnlichen Verhältnissen. Am Nachmittag, etwa 4 Stunden nach Beginn des Experimentes, beobachtete ich bei zwei der eingelegten Puppen das erste Auftreten dunkeln Pigmentes und zwar befanden sich die schwarzen Schuppen in beiden

Fällen auf dem Vorderrand der Vorderflügel. Es ist dies bemerkenswert, da normalerweise die ersten dunkeln Schuppen in den Seitenrandzellflecken aufzutreten pflegen, während sich der Flügelvorderrand stets zuletzt ausfärbt. Am folgenden Morgen waren die roten Pigmente aus den Flügeln verschwunden, die Grundfarbe hatte einen gelben Ton angenommen und die schwarze Zeichnung hatte sich noch weiter ausgebreitet und zwar in der für die Hitze- und Frostaberrationen charakteristischen Weise. Die dunkeln Flecke am Flügelvorderrand waren ganz oder teilweise zu einem schwarzen, dem Vorderrand parallel laufenden Bande vereinigt, die Adern waren z. T. dunkel bestäubt und es fehlten bei der Mehrzahl der Puppen die dunkeln Seitenrandflecke, deren Abwesenheit ja bekanntlich sowohl für *Vanessa ichnusa* wie für *Aberratio ichnusoides* charakteristisch ist. Mit andern Worten: Die hohe Temperatur hatte keineswegs ein früher auftretendes Zeichnungsstadium auf dem Puppenflügel fixiert, sondern im Gegenteil die Entwicklung der Zeichnung außerordentlich beschleunigt, indem ältere Zeichnungsstadien übersprungen wurden und die neueren zu einer weiteren Ausbreitung gelangten, als es normalerweise der Fall ist. Leider gingen mir die Puppen nach einigen Tagen ein, sie waren vertrocknet. Die unter normalen Bedingungen belassenen Kontrollpuppen zeigten erst zwei Tage später (am 8. Juni) die ersten Farben.

Ich wiederholte denselben Versuch, suchte aber diesmal das Vertrocknen der Puppen dadurch zu verhindern, daß ich mit Wasser gefüllte Schalen in den Thermostaten einstellte und die Puppen selbst auf nasse Watte legte. Auf den Vorgang der Ausfärbung der Puppen hatte der erhöhte Feuchtigkeitsgrad der Atmosphäre keinen Einfluß; sämtliche nicht infizierten Puppen entwickelten sehr bald roten Farbstoff in ihren Epidermiszellen und auch der schwarze Farbstoff kam in derselben Weise zur Ausbildung wie vorher.

Es ist bei diesen Experimenten auffallend, daß die schwarze Zeichnung des Puppenflügels früher auftritt wie die rotgelbe Grundfarbe, ganz im Gegensatz zum Verhalten bei normaler Entwicklung, daß hier überhaupt rotgelbe Grundfarbe gar nicht zur Ausbildung kam. Diese Umkehrung der Farbenfolge bei der Ausfärbung des Schmetterlingsflügels würde, da es mir nicht gelungen ist die im Thermostaten verfärbten Puppen zum Ausschlüpfen zu bringen, von untergeordneter Bedeutung für die Beurteilung der Aberrationsbildung sein, wenn nicht STANDFUSS dieselbe Erscheinung, dieselbe umgekehrte Farbenfolge bei der Entstehung lebensfähiger Aberrationen

beobachtet hätte. Aus diesem merkwürdigen, aber charakteristischen Verhalten schloß er, daß die Aberrationen als Färbungsanomalien individueller Natur zu betrachten seien und wir sehen, daß seine Folgerung berechtigt ist, daß die *ichnusoides*-Zeichnung auch dann zur Ausbildung gelangt, wenn hohe Temperatur den eigenartigen Verfärbungsprozeß im Puppenflügel selbst einleitet. Der ganze Vorgang der Verfärbung trägt hier, wo wir ihn von Anfang an beobachten können, ein entschieden fortschrittliches Gepräge, denn Färbungsstufen, die der normale Falter innerhalb von Tagen durchläuft, folgen sich hier innerhalb von Stunden. Wir beobachten hier eine abgekürzte Entwicklung, keine Entwicklungshemmung der Zeichnung.

Ich habe schon im vorhergehenden erwähnt, daß sich eine der in 45° C. verbrachten Raupen im Thermostaten verpuppt hatte, diese Puppe verblieb noch etwa 2 Stunden in der hohen Temperatur, wurde aber darauf hin mit noch zwei andern frischen Puppen in Zimmertemperatur gebracht. Die Schmetterlinge, die sich aus diesen Puppen entwickelten, weichen alle etwas von der normalen *V. urticae* ab. Besonders auffallend sind bei ihnen die stark vergrößerten blauen Seitenrandflecke im Vorder- und Hinterflügel, ganz ähnlich, wie es bei Kältevarietäten angetroffen wird. Daß indessen von einem Übergang zu *polaris* hier nicht die Rede sein kann, beweist das Verhalten der Zeichnung am Flügelvorderrand, wo überall eine ausgesprochene Verdunklung zu bemerken ist, bei gleichzeitiger Aufhellung der Flügelspitze. Bei einem der drei Schmetterlinge ist der Übergang zur *ichnusoides*-Zeichnung deutlich ausgeprägt. Die Vergrößerung der blauen Flecke ist somit kein ausschließliches Kriterium der Kälteformen, sondern stellt sich auch bei den Übergängen zu *ichnusoides* ein, wie aus dem Folgenden noch deutlicher hervorgehen wird. Bei den beiden andern weniger dunkel gefärbten Faltern fiel eine ziemlich erhebliche Reduktion der roten Grundschuppen im Mittelfeld der Vorderflügel auf. Ich dachte mir, daß diese Veränderung der Beschuppung vielleicht dem Einfluß der Trockenheit zuzuschreiben sei, denn der Feuchtigkeitsgrad im Thermostaten war mehr wie um die Hälfte niedriger wie im Zimmer.

2. Einfluß trockener Atmosphäre.

Um den Einfluß trockener Atmosphäre allein ohne Temperatursteigerung auf die Entwicklung der Schmetterlingspuppen kennen zu lernen, verbrachte ich die für das Experiment bestimmten Puppen in einen Behälter, in dem sich eine größere Schale mit engl. Schwefel-

säure befand, und die durch einen eingeschliffenen Stöpsel luftdicht verschlossen werden konnte. Der Deckel des Gefäßes, in das die an Papier festgesponnenen Raupen und Puppen an seidenen Fäden aufgehängt waren, wurde von Zeit zu Zeit gelüftet um frische Luft in den Puppenbehälter eindringen zu lassen, der einen Rauminhalt von 145 ccm hatte.

In erster Linie wollte ich sehen, ob die Verpuppung der Raupen in trockener Atmosphäre in normaler Weise stattfindet. Von den am Nachmittag des 30. Mai über Schwefelsäure gebrachten Raupen, die, wie erwähnt, kurz vor der Verpuppung standen, waren am folgenden Tag gegen 9 Uhr vorm. drei Exemplare verpuppt, eine weitere Puppe kam in der Zeit von $\frac{1}{2}9$ — $\frac{1}{2}11$ Uhr zustande, die letzte Raupe verwandelte sich noch später. Die Puppen hatten vollkommen normales Aussehen, die Braunfärbung der Puppenhülle trat verhältnismäßig rasch ein, die um $\frac{1}{2}11$ Uhr gebildete Puppe war bereits nach weiteren 2 Stunden dunkel pigmentiert. Ich stellte mir ferner die Frage, ob wohl die Dauer der Puppenruhe durch Trockenheit in irgend einer Weise beeinflußt werden könne und hatte, um darüber ins klare zu kommen, eine zweite Serie gleichaltriger Puppen zur Kontrolle unter normalen Bedingungen gelassen. Es ergab sich, daß durch die veränderten Feuchtigkeitsbedingungen weder eine Entwicklungsverzögerung noch eine Entwicklungsbeschleunigung zu konstatieren war. Die über Schwefelsäure gehaltenen Schmetterlinge schlüpften gleichzeitig wie die unter normalen Bedingungen belassenen Tiere, von beiden Serien erhielt ich die ersten Falter am 9. Juni. Die aus diesem Versuch hervorgegangenen Schmetterlinge zeigten in bezug auf Färbung, Zeichnung und Beschaffenheit der Schuppen keinen wesentlichen Unterschied im Vergleich zu den normalen Tieren.

3. Wirkung der Raupe und Puppe zugeführter aromatischer Substanzen.

Ich hatte früher schon beobachtet, daß die Lösungen des roten Vanessenfarbstoffs in eine dunkelbraun gefärbte Flüssigkeit verwandelt wurden, wenn ihnen Hydrochinon zugesetzt worden war. Ein ähnlicher Farbenwechsel trat nicht ein, wenn statt des Hydrochinons Tyrosin verwendet wurde. Ich schloß daraus, daß in der sauren Lösung des Vanessenpigmentes ein Körper anwesend sei, der die Oxydation phenolartiger Substanzen zu vollziehen imstande ist, eine Oxydase, wie sie bereits im Insektenblut gefunden wurde. Im beschriebenen Fall spielte das Hydrochinon die Rolle des Chromogens und es erschien mir nicht ausgeschlossen, daß wenn der Chromogen-

gehalt des Insektenkörpers künstlich erhöht würde, eine Veränderung der Flügelfärbung des Schmetterlings oder der Epidermispigmente der Raupe hervorgerufen werden könnte. Zu diesem Zweck wurde eine Anzahl Raupen mit Brennesselblättern gefüttert, die zuerst mit Hydrochinonkristallen bestreut worden waren. Die Raupen nahmen die Nahrung an und ertrugen sie auch gut, vorausgesetzt, daß der Hydrochinongehalt kein zu großer war. Ich hatte den Versuch am 26. Mai mit 20 fast erwachsenen Raupen von *Vanessa urticae* begonnen. Schon nach wenigen Tagen war zwischen den mit *Hydrochinon* gefütterten und den normal gehaltenen Tieren ein ausgesprochener Unterschied in der Färbung der äußeren Haut zu bemerken. Ganz ähnlich wie die in höherer Temperatur auf dem Thermostaten gehaltenen *Vanessa urticae*-Raupen enthielt die Zeichnung der mit Hydrochinon gefütterten Tiere viel roten Farbstoff und zwar trat dieses Pigment überall da auf, oder war wenigstens an denjenigen Stellen sichtbar, wo die Raupe normalerweise grünlich und gelblich gefärbt ist, so besonders zwischen den Körperringen und an den Abdominalfüßchen. Bei einer zweiten Serie in gleicher Weise behandelter Raupen fingen dieselben schon am folgenden Tag an sich rot zu färben.

Die Verwandlung in die Puppe geschah bei den mit Hydrochinon gefütterten Tieren später als bei den gleichaltrigen normal gehaltenen Raupen; diese hatten sich alle längst verpuppt als die erste Puppe der zum Experiment verwendeten Raupen erschien. Die Färbung der Hydrochinonpuppen war gelblich rosa, die der Kontrolltiere braungrau. Die ersteren nahmen nach dem Trocknen einen ziemlich ausgesprochenen Metallglanz an, ähnlich wie wir es bei den Puppen der in höherer Temperatur herangewachsenen Raupen beobachtet haben. Die Puppen, deren Raupen am längsten mit Hydrochinon gefüttert worden waren, zeigten den Metallglanz am ausgesprochensten. Die Falter, die aus diesen Puppen auskamen, waren in Färbung und Zeichnung vollkommen normal.

Da die Hydrochinonfütterung der Raupen ohne Einfluß auf die Färbung des Schmetterlings geblieben war, wohl aber diejenige der Raupe und Puppe beeinflußt hatte, versuchte ich es, die aromatische Substanz der Puppe direkt einzuverleiben und hoffte auf diese Weise Veränderungen im Falterkleid zu erzielen. Von einer 1%igen Hydrochinonlösung wurden wenige Tropfen durch Einstich mittels einer feinen Glaskapillare zwischen den Hinterleibsringen in den Puppenkörper eingeführt. Die Puppen waren drei Tage alt. Sie bewegten sich nach der Injektion noch mehrere Stunden lang sehr lebhaft.

Ich wiederholte den Versuch auch noch mit älteren Puppen und machte bei dieser Gelegenheit die Beobachtung, daß das Blut der Puppen von *Vanessa urticae* am Anfang der Puppenruhe, wenn es an der Luft steht, weniger melanotisches Pigment bildet wie später. Ein Tropfen Blut einer jungen Puppe von *Vanessa urticae* ist beim Ausfließen grün und bildet, wenn es auf einem Objektträger aufgefangen mit der Luft in Berührung tritt, nach Verlauf von 3 Stunden einen grüngelben Fleck mit schwärzlichem Hof. Diese schwärzliche Verfärbung des Blutes wird immer ausgesprochener, je älter die Puppe war, der das Blut entnommen wurde, und tritt auch zeitlich früher ein, mit andern Worten: die Bildung melanotischer Pigmente nimmt mit dem Alter der Puppe zu. Auch bei Pflanzen ist es, wie schon erwähnt, beobachtet worden, daß nicht zu allen Zeiten ihres Wachstums die melanotische Verfärbung der Säfte in gleicher Weise vor sich geht. So beobachtete GONNERMANN (4), daß hier auch junge Pflanzensäfte an der Luft viel weniger nachdunkeln, wie ältere und es stellte sich heraus, daß bei den jungen Pflänzchen wohl das die Oxydation bedingende Enzym, nicht aber das Chromogen, die die Farbe bildende aromatische Substanz, vorhanden war. Das Tyrosin, das hier die chromogene Substanz darstellt, trat erst später auf und dann ging auch die Verfärbung der Säfte an der Luft vor sich. GONNERMANN schloß hieraus, daß stickstoffhaltige Verbindungen (Albuminate) durch die vorhandenen Enzyme im Pflanzenkörper zunächst in Tyrosin umgewandelt werden und daß dieses dann weiterhin durch die vorhandenen Enzyme im Pflanzenkörper so verändert wird, daß es nur des Sauerstoffs der Luft bedarf, um die Dunkel-färbung der Säfte entstehen zu lassen.

Bei der Schmetterlingspuppe liegen offenbar ganz analoge Verhältnisse vor. Auch hier sind in dem Blut der jungen Puppe die Enzyme bereits vorhanden, aber die chromogene Substanz tritt erst später auf. Fügen wir nämlich zu einem Tropfen des grünen Blutes einer jungen Puppe eine Spur der Hydrochinonlösung hinzu, so nimmt das Blut fast augenblicklich eine rotgelbe Färbung an, die sich nach wenigen Stunden in dunkelbraunrot und später in schwarzbraun verändert. Allein nicht nur außerhalb des Organismus wird das Puppenblut durch Hydrochinon in dieser Weise beeinflusst, auch in den Körper der Puppe eingeführt behält die chromogene Substanz ihre Wirkung. Wird nämlich einige Zeit nach der Injektion der Schmetterlingspuppe Blut entnommen, so verfärbt sich der Tropfen sofort, wie es sonst nur bei älteren Puppen beobachtet wird. Im

Körper der Puppe selbst findet nach Hydrochinonaufnahme bereits nach 24 Stunden eine Vermehrung der roten Epidermis und Darm-pigmentes statt. Das Blut solcher Puppen ist mit roten Farbstoffzellen beladen, Darm und Epidermis sind ebenso intensiv gefärbt, wie vorher bei den mit Hydrochinon gefütterten Raupen, aber auf die Färbung des Falters blieb die Hydrochinonbehandlung von fraglicher Bedeutung, weil sie keinen einzigen gesunden Falter ergeben hat. Verschiedene Puppen, die an den Folgen des Experimentes eingegangen waren, enthielten Schmetterlinge, deren Flügel schwarzbraun gefärbt waren und in deren Körper sich Ablagerungen schwarzbraunen Pigmentes in allen Geweben vorfanden. Bei jünger injizierten Puppen waren die Flügel meist stellenweise braunschwarz gefärbt; bei Puppen, die schon in vorgerückten Entwicklungsstadien zum Experiment verwendet wurden, traten keinerlei Veränderungen in der Flügelzeichnung auf.

Wenn es nach diesen Versuchen auch fraglich erscheint, ob das Hydrochinon im Organismus der Raupe oder Puppe derart verarbeitet wird, daß es die Flügelfärbung des Falters wesentlich beeinflusst, so hat es sich doch sowohl bei der Raupe, wie bei der Puppe übereinstimmend ergeben, daß die Bildung roter Pigmente im Insektenorganismus durch Einführung des genannten aromatischen Körpers wesentlich gefördert wird.

4. Wirkung radioaktiver Strahlen.

Nach den bisherigen Erfahrungen über den Einfluß der Radiumstrahlen auf die Gestaltung in ihrer Entwicklung begriffener Organismen war zu erwarten, daß, wenn Schmetterlingspuppen am Anfang ihrer Entwicklung mit einem radioaktiven Körper in Berührung kämen, dieselben Störungen in ihrem Wachstum erfahren würden, die den Charakter von Entwicklungshemmungen tragen. Es schien mir nicht ausgeschlossen, daß der hemmende Einfluß sich besonders deutlich in einer Umgestaltung der Falterzeichnung äußern und auf diese Weise zum Kriterium der von FISCHER vertretenen Hemmungstheorie werden könnte. Herr DR. KOERNIKE hatte die große Liebenswürdigkeit mir 5 mg eines als sehr aktiv erprobten Radiumpräparates »Radiumbromid« so lange zur Verfügung zu stellen, daß ich eine zusammenhängende Versuchsreihe mit Puppen jeden Alters anstellen konnte. Das Radiumsalz befand sich in einem zylindrischen Glasröhrchen und die Puppen wurden in der Weise um die Röhre gruppiert, daß sie dieselbe vollkommen ein-

hüllten. Die Lage der Puppen zu dem Röhrchen wurde genau notiert, um später feststellen zu können, ob die Spuren der Radiumstrahlenwirkung auf die berührten Körperstellen beschränkt seien oder nicht. Wie schon erwähnt, wurden Tiere jeden Alters zu dem Versuch verwendet, Raupen, die unmittelbar vor der Verpuppung standen bis zu den Puppen, die unmittelbar vor dem Ausschlüpfen waren. Die verschiedenen Serien wurden zum Teil während 3 Stunden, zum Teil während 12 Stunden exponiert. Die Puppen reagierten meist sehr lebhaft durch rasches Bewegen des Hinterleibes, sobald sie mit dem Röhrchen in Berührung kamen, eine Reaktion, die aber ebensogut wie in der Radiumwirkung ihre Ursache in der Lageveränderung der Tiere haben konnte. Die entwicklungshemmende Wirkung, die ich von dem Einfluß der Radiumstrahlen erwartet hatte, blieb in sämtlichen Versuchen aus. Die Puppenruhe der verwendeten Insekten war eine vollkommen normale; die Falter, die sich aus den Versuchen ergaben, verließen gleichzeitig die Puppenhülle mit den Schmetterlingen, die ich zur Kontrolle unter normalen Bedingungen hatte aufwachsen lassen. Auch die Verwandlung der Raupe zur Puppe wurde durch die Radiumwirkung nicht behindert. Die unter den geschilderten Verhältnissen erhaltenen Schmetterlinge zeigten in ihrer Zeichnung keine Abweichungen; die einzige Veränderung, die bei einzelnen Stücken zu beobachten war, betraf die Nuancierung der roten Grundfarbe, die öfters einen fleischfarbenen statt rotgelben Ton angenommen hatte.

Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß sich bei längerer Exposition günstigere Resultate erzielen lassen, und werde die Versuche wiederholen.

5. Wirkung der Atemluft.

In dem Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie¹ wurden Versuche beschrieben, die ich im Herbst 1903 mit Raupen und Puppen von *Vanessa urticae* gemacht hatte und aus denen sich die interessante Tatsache ergab, daß sowohl die Raupe wie auch die Puppe und sogar der Vanessenfalter einen 12—36 stündigen Aufenthalt in Kohlensäureatmosphäre ohne ernstliche Gefährdung des Lebens aushalten kann. Die Raupen, Puppen und Schmetterlinge zeigten sich in reiner Kohlensäureatmosphäre verhältnismäßig schnell betäubt, ihre willkürlichen Bewegungen waren bald aufge-

¹ 1. Jahrg. 4. Heft. 1904. S. 509.

hoben, während die Reflexe noch längere Zeit bestehen blieben. Sobald die Insekten in atmosphärische Luft zurückgebracht wurden, so kehrten auch die Lebensäußerungen wieder zurück und zwar konnten die Reflexe oft schon unmittelbar nach dem Herausnehmen wieder ausgelöst werden, während sich die willkürlichen Bewegungen erst später einstellten. Raupen, die kurz vor ihrer Verpuppung standen, wurden durch den Aufenthalt in Kohlensäure so wenig geschädigt, daß sie sich nach dem Versuch in ganz normale Puppen verwandelten. Auch von den Puppen, die am Anfang ihrer Entwicklung waren, wurde sogar ein längerer Aufenthalt von 24—48 Stunden in Kohlensäure gut ertragen. Sie reagierten nach dem Herausnehmen früher oder später wieder auf äußere Reize und entwickelten sich zu gesunden wenn auch aberrant gezeichneten Faltern.

Die Farbe des Blutes, des Fettgewebes und der in den Körper- und Darmepithelien abgelagerten Pigmente wurde durch längeres Verweilen in Kohlensäure in charakteristischer Weise verändert. Blut und Fettgewebe verloren ihre normalerweise grüngelbe Farbe und nahmen einen ausgesprochen hochgelben Ton an, während die in den Epithelien der Körperbedeckung enthaltenen grüngelben und graubraunen Granulationen karminrot wurden, gerade so wie bei den Puppen, die auf dem Thermostaten in erhöhter Temperatur gestanden hatten, oder deren Epidermis mit reduzierenden Mitteln behandelt worden war.

Der Aufenthalt in Kohlensäureatmosphäre verhinderte bei jungen Puppen das Erhärten der Puppenhülle und bei frisch geschlüpften Faltern das Erhärten der Flügel und ebenso die Bildung melanotischer Pigmente im Blut oder in der Puppenhülle. Dieses Verhalten zeigt, daß weder Puppe noch Schmetterling imstande sind bei Abwesenheit von Sauerstoff Chitin zu bilden und, daß das Hartwerden der Puppenhülle auf keinem Austrocknungsprozeß, sondern auf einem Lebensprozeß beruht.

Am wichtigsten aber für die Lösung der uns interessierenden Fragen ist ohne Zweifel die Tatsache, daß sich aus den jungen mit CO_2 behandelten Puppen aberrative Falter entwickelten, Falter, deren Kleid dieselben Veränderungen aufzuweisen hat wie die Frost- und Hitzeaberrationen. Die Beschaffenheit der Atemluft ist also von großem Einfluß auf den Farbenbildungsprozeß in der Schmetterlingspuppe und zwar werden wir aus dem Folgenden ersehen, daß dabei namentlich die Sauerstoffentziehung von ausschlaggebender Bedeutung ist.

a) Versuche in Kohlensäureatmosphäre.

Je neun Puppen von *Vanessa urticae*, die sich am 29., 30. und 31. Mai 1904, bzw. am 1. und 2. Juni desselben Jahres verwandelt hatten, wurden auf Drahtnetze gelegt und mit diesen in einen entsprechend großen anatomischen Präparatenzylinder eingesetzt. Der Zylinder wurde mit Kohlensäure, die durch die Einwirkung von Salzsäure auf Marmor gewonnen worden war, gefüllt und darauf luftdicht verschlossen. Die Puppen, von denen die jüngeren sehr lebhaft durch Hin- und Herbewegen des Hinterleibes reagierten, wurden hierauf 24 Stunden lang in dem wohlverschlossenen Glaszylinder gelassen. Nach dieser Zeit wurden dieselben dem Behälter entnommen und bis zu ihrem Ausschlüpfen unter normalen Bedingungen an einem vor direkter Sonne geschützten Ort in meinem Arbeitszimmer gehalten. Der Aufenthalt in Kohlensäureatmosphäre hatte den Puppen sehr wenig geschadet; sie reagierten nach kurzer Zeit wieder ganz lebhaft auf äußere Reize, und von den ganz frischen noch nassen Puppen waren einige eingegangen. Ein kleiner Teil der Puppen zeigte sich von Tachinenlarven infiziert. Immerhin ergaben sich aus den 45 zum Versuch verwendeten Puppen 34 Falter, von denen 28 gespannt werden konnten; bei drei Schmetterlingen waren die Flügel schlecht entfaltet und drei waren ausgefärbt in der Puppenhülle stecken geblieben. Von diesen 34 Schmetterlingen waren 19 Stück normal oder fast normal gefärbt und gezeichnet, 15 waren aberrativ gestaltet und zum Teil in typische *Aberr. ichnuroides* verwandelt. Es ist nun interessant zu sehen, daß die Puppen, die sich am 29. und 30. Mai verwandelt hatten, die also bei Beginn des Versuches 3—4 Tage alt waren, fast nur ganz normal gefärbte und gezeichnete Schmetterlinge ergeben hatten, während die Falter aus den jüngsten Puppen, vom 31. Mai bis 2. Juni in der Mehrzahl abgeändert waren; die Serie vom 2. Juni lieferte auch, wie schon erwähnt, die meisten Toten. Wir ersehen hieraus, daß ganz junge am besten 24 Stunden alte Puppen mit Erfolg für das Experiment verwendet werden können; bei älteren Puppen ist der Einfluß der Sauerstoffentziehung viel geringer. Einzelne Merkmale zeichnen allerdings auch die als normal gestaltet bezeichneten Schmetterlinge vor den unter gewöhnlichen Bedingungen erzogenen Faltern aus; zu diesen rechne ich einen eigentümlichen Fettglanz der Flügel und die Aufhellung der Grundfarbe, so sehen wir, daß sich bei einzelnen Tieren der rotgelbe Streif im Hinterflügel in fahles Hellgelb verändert.

Numerisch verteilen sich die normalen Falter und die abgeänderten Formen auf die verschiedenen Puppenserien wie folgt.

Falter aus den Puppen vom

29. Mai: Neun normale Schmetterlinge, bei zwei von ihnen ist das rötgelbe Band im Hinterflügel hellgelb geworden;
30. Mai: Neun normale Falter, bei dreien davon ist im Hinterflügel, bei zweien auch im Vorderflügel das Rot in Gelb verwandelt.
31. Mai: Ein normaler, vier aberrative Falter, davon zwei ganz ausgesprochene Aberratio *ichnusoides*.
1. Juni: Kein normal gestalteter Falter, sechs aberrativ, davon vier ausgesprochene Aberr. *ichnusoides*.
2. Juni: Kein normaler Schmetterling, fünf aberrativ, zwei davon als Puppe eingegangen, drei geschlüpft, zwei davon ausgesprochene Aberr. *ichnusoides*. Eine dritte sehr schöne *ichnusoides* war in den beiden nicht ausgekommenen Puppen enthalten.

Die aberrativen Falter bringen, wie schon erwähnt, dieselben Eigentümlichkeiten in der Flügelzeichnung zum Ausdruck, wie die durch die Einwirkung von Hitze- und Frosttemperaturen erhaltenen Formen (Taf. XXV, Fig. 6, 8, 10). Charakteristisch ist für die einen wie für die andern das Zusammenfließen der dunklen Flecke am Flügelvorderrand, das Verschwinden der schwarzen Seitenrandflecke und die Verlängerung der in die Seitenrandzellen einspringenden Zacken der Seitenrandbinde. Diese Zacken können entweder dunkelbeschuppte, gelblich- oder blaugefärbte, von dunkeln Schuppen begrenzte Keilflecken darstellen, so daß der Flügelseitenrand bei den einzelnen Tieren einen ganz verschieden nuancierten Eindruck macht. Bei einzelnen Stücken ist diese Zackenbinde in zwei durch einen gelblich gefärbten Streifen getrennte, mit dem Seitenrand parallel verlaufende dunkle Binden aufgelöst. Diese Umgestaltung der Seitenrandzeichnung im Vorderflügel kann bei der von mir erhaltenen Serie von Aberrationen stufenweise verfolgt werden. Als erste Veränderung tritt eine Vergrößerung der blauen Seitenrandflecke auf, die besonders in der Nähe der Flügelspitze weit in die Seitenrandzellen einspringende blaue Keile bilden. Der übrige Teil der Binde ist noch intensiv geschwärzt. Mit dem Schwinden der schwarzen Schuppen verlieren auch die Keilflecke ihre schöne blaue Farbe und werden gelblichweiß, manchmal sogar noch heller schmutzigweiß. Das Schwinden der blauen Randflecken ist in diesem Fall

nur die Folge der Aufhellung der dunkeln Seitenrandbinde, denn die blaue Farbe kommt hier bekanntermaßen nur durch das Zusammenwirken milchweißer Schuppen auf dunkler Grundlage zustande, wobei die milchweißen Schuppen die Rolle trüber Medien spielen, von denen nur die Strahlen kürzerer Wellenlänge an der Oberfläche reflektiert werden. Wir beobachten nun, während der dunkle Hintergrund die roten und gelben Strahlen absorbiert, vielfach bei der *Ichnusoides*-Bildung, daß die dunkeln Schuppen der Seitenrandbinde nur in der unmittelbaren Umgebung der Flügeladern erhalten bleiben und im mittleren Teil der Seitenrandzellen, also da wo die blauen Randflecke liegen, schwinden. Überall wo diese Aufhellung erfolgt, finden wir dann die blauen Keile durch gelbe oder weißliche Keile ersetzt. Meistens zeigen sich die ersten Spuren dieser Veränderung an der Flügelspitze; ich finde aber unter meinen Schmetterlingen Exemplare, wo am ganzen Seitenrand lange weißliche Keilstreifen in die Seitenrandzellen einspringen; mitunter stehen am proximalen Ende dieser Flecken, wo diese an den dunkeln Bindensaum stoßen, noch einzelne blaue Schüppchen, so daß an einem und demselben Falter der ganze Vorgang der Aufhellung verfolgt werden kann.

Eine sehr hübsche Abweichung von der Mehrzahl der *Ichnusoides*-Aberrationen bildet ein Falter, bei dem nicht nur die dunkeln Flecke am Vorderflügelrand unter sich verschmolzen sind, bei dem dieselben außerdem mit der Seitenrandbinde und dem dunkeln Fleck am Hinterrand der Vorderflügel in Verbindung stehen (Taf. XXV, Fig. 6). Während die Beziehung zu der Seitenrandbinde durch eine keilförmige Verlängerung des Bindenflecks II, III (ELMER) hergestellt wird, entsteht die Verbindung mit dem Hinterrandfleck durch Bestäubung der Flügeladern. Auf diese Weise entsteht eine Zeichnung, die uns an *Vanessa polaris* erinnert und ich möchte aus dieser Übereinstimmung wie auch aus dem Vorkommen der vergrößerten blauen Randflecke bei den Übergängen zu *Vanessa ichnusoides* den Schluß ziehen, daß *Vanessa ichnusoides* wenigstens in bezug auf einzelne Merkmale als eine höher entwickelte *Vanessa polaris* zu betrachten ist.

Bei einem andern durch Kohlensäureatmung entstandenen Falter, der bezüglich der Verteilung der schwarzen Zeichnungselemente vollkommen mit *Vanessa ichnusoides* übereinstimmte, war die Grundfarbe in sehr charakteristischer Weise verändert. Statt orangerot finden wir die Flügel intensiv indischrot gefärbt, ein Farbenton, der bei sehr vielen tropischen Faltern angetroffen wird.

Schließlich sei noch erwähnt, daß die mit Kohlensäure behandelten normal gefärbten Falter zu ihrer Entwicklung genau so lange gebraucht haben, wie die aberrativ gefärbten; für beide betrug die Entwicklungszeit 12—13 Tage, sie war also ebensolang wie bei den übrigen Faltern, die sich Ende Mai letzten Jahres verpuppt hatten und unter normalen Verhältnissen aufgewachsen sind. Von einer Verlängerung der Puppenruhe durch 24—36 stündigen Aufenthalt in Kohlensäureatmosphäre kann also nicht die Rede sein und wir sehen, daß die Bildung der Aberr. *ichnusoides* unter den gewählten Bedingungen in derselben Zeit möglich ist, wie die des normal gefärbten Falters.

Ich habe denselben Versuch auch mit Puppen der zweiten und dritten *Vanessa urticae*-Generation wiederholt, aber mit viel weniger Erfolg. Bis auf ganz wenige Puppen waren diesmal alle durch Tachinenlarven infiziert, so daß ich nur noch aus der dritten Generation einen aberrativen Falter erhalten habe.

Die guten Resultate mit *Vanessa urticae* veranlaßten mich auch die Wirkung der Kohlensäureatmosphäre an *Vanessa io*-Puppen zu studieren. Leider waren die verwendeten Puppen fast alle infiziert, so daß ich nur einen Falter erhielt; dieser war freilich aberrativ gestaltet. Wie bei *Vanessa urticae* waren auch hier die dunkeln Flecken am Vorderrand des Vorderflügels zum Teil verschmolzen und die Augenzeichnung war etwas verändert. Die Unterseite beider Flügel war fast einfärbig schwarzbraun. Wir werden gelegentlich der Versuche in Stickstoffatmosphäre noch vollkommenere Abänderungen dieser Art kennen lernen.

b. Versuche in Stickstoffatmosphäre.

Da die Versuche in Kohlensäure die Frage offen ließen, ob die beschriebenen Veränderungen im Kleide der Vanessen der Giftwirkung des verwendeten Gases oder der Sauerstoffentziehung zuzuschreiben sind, schien es mir wünschenswert, dieselben Experimente in einem Gas zu wiederholen, bei dem eine schädliche oder giftige Nebenwirkung auf den lebenden Organismus ausgeschlossen oder doch noch nicht beobachtet ist. Ich wählte als solches indifferentes Gas den Stickstoff. Die ersten Versuche machte ich Ende Juni (den 20. VI. 1904) mit vier ganz frischen noch grünen Puppen und fünf Raupen von *Vanessa urticae*, von denen zwei am Verpuppen waren. Der Behälter, in denen die Insekten eingeführt werden sollten, wurde unter Wasser mit Stickstoff

gefüllt und die Raupen und Puppen hierauf so schnell wie möglich eingeführt. Es war auf diese Weise natürlich unvermeidlich, daß sich der Stickstoff mit etwas atmosphärischer Luft mischte und nicht vollkommen sauerstofffrei war. Bei späteren Experimenten verfuhr ich deshalb in andrer Weise. Der Puppenbehälter wurde evacuirt, mit Stickstoff gefüllt, wieder evacuirt, wieder gefüllt und nun die Puppen oder Raupen schnell eingeführt und hierauf nochmals reiner Stickstoff durch den Apparat so lange hindurchgesaugt, bis das mit atmosphärischer Luft vermischte Luftquantum durch reinen Stickstoff ersetzt war.

Im Gegensatz zu dem Verhalten der Raupen und Puppen in Kohlensäureatmosphäre, zeigten sich dieselben in Stickstoff anfangs gar nicht erregt. Die Raupen krochen ganz lebhaft im Glas umher und auch die Puppen bewegten sich noch stundenlang nach Beginn des Versuchs, wenn sie angestoßen wurden. Der erste Versuch hatte um 12 Uhr 15 Min. vorm. begonnen, um 4 Uhr 15 Min. nachm. hatten sich die beiden vor der Verpuppung stehenden Raupen verpuppt und waren im Begriff die Raupenhaut abzustreifen, auch die übrigen Raupen bewegten sich noch und die Puppen hatten ihre Farbe verändert. Statt grün waren sie hellgelb geworden und zeigten auch schon bräunliche Flecke. Auch am folgenden Morgen waren die Raupen noch am Leben, zwei von ihnen hatten sich zur Verpuppung aufgehängt, lebten noch nachmittags um 6 Uhr, waren aber nicht mehr imstande sich in Puppen zu verwandeln. Am folgenden Morgen, nach 48stündigem Aufenthalt in Stickstoffatmosphäre waren alle Raupen tot, die Puppen schienen mit Ausnahme von einer noch lebendig zu sein. Beim Öffnen einer Puppe zeigte sich, daß die Farbe ihres Blutes kaum verändert war; es war gelbgrün und wurde an der Luft braun. Auch die Farbe des Fettkörpers war normal, nicht hochgelb, wie nach Behandlung mit Kohlensäure. Trotzdem, daß die Puppen durch den Einfluß der Stickstoffatmosphäre wenig alteriert erschienen, gingen alle bis auf eine zugrunde. Die überlebende verwandelte sich nach 14tägiger Puppenruhe in eine sehr schöne *Aberratio ichnusoides*.

Die Langlebigkeit der Raupen in Stickstoffatmosphäre, wie es in dem ersten hier mitgetheilten Experiment der Fall war, ist einigermäßen überraschend, läßt sich aber vielleicht dadurch erklären, daß bei dem Einführen der Raupen doch etwas atmosphärische Luft mit in den Behälter eingedrungen war. Als ich den Versuch in der vorher beschriebenen Weise mit mehr Cautelen wiederholte, hielten es die

Raupen meist nie länger wie 24 Stunden aus. Wurden junge Puppen zu dem Experiment verwendet, so vollzog sich weder die Erhärtung der Puppenhülle noch die Dunkelfärbung derselben, auch frisch gehäutete Raupen färbten sich in reiner Stickstoffatmosphäre nicht aus, ein Beweis dafür, daß die Dunkelfärbung der Epidermis auf Oxydationsprozessen beruht. Die Lebensfähigkeit der in Stickstoff gewesenen Schmetterlingspuppen war keine sehr große; ich möchte sogar behaupten, daß sie den Aufenthalt in Stickstoff weniger gut ertrugen wie in Kohlensäure. Von 23 *urticae*-Puppen, die ich in verschiedenen Serien in Stickstoffatmosphäre gebracht hatte, gingen mir bis auf den einen aberrativen Falter alle ein; zum Teil waren die Puppen allerdings infiziert, eine beträchtliche Anzahl erlag aber offenbar der Stickstoffatmung. Auch bei *Vanessa io* hatte ich nicht sehr viel bessere Erfolge. Von 64 Puppen erhielt ich 17 ausgefärbte Falter, davon schlüpften 16. Die Puppen waren 24—39 Stunden in Stickstoff gewesen; ein Teil derselben ging an Infektion, der andre offenbar wieder an den Folgen der Stickstoffbehandlung zugrunde.

Von den 17 ausgefärbten Faltern waren zwei extrem aberrativ gefärbt und gezeichnet. Wie bei *Vanessa urticae* hatten sich auch hier die schwarzen Flecke am Flügelvorderrand zu einem breiten, dem ganzen Vorderrand entlang laufenden schwarzen Band vereinigt, das in dem dunkeln Kernfleck des Auges endigte und die Augenzeichnung verwischte. Während so der proximale Teil der Augenzeichnung durch schwarze Schuppen verdeckt war, hatten sich auf der distalen Hälfte an Stelle der blauen weißen Schuppen gebildet, die keilförmige Flecke darstellten. Die blauen Flecke in der vierten und fünften Seitenrandzelle waren ebenfalls weiß bestäubt. Der dunkle Seitenrand der Vorderflügel war viel breiter als bei normalen *io*-Faltern, es hatte sich eine deutlich begrenzte schmale schwarze Binde gebildet, die längs dem Seitenrande verläuft und mit Binde I (EIMER), die bei *urticae* normalerweise auftritt, identisch ist. Außerdem war nahe der Abzweigungsstelle des ersten Medianaderastes ein schwarzer Fleck aufgetreten, der bei *Vanessa urticae* nie fehlt, bei *Vanessa io* indessen seltener angetroffen wird. Im Hinterflügel waren die rotbraunen Schuppen der Grundfarbe nahezu vollkommen durch schwarze verdrängt; die Augenzeichnung war ebenfalls erloschen und nur noch durch einen blassen graugelblichen Fleck angedeutet. Auf der Unterseite der Flügel war ebenfalls eine Zunahme der schwarzen Elemente zu konstatieren. Besonders charakteristisch sind die dunkeln Bindenflecke am Vorderrand des Vorderflügels. Bei Tieren, die unter

normalen Bedingungen heranwachsen, pflegen hier nur die Begrenzungslinien dieser Bindenstücke ausgeprägt zu sein.

Wenn wir nun diesen durch den Einfluß der Stickstoffatmosphäre mit den von *Vanessa io* bekannten Varietäten und Aberrationen vergleichen, so kommen wir sofort zu dem Schlusse, daß hier dieselbe Aberration vorliegt, die auch unter Frost- und Hitzewirkung entsteht. Unser Falter ist mit der Aberratio *belisaria* Oberth. so gut wie identisch (Taf. XXV, Fig. 9). Diese beiden extrem gestalteten Falter, von denen der eine leider in der Puppenhülle stecken geblieben ist, waren als 24—36 Stunden alte Puppen zu dem Experiment verwendet worden und hatten 39 Stunden in Stickstoffatmosphäre ausgehalten. Außer diesen beiden Aberrationen erhielt ich aus Puppen, die zwischen dem ersten und dritten Tag nach ihrer Verwandlung auf 24 Stunden in Stickstoff kamen, vier Übergänge zu *belisaria*. Eine dritte 1—2 Tage alte Puppenserie, die 31 Stunden in Stickstoff zugebracht hatte, ergab nahezu normale Falter. Die Puppenreihe der sich in Stickstoff entwickelnden *io*-Falter schwankte zwischen 11 und 16 Tagen und zwar hatte diesmal die Serie, aus der die schönen Aberrationen resultierten, die längste Puppenruhe.

c. Versuche in luftverdünntem Raum.

Nachdem ich sowohl durch einen kürzeren Aufenthalt der jungen Schmetterlingspuppen in Kohlensäure- wie auch in Stickstoffatmosphäre dieselben Aberrationen der *Vanessa urticae* und *io* erhalten hatte, wie sie sich schon durch die Frost- und Hitzeexperimente ergeben hatten, war nicht mehr daran zu zweifeln, daß die Sauerstoffentziehung bzw. die Beschränkung der Oxydationsvorgänge in den ersten Tagen der Puppenruhe als die bewirkende Ursache der eigenartigen Koloritveränderungen anzusehen sei.

Ich stellte mir nun die Frage, ob nicht Ähnliches erreicht werden könnte, wenn wir die jungen Puppen statt in ein sauerstofffreies Gas in einen luftverdünnten Raum verbringen würden, in dem die Sauerstoffspannung so gering wäre, daß sich keine Oxydationsprozesse mehr darin abspielen. Es schien mir natürlich fraglich, ob die Puppen überhaupt eine so erhebliche Herabsetzung des Luftdruckes aushalten können; ich sah indessen bald, daß diese Befürchtung grundlos war: die Puppen blieben nämlich noch entwicklungsfähig, selbst wenn sie sich 24 Stunden lang unter einem Quecksilberdruck von nur 15—20 mm befunden hatten. Das Verhalten der zu den Versuchen verwendeten Raupen und Puppen

von *Vanessa urticae* und *Vanessa io* war folgendes: Am Anfang des Evacuierens zeigten die Tiere keinerlei Zeichen des Unbehagens, die Raupen liefen lebhaft aber nicht hastig umher. Erst wenn die Luftverdünnung so stark wurde, daß das Quecksilber im Manometer zu sinken begann, machte sich eine starke Reaktion von seiten der Puppen und Raupen bemerkbar. Die Raupen liefen hastig umher und suchten zu entrinnen, die Puppen, die vorher ruhig gelegen hatten, bewegten ihren Hinterleib hin und her und eine Raupe, die sich bereits zum Verpuppen aufgehängt und ihr Vorderende aufgerollt hatte, streckte sich wieder in die Länge und fing an unruhig umherzukriechen. Als die Luftverdünnung auf 20—15 Quecksilberdruck angekommen war, fielen die Raupen plötzlich wie tot zu Boden und erbrachen grünen Darminhalt. Wurde dann wieder etwas Luft in den Exsiccator eingeführt, so erholten sich die Raupen bald wieder. Wurden Raupen und Puppen mehrere Stunden lang unter so niedrigem Druck gelassen, so zeigten sie sich aufgedunsen und meistens war auch an bestimmten Körperstellen Blut aus der Haut ausgetreten. Bei den Puppen fiel mir auf, daß sie besonders leicht an den Stellen bluteten, wo später die Puppenhülle aufspringt um den Falter zu entlassen. Bei erhärteten Puppen habe ich das Austreten von Blut nie beobachtet, wohl aber war die Peripherie des Körpers mit Blut durchdrängt, so daß der Puppenkörper schön grün gefärbt war, besonders an den Septen der Hinterleibsringe. Das ausgetretene Blut der Raupen und Puppen behielt, so lang es im Exsiccator unter niederem Druck stand, seine schöne grüne Farbe bei, wurde aber sofort in eine braune Flüssigkeit verwandelt, sobald die Luft in den Exsiccator einströmte. Hieraus ersehen wir, daß die Puppen im evacuierten Raum unter einer so niedrigen Sauerstoffspannung standen, daß eine Oxydation des in dem Insektenblut enthaltenen Chromogen nicht stattfinden konnte.

Wurden die Puppen nach 24 Stunden dem Exsiccator entnommen, so zeigte sich meistens, daß die älteren unter ihnen ganz unbeschädigt waren, während die jüngeren mit noch weicher Puppenhülle häufig Blut und Fettkörperzellen entleert hatten. Die noch weichen Puppenhüllen waren im Exsiccator weder erhärtet noch ausgefärbt; später färbten sich aber sämtliche im luftverdünnten Raum gewesene Puppen auffallend dunkel. Die Puppenhüllen waren also offenbar sehr stark mit Blut durchdrängt, dessen Chromogen sich entweder erst später an der Luft oxydierte oder erst später gebildet wurde.

Von der ersten Puppenserie von *Vanessa urticae*, die 24 Stunden

lang bei 15 mm Quecksilberdruck ausgehalten hatte, kam nach 12 Tagen Puppenruhe ein Falter zur Entwicklung, bei dem die dunkeln Vorderrandflecken teilweise verbunden waren; es hatte sich also ein Übergang zu *Vanessa urticae* aberr. *ichnusoides* gebildet. Die Flügel des Falters waren etwas verküppelt.

Von *Vanessa io* erhielt ich mehrere Falter, deren Flügel sich durch stellenweise völlige Schuppenlosigkeit auszeichneten, auch hier waren die Flügel verküppelt und konnten nicht gespannt werden.

Es ist möglich, daß wir bessere Resultate erzielen werden, wenn wir die Luftverdünnung nicht in dem Maße auf die Puppe einwirken lassen, wie es in diesen Versuchen geschehen ist; immerhin ersehen wir aus den bisherigen Experimenten, daß die durch die verminderte Sauerstoffspannung erzielten Kolorit- und Zeichnungsverschiebungen im Falterflügel in derselben Richtung verlaufen wie die durch Sauerstoffentziehung bedingten Veränderungen. Die Versuche sind aber auch deshalb interessant, weil sie uns die Widerstandsfähigkeit der Schmetterlingspuppe noch von einer neuen Seite kennen lehrt.

d. Einwirkung reiner Sauerstoffatmosphäre.

Ich möchte der Vollständigkeit halber noch eines Versuches Erwähnung tun, den ich vor Jahren mit gutem Erfolg gemacht und im vergangenen Sommer leider ohne Erfolg wiederholt habe, da die dazu verwendeten Puppen alle angestochen und infiziert waren. Im Sommer 1897 war ich zum erstenmal an die Prüfung der Frage herangetreten, ob die Zusammensetzung der von der Schmetterlingspuppe geatmeten Luft von Einfluß sei auf die Entwicklung oder auf die Gestaltung des Falters. Ganz besonders glaubte ich damals von einer vermehrten Sauerstoffzufuhr interessante Ergebnisse in bezug auf die Koloritänderung des Falterflügels erwarten zu dürfen.

Der Versuch war in folgender Weise angeordnet: Fünf bis sechs Tage alte Puppen von *Vanessa urticae* wurden in Kochflaschen verbracht, die mit Sauerstoff gefüllt worden waren. In den Flaschen befand sich ein Reagensglas, das kleine Stückchen Ätzkali enthielt, um den großen Feuchtigkeitsüberschuß — der Sauerstoff war unter Wasser in die Flaschen eingefüllt worden — und die von den Puppen abgegebene Kohlensäure zu absorbieren. Die Flaschen wurden alle drei Tage frisch mit Sauerstoff gefüllt, obwohl die Probe jedesmal ergab, daß die Flaschen noch genügend reinen Sauerstoff enthielten, um ein glühendes Streichholz zum Aufflammen zu bringen.

Die Puppenruhe der im Sauerstoff sich entwickelnden Falter

währte 9—12 Tage und war somit von durchaus normaler Dauer. Die Schmetterlinge schlüpfen in der Sauerstoffatmosphäre ohne Schwierigkeit aus und konnten auch als ausgebildete Falter darin leben. Die Veränderungen, welche sich an den ausgekommenen Faltern feststellen ließen, waren die folgenden (Taf. XXV, Fig. 3): die Färbung war bei allen Schmetterlingen viel weniger satt und viel weniger glänzend. Statt rotgelb, erschien die Grundfarbe der Flügel mehr hell-bräunlichgelb. Die Schmetterlinge sahen aus, wie wenn sie am Licht abgeschossen wären; alle Töne, auch die der schwarzen Flecke am Flügelvorderrand, waren verblichen und die Flügelunterseiten zeigten sich besonders aufgehellt. Bei einigen Exemplaren waren die dunkeln Seitenrandzellflecke verschwunden oder sehr stark reduziert, wie es bei der Wärmevarietät des Falters, bei *Vanessa ichnusa*, gewöhnlich ist, bei andern waren sie vorhanden. Was indessen als die wichtigste aller Veränderungen anzuführen war, bezog sich auf die Ausbildung der chitinösen Teile des Schmetterlings. Die Flügelmembran und ebenso die Flügelrippen waren bei allen Faltern viel dünner und zarter als es normalerweise der Fall ist. Der Flügel selbst macht den Eindruck der Schuppenlosigkeit, weil die Schuppen des Mittelfeldes, also namentlich die roten, zu schmalen, nach aufwärts gerollten Gebilden geworden sind und nur ganz dünn gesät vorkommen, so daß an vielen Stellen die weiße seidengänzende Flügelmembran durchschimmert. Auf der Unterseite der Flügel ist diese Schuppenreduktion nicht eingetreten. Was die Veränderungen im Kolorit der Flügel, besonders das Hellerwerden der Grundfarbe betrifft, so glaube ich diese Farbenveränderung schon früher mit Recht auf erhöhte Oxydationsprozesse zurückgeführt zu haben, auf denselben Vorgang, der auch das Ausbleichen der Schmetterlingsfarben im Licht bedingt. Auf eine erhöhte Stoffwechseltätigkeit meinte ich damals auch die auffallende Reduktion der epidermalen Organe beziehen zu können. Heute, wo sich aus einer großen Reihe gasanalytischer Untersuchungen ergeben hat, daß auch der atmosphärische Stickstoff nicht gleichgültig für den Stoffwechsel der Schmetterlingspuppe ist, möchte ich die Frage noch offen lassen, ob nicht das Fehlen dieses Gases in der Atmosphäre von nachteiligen Folgen auf die Ausbildung des Chitins werden kann.

Zusammenfassung.

Wie schon in der Einleitung ausgeführt wurde, lag es mir besonders daran, durch die im vorhergehenden mitgeteilten Experimente

Aufschluß über die physiologischen Ursachen der bei den Vanessen vorkommenden Zeichnungsverschiebungen zu erhalten, um dadurch neue Anhaltspunkte für meine an anderer Stelle niedergelegten Anschauungen über die Ursachen der Varietäten- und Aberrationsbildung bei Schmetterlingen zu gewinnen.

Außerdem hoffte ich auf diesem Weg Licht in die Frage zu bringen, in welchem Zusammenhang der rote und schwarzbraune Farbstoff der Vanessenflügel zueinander stehen, in wie weit sich die Annahme bestätigen läßt, daß der dunkle Farbstoff als ein Abkömmling des roten Pigments anzusehen ist. Wenn ich nun auch in diesem Punkt zu keiner endgültigen Entscheidung gelangt bin, so haben die Versuchsergebnisse doch weitere Einblicke in die physiologischen Prozesse gestattet, die schließlich zu der Vermehrung des einen oder andern Pigments führen.

Auch in anderer Richtung ergaben sich Anhaltspunkte, die uns für die Beurteilung der komplizierten Lebensvorgänge während der Puppenruhe nützlich werden können.

In letzter Linie scheinen mir die Experimente geeignet, um die vielumstrittene Frage nach der phylogenetischen Bedeutung der Aberrationen zu klären, denn es geht, wie wir sahen, aus den Versuchen klar und deutlich hervor, daß bei dem Zustandekommen von Aberrationen keinerlei Anhaltspunkte gegeben sind, die die Annahme einer partiellen oder totalen Entwicklungshemmung stützen könnten. Im Gegenteil, alles läßt darauf schließen und weist darauf hin, daß wir in den Aberrationen Färbungsanomalien vor uns haben, die allerdings dadurch, daß sie sich als auf die Nachkommen durch Vererbung übertragbar erwiesen, von phylogenetischer Bedeutung werden können, vorausgesetzt, daß in der Natur die Bedingungen zu ihrer Bildung nicht zu selten gegeben sind. Die Zeichnungsverschiebungen dieser anormal gestalteten Falter tragen einen ausgesprochen fortschrittlichen Charakter. Es hat sich somit die Theorie STANDFUSS', der die Aberrationen als Färbungsanomalien individueller Natur anspricht, als richtig, die Rückschlagtheorie FISCHERS als unhaltbar erwiesen.

Einen direkten Einfluß auf die Farbenbildung in der Schmetterlingspuppe, besser gesagt auf die Verfärbung des Schmetterlingsflügels, dürfen wir meiner Ansicht nach mäßiger Temperaturerhöhung zuschreiben, sofern es die dadurch bewirkte Dunklerfärbung des roten Farbstoffs, der Flügelgrundfarbe, betrifft. Ich schreibe diese Koloritveränderung deshalb dem direkten Einfluß der Wärme zu, weil der Farbstoff auch außerhalb des lebendigen Organismus, wenn er sich

in wässriger Lösung befindet, durch Temperaturerhöhung in derselben Weise verändert wird. Direkt farbenverändernd wirken ferner ein sehr bedeutend erhöhter Prozentgehalt des Sauerstoffs in der von der Puppe geatmeten Luft und in den Raupen- und Puppenorganismus eingeführte aromatische Substanzen. Die Sauerstoffwirkung äußert sich in einem Verblässen der Flügelfarben, die Anwesenheit aromatischer Substanzen, im vorliegenden Fall des Hydrochinons, durch eine schnell auftretende Vermehrung des roten Pigments in der Epidermis von Puppe und Raupe und in der Bildung melanotischer Pigmente im Blut. Wie weit eine Bereicherung des Organismus an aromatischen Substanzen für die Flügelfärbung von Wichtigkeit werden kann, darüber geben uns die bisherigen Versuche keinen bestimmten Aufschluß.

Wenn wir die Verdunklung der roten Grundfarbe des Schmetterlingsflügels auf eine direkte Wärmewirkung zurückzuführen berechtigt sind, so muß die Bildung des schwarzbraunen Pigments der indirekten Wirkung der thermischen Reize zugeschrieben werden. Temperaturerhöhungen bis unter 40° verhindert das Entstehen melanotischer Pigmente sowohl in der Puppenhülle wie auch in der Zeichnung des Falters. Temperaturniedrigung bewirkt im Gegenteil eine Zunahme der dunkeln Farbstoffe. Erhöhter Stoffwechsel, beschleunigte Entwicklung ist der Entstehung dunkler Pigmente somit ungünstig, während diese in einer Verlangsamung der Lebensprozesse eine günstige Bedingung für ihre Bildung finden.

Die durch mäßige Temperaturniedrigung, durch »Kältereiz«, eingeleiteten Veränderungen im Falterkleid werden durch kurze Anwendung von Hitze oder Frost auf die Schmetterlingspuppe noch gesteigert. Es entstehen Aberrationen, die neben den noch weiter ausgebildeten Merkmalen der Kälteformen, ich erinnere nur an die Vermehrung der schwarzen Beschuppung am Flügelvorderrand und an die Umgestaltung der Seitenrandzeichnung, charakteristische Zeichnungsverschiebungen zeigen, die von dem Typus der Art oft weit abweichen. Der Hauptfaktor bei der Aberrationsbildung ist, wie wir sahen, die zeitweilige Hemmung der Oxydationsvorgänge im Puppenorganismus. Es ist gleichgültig ob wir diesen Zustand durch Sauerstoffentziehung erreichen, oder dadurch, daß wir durch äußere Reize die Reaktionsfähigkeit des Plasmas verringern oder aufheben, und auf diese Weise die Oxydationsvorgänge unterbrechen. Hitze und Frost wirken direkt auf das Plasma, sie heben die Irritabilität desselben auf, wie es auch durch narkotische Mittel geschehen kann.

Die Folgen der Anwendung von Hitze- und Frosttemperaturen bei Schmetterlingspuppen sind die Aberrationen. Die überhitzte oder unterkühlte Zelle ist nicht mehr imstande sich mit dem Sauerstoff der Luft zu verbinden, geradeso wie sich auch die Sauerstoffverbrennung über Phosphor bei niederer Temperatur nicht mehr vollzieht. Dasselbe kann, wie CL. BERNARD, NENCKI und SIEBERT (6) nachgewiesen haben, durch narkotische Mittel erreicht werden und E. FISCHER hat uns gezeigt, daß auch durch den Einfluß von Narcotica auf die Puppen, Frost- und Hitzeaberrationen entstehen. Ein weiteres Mittel um die Oxydationsvorgänge im Organismus zum Stillstand zu bringen oder wenigstens zu hemmen, ist die Sauerstoffentziehung, diese müßte, wenn meine Auffassung von der Aberrationsbildung richtig war, ebenfalls zu aberrativen Faltern führen. Diese Forderung hat sich vollkommen bestätigt. Sowohl in Kohlensäure wie in Stickstoffatmosphäre sind Frost- und Hitzeaberrationen entstanden und wie es scheint in größerem Prozentsatz wie bei der Anwendung thermischer Reize. Auch der Aufenthalt der Puppen im luftverdünnten Raum, in dem die Sauerstoffspannung so gering ist, daß keine Oxydation des Schmetterlingsblutes stattfinden konnte, führte zur Bildung einer aberrativen *Vanessa urticae*. Wir können also verallgemeinern sagen, daß jeder Einfluß, der bei der jungen Puppe die Verbrennungsprozesse herabsetzt, daß jeder Einfluß, der die Atmungstätigkeit hemmt, aberrative Bildungen zur Folge hat, Bildungen, die sich durch eine Überhandnahme schwarz pigmentierter Schuppen und durch die Reduktion des roten Farbstoffs auszeichnen.

Von physiologischem Interesse sind auch die Tatsachen, die sich für den Chitinbildungsvorgang ergeben haben. Wir haben gesehen, daß die Puppenhülle niemals erhärtet, daß auch die Flügelmembranen des Falters weich bleiben, wenn die Atmungstätigkeit des Insekts beschränkt wird. Das Erhärten der Puppenhülle kann somit nicht als ein Austrocknungsprozeß eines von den chitinbildenden Zellen abgesonderten Sekretes betrachtet werden. Wir müssen diesen Vorgang als einen Lebensprozeß ansehen, der sich nur in Gegenwart von Sauerstoff abspielen kann und in einer Metamorphose des Plasmas der Epithelzellen besteht, eine Anschauung, die ich schon früher auf Grund histologischer Befunde ausgesprochen habe.

Wie zur Chitinbildung, so bedarf die Schmetterlingspuppe auch zur Bildung melanotischer Pigmente des Sauerstoffs, so daß weder eine Färbung der Puppenhülle noch eine Dunkelfärbung vergossenen Blutes in sauerstofffreier Atmosphäre oder im Vacuum stattfinden kann.

Vollkommen erfolglos waren die Versuche mit Radiumstrahlen. Ich hoffte auf diese Weise wirkliche »Hemmungsformen« zu erziehen, erhielt aber ganz normal gebildete und in normaler Zeit entwickelte Falter, obwohl ich von der Raupe an Tiere jeden Alters der Wirkung eines als sehr aktiv erprobten Radiumpräparates ausgesetzt hatte und auch nicht versäumt habe die Expositionsdauer zu variieren. Auch die Wasserentziehung über Schwefelsäure hat weder das Aussehen des Schmetterlings noch die Dauer der Puppenruhe beeinflusst.

Zum Schluß sei noch auf eine Beobachtung hingewiesen, die gelegentlich der Prüfung des Puppenblutes auf Chromogene gemacht wurde. Es zeigte sich hierbei, daß am Anfang der Puppenruhe weniger Chromogene im Blut enthalten sind, wie in späteren Tagen, während die oxydierenden Enzyme auch der jungen Puppe nicht fehlen, denn wurde dem Blut der jungen Puppe eine Spur Hydrochinon zugefügt, so trat sofort die Dunkelfärbung ein, die bei älteren Puppen nie ausbleibt, wenn das Blut mit atmosphärischer Luft in Berührung kommt. Diese Erscheinung ist an sich interessant, aber noch mehr von Bedeutung, weil bei Pflanzen, wie ich eingangs erörtert habe, genau dasselbe Verhalten beobachtet worden ist. Auch der jungen Pflanze fehlen die Chromogene, die später die Dunkelfärbung der Säfte bedingen, während das oxydierende Enzym von Anfang an vorhanden ist und, wie GONNERMANN annimmt, dazu beiträgt, um aus den Eiweißkörpern das Tyrosin, das hier als Chromogen auftritt, abzuspalten. Es besteht somit in diesem Punkte eine sehr schöne Analogie zwischen den Lebensvorgängen der Pflanze und des Tieres, eine Übereinstimmung, die, wie wir später sehen werden, auch in anderer Hinsicht die Stoffwechselvorgänge der Schmetterlingspuppe auszeichnet.

Literaturverzeichnis.

- 1 a. GEORG DORFMEISTER, Über die Einwirkung verschiedener während der Entwicklungsperiode angewandter Wärmegrade auf die Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge. In: Mitt. d. naturw. Ver. f. Steiermark. Graz 1864. Heft II, S. 99—108.
- 1 b. — Über den Einfluß der Temperatur bei der Erzeugung von Schmetterlingsvarietäten. Ibid. Jahrg. 1879, S. 1—8.
2. E. FISCHER, Lepidoterologische Experimentalforschung. Allg. Zeitschr. f. Entom. Bd. VIII. 1903.
- 3 a. O. v. FÜRTH und H. SCHNEIDER, Über tierische Tyrosinasen und ihre Beziehungen zur Pigmentbildung. Beiträge z. chem. Physiol. u. Pathol. Zeitschr. f. d. ges. Biochemie. Bd. I. Heft 5 und 6. 1901.
- 3 b. — Vergleichend-chem. Physiol. d. niederen Tiere. G. Fischer, Jena 1903.
4. GONNERMANN, Homogenitinsäure, die farbenbedingende Substanz dunkler Rübensäfte. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. LXXXII. 1900. S. 289.

444 M. Gräfin v. Linden, Physiolog. Untersuchungen an Schmetterlingen.

- 5 a. Gräfin v. LINDEN, Morphologische und physiologisch-chemische Untersuchungen über die Pigmente der Lepidopteren. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. XCVIII. 1903. S. 1—89.
- 5 b. — Der Einfluß des Stoffwechsels der Schmetterlingspuppe auf die Flügel-färbung und Zeichnung des Falters. Arch. f. Rassen- und Gesellsch.-Biologie. Jahrg. 1. Heft 4. 1904. S. 477—518.
6. NENCKI und N. SIEBERT, Über eine neue Methode die physiologische Oxydation zu messen und über den Einfluß der Gifte und Krankheiten auf dieselben. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. XXXI, S. 319—349. 1883.
7. A. PICTET, L'influence des changements de nourriture sur les chenilles et sur la formation du sexe de leurs papillons. In: Compt. Rend. Soc. d. phys. et d'hist. Nat. Genève. T. XIX. 1902. p. 66—69.
- 7 a. — L'influence des changements de nourriture des chenilles sur le développement de leurs papillons. In: Compt. Rend. Soc. Helvet. sc. Nat. Genève. Arch. d. sc. phys. et nat. p. 146—167.
- 7 b. — Variations des papillons provenant des changements d'alimentation de leurs chenilles et de l'humidité. Arch. sc. phys. et nat. Genève Ann. 107. Période 4. T. XVI. 1903. p. 585—588.
8. M. STANDFUSS, Über die Gründe der Variation und Aberration des Falterstadiums bei den Schmetterlingen mit Ausblicken auf die Entstehung der Arten. Leipzig 1894.
- 8 a. — Weitere Mitteilungen über den Einfluß extremer Temperaturen auf Schmetterlingspuppen. Entomol. Zeitschr. 1895. Nr. 12. S. 1—8.
- 8 b. — Experimentelle zool. Studien an Lepidopteren. Neue Denkschrift d. allg. schweiz. Gesellsch. f. d. ges. Naturw. 1898. S. 5—40. Taf. I—V.
- 8 c. — Gesamtbild der bis Ende 1898 an Lepidopteren vorgenommenen Temperatur- und Hybridationsexperimente. Insektenbörse. Jahrg. XVI. Nr. 11. 1899. 24 S. 4 Taf.
9. E. B. POULTON, The experimental proof, that colours of certain lepidopterous Larvae are largely due to modified plants pigments derived from food. Proc. roy. soc. T. LIV. 1893.
10. WEISMANN, Studien zur Descendenztheorie. I. Über den Saisondimorphismus der Schmetterlinge. Leipzig 1875.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXV.

Fig. 1. Unter normalen Bedingungen aufgewachsene *Vanessa urticae*.

Fig. 2. Puppenhülle von *Vanessa urticae*.

Fig. 3. *Vanessa urticae*, deren Puppe sich in Sauerstoffatmosphäre entwickelt hat.

Fig. 4. *Vanessa urticae* var. *ichnusa*. Raupe und Puppe haben ihre Entwicklung auf dem Thermostaten bei einer Temperatur von 32—35° C. durchlaufen. Puppenruhe 6 Tage.

Fig. 5. Unpigmentierte, perlmutterglänzende Puppenhülle der *Vanessa urticae* var. *ichnusa* (Fig. 4).

Fig. 6. *Vanessa urticae* aberr. *ichnusoides*. Die 72 Stunden alte Puppe hat 24 Stunden in Kohlensäureatmosphäre verbracht. Puppenruhe 14 Tage.

Fig. 7. *Vanessa io*, unter normalen Bedingungen aufgewachsener Falter.

Fig. 8. *Vanessa urtica* aberr. *ichnusoides*. Die 12—18 Stunden alte Puppe befand sich 24 Stunden lang in Kohlensäureatmosphäre. Puppenruhe 13 Tage.

Fig. 9. *Vanessa io* aberr. *belisaria* Oberth. Die 24—36 Stunden alte Puppe befand sich während 39 Stunden in Stickstoffatmosphäre. Puppenruhe 16 Tage.

Fig. 10. *Vanessa urticae* aberr. *ichnusoides*. Die 48 Stunden alte Puppe befand sich 24 Stunden lang in Kohlensäureatmosphäre. Puppenruhe 14 Tage.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: [82](#)

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

Artikel/Article: [Physiologische Untersuchungen an Schmetterlingen
411-444](#)