

Aus der Graber'schen Interpretation meiner Hypothese könnte vielleicht der Leser den Schluß ziehen, daß ich die Ringfurche von *Chalicodoma* von der des *Astacus* direct ableite. Es ist fast überflüssig zu erklären, daß ich dies ebenso wenig thue, wie ich die Insecten von den Crustaceen herzuleiten geneigt bin. Es handelt sich ja offenbar bloß um die Analogie der Mechanik des Einstülpungsvorganges bei gewissen meroblastischen Eiern, auf welche ich in meinem kurzen Aufsätze (No. 363 des Zool. Anz.) hingewiesen habe.

St. Petersburg, 9. 21. September 1891.

4. Beobachtungen über die verschiedenen Schuppenfarben und die zeitliche Succession ihres Auftretens (Farbenfelderung) auf den Puppenflügelchen von *Vanessa urticae* und *Io*.

Von Dr. phil. F. Urech, Tübingen.

eingeg. 26. September 1891.

Die öftere Übereinstimmung in der Farbe des Harnes vieler Schmetterlingsarten mit dem vorwiegenden Farbentone ihrer Schuppen hatte mich zu der Meinung veranlaßt (siehe Zoolog. Anzeiger 1890), daß diese Übereinstimmung keine zufällige sei, sondern daß zwischen beiden Farbstoffen ein physiologischer Zusammenhang bestehe. Da von der im Raupenzustande aufgenommenen Pflanzennahrung das Chlorophyll unverändert wieder ausgeschieden wird, so werden nur farblose oder weiße chemische Verbindungen verdaut, und die Farbstoffe, die in den Schuppen und Malpighi'schen Gefäßen der Schmetterlinge erscheinen und als Auswurfstoffe bezeichnet worden sind, müssen daher entweder analytische oder synthetische Umwandlungsstoffe der Nahrungsmittel sein. Von den chemischen Farbstoffen der Schmetterlingsschuppen (die sogenannten physikalischen Farben, wie die Interferenz- und metallglanzähnlichen Farben, seien hier zunächst nicht in Betracht gezogen) ist vorauszusetzen, daß ihre Grundsubstanzen (Chromogene) vom Blutstrome herbeigeführt werden, etwa ähnlich wie es Krukenberg vom Coriosulfurin der Vogelfedern voraussetzt.

Bei den Schmetterlingsschuppen entstehen, wie die neuen Versuchsergebnisse von Schäffer beweisen, die verschiedenen Farben des Schuppenpigmentes einer Species erst successive aus einem hellgefärbten Pigmentstoffe. Meine hierauf bezüglichen Beobachtungen an *Vanessa urticae* und *Io* ergeben, daß alle Schuppen dieser Species anfangs einfarbig sind, bei *Vanessa urticae* schwach röthlich, bei *V. Io* ganz weiß, und aus diesem weißen Pigmente entstehen die Farben des fertigen Schmetterlings, und zwar in folgender Reihenfolge: Aus der

anfänglich durchweg gleichen Farbe entsteht in den hierfür bestimmten Feldern der Flügelflächen Gelb, einige Zeit später entsteht in anderen hierfür erwählten Parcellen aus dem Weiß (*Vanessa Io*), Roth bis Rothbraun, und zuletzt aus Weiß das Schwarz der Flügel. Da bei *Vanessa Io* die Flügelunterseite des fertigen Schmetterlings durchweg fast schwarz ist, so entsteht hier diese Farbe ebenfalls aus Weiß gegen das Ende des Puppenzustandes hin und zwar sehr rasch.

Die Frage über einen physiologischen Zusammenhang zwischen Farbe des Harnes und der Schuppen nimmt somit eine etwas andere Bedeutung an als wie ich früher vermeinte. Die Übereinstimmung könnte nicht etwa die Folge eines Transportes der verschiedenfarbigen Farbstoffe von einem Bildungsherde her einerseits in die Malpighischen Gefäße, andererseits in die Schuppen sein, sondern es kann nur etwa dasselbe Chromogen dem Harn und den Flügelschuppen zu Grunde liegen, welches sich dann in den Endstationen in die hier auftretenden Farbstoffe differenziert, im Harn unter sich gemischt und in Lösung, in den Schuppen fest und vertheilt. Hierbei ist wohl anzunehmen, daß das Chromogen auf den verschiedenen Wegen auch verschiedenen Einwirkungen ausgesetzt, und deshalb nicht immer schließlich in dieselben Farbstoffe differenziert ist. Leicht begreiflich sind daher starke Abweichungen von einer Farbenübereinstimmung der Schuppen und des Harnes. Schmetterlingsflügel mit farbstoffhaltigen Schuppen sind bekanntlich nicht ausnahmslos bei allen Lepidopteren vorhanden, es giebt Arten mit stellenweise schuppenlosen Flügeln (sogenannte Fenster) und ganze Gattungen fast ganz schuppenlos (Sesien). Wie eben immer auch Abweichungen von einem Hauptmerkmale einer größeren Abtheilung von Organismen vorkommen, so auch hier betreffend der Lepidopterenflügel; es kommt auch noch der Fall vor, wo Schuppen vorhanden sind, die zwar nicht farblos, aber doch keinen chemischen Farbstoff enthalten, sondern sogenannte physikalische oder optische Farben zeigen in Folge von Dispersion, Interferenz, es sind die schillernden, irisierenden, metallglanzähnlichen Farben, als Beispiele seien genannt die blauen Flecken von *Vanessa*-Arten, das Irisieren der *Apatura*, das Schnee- und Silberweiß von *Leucoma saïcis*, dessen Schmetterlingsharn röthlich gefärbt ist; hier ist selbstverständlich kein Zusammenhang zwischen Farbe des Harns und der Schuppen. Es folgt hier eine Zusammenstellung der Species, die ich bis jetzt in Betreff der Farbe des Harns und der Schuppen in Betracht gezogen habe:

Name des Schmetterlings	Farbe des Harns	Vorherrschende Farbe der Schuppen
<i>Tinea evonymella</i>	gelblichgrau	hellgrau
<i>Agrotis pronuba</i>	gelblichgrau	gelbbraun
<i>Diloba coeruleocephala</i>	grau	braun
<i>Leucoma salicis</i>	braungrau	silberweiß
<i>Porthesia chrysoorrhoea</i>	bräunlichgrau	weißbraun
<i>Orgyia antiqua</i>	gelbbraun	braun
<i>Phalera bucephala</i>	hellgraubraun	gelblichgrau
<i>Gastropacha nestreria</i>	hellbraungelb	hellbraun
<i>Gastropacha lanestrus</i>	graugelb	gelbbraun
<i>Gastropacha trifolii</i>	braun	gelbbraun
<i>Harpyia vimla</i>	schokoladebraun	weißlich
<i>Scolioptrix libatrix</i>	grünlichgrau	graubraun
<i>Euprepia fuliginosa</i>	hellröthlichbraun	röthlichbraun
<i>Saturnia pav. m.</i>	braun	grau
<i>Arctia caja</i>	braungelb	röthlich
<i>Arctia purpurea</i>	gelbgrau	gelb, purpur
<i>Pieris brassicae</i>	weiß, manchmal anfangs braun	weiß
<i>Rhodocera rhamnii</i>	grüngelb	gelbgrün
<i>Vanessa urticae</i>	roth	röthlichbraun
<i>Vanessa polychloros</i>	purpur	röthlichbraun
<i>Vanessa C-album</i>	hellgelb	hellroth
<i>Vanessa Io.</i>	gelblichbraun	braun
<i>Vanessa antiopa</i>	purpur	dunkelbraun
<i>Vanessa atalanta</i>	purpur	roth, schwarz
<i>Papilio machaon</i>	zuerst braungrau, dann grünlich	gelb, schwarz
<i>Zygaena</i>	hellgrau	roth
<i>Cossus ligniperda</i>	graubraun	grau
<i>Macroglossa stellatarum</i>	anfangs schwärzlich, später grauroth	graubraun
<i>Deilephila euphorbiae</i>	röthlichgrau	röthlich, braungrau

Phylogenetische Schlussfolgerungen aus der zeitlichen Succession des Auftretens der Schuppenfarben auf den Feldern der Chrysalidenflügelchen von *Vanessa urticae* und *Io*.

Die Berechtigung dieses Merkmals zu phylogenetischen Schlüssen wird vielleicht in Frage gestellt und mit dem Einwande bestritten, daß den Farben der Schuppen als etwas zu leicht und schnell Veränderbarem nicht die Beweiskraft beizumessen sei wie inneren Organen, Gliedern oder der ganzen Organisation und Gestalt einer Thierclassen, weil, wie Experimente gezeigt hätten, schon bei einer einzigen Generation Farbvariationen durch Änderung der Nährpflanzen erzielt werden können. Meiner Überzeugung nach ist dieser Einwand hier nicht zutreffend. Zuvörderst ist zu bemerken, daß die in der Literatur verzeichneten, in der Absicht den Zusammenhang von Raupenfutterpflanze (bzw. einiger ihrer speciell wirksamen Bestandtheile)

und Farbenvariation der Schmetterlingsschuppen festzustellen, unternommenen Experimente nicht immer einen solchen Zusammenhang ergaben. Änderungen in der Zeichnung (sogenannte Muster, Färbung) wurden kaum erzielt und betreffs der Farbe selbst wurden bloß hellere und dunklere Töne erhalten; bei vielen Species traten nur für den Raupenzustand, keineswegs für die Schmetterlingsschuppen Farbenänderungen auf. So viel mir bekannt geworden ist, sind es hauptsächlich Futterpflanzen, z. B. *Hyoscyamus*, *Belladonna*, die mehr oder weniger starke Narcotica oder sonst wie z. B. *Juglans* eigenthümliche Stoffe enthalten, welche Varietäten hervorbringen; die Farbenänderungen sind also wahrscheinlich durch Nervenreiz bewirkt.

Daß ein und dasselbe Pflanzenfutter aber auch in verschiedener Weise verdaut wird bei verschiedenen Lepidopterenklassen, beobachtete ich betreffs der Nessel (*Urtica*) an *Vanessa* und einem Microlepidopter (Wickler); bei ersterer ist der Mageninhalt intensiv grün vom Chlorophyll, beim Anfassen der Raupe am Kopfe erbricht sie eine tiefgrüne Flüssigkeit; während des Pseudopuppenstadiums, nachdem die Raupe zu fressen schon aufgehört hat, geht diese grüne Flüssigkeit im Magen in Roth über, wird immer intensiver roth und verschwindet erst wieder nach dem Beginne des Puppenstadiums. Bei dem von mir in Vergleich gezogenen nesselfressenden Microlepidopter hingegen ist der Mageninhalt kaum merklich grün gefärbt, es tritt auch keine Rothfärbung desselben im Pseudopuppen- und Puppenzustande ein, die Raupe erbricht sich auch nicht beim Anfassen. Daß mit diesen beiden verschiedenen Erscheinungen in der Verdauung aber etwa der Unterschied in den Harn- und Schuppenfarben — bei *Vanessa* sind es intensive lebhaftere, bei der Wicklerspecies matte graue schattenhafte Farben — zusammenhänge, ist nicht anzunehmen, denn bei *Leucoma salicis* mit seinen silberweißen Flügeln habe ich betreffs der Farbe des Magen- und Darminhaltes der Raupe ganz dieselben Beobachtungen wie an *Vanessa* gemacht.

Es ist von Transformationsforschern die wohlberechtigte Meinung ausgesprochen worden, daß die Ergebnisse des Studiums des Raupenlebens bzw. ihrer Entwicklungsformen, Hautfarbe etc. weit weniger für Schlüsse auf die Stammesentwicklung (Phylogenie) geeignet seien, als die des ruhigen Puppenlebens, das weder durch Umsätze mechanischer Energie (Ortsbewegung) nach chemischer Energie (Ernährung) beeinflusst werde, was hingegen beim oft sehr langen Raupenstadium in stark veränderlichem Maße der Fall ist. Für den Puppenzustand hat F. Müller die successive Änderung des Geäders der Chrysalidenflügelchen zu phylogenetischen Schlußfolgerungen über Schmetter-

lingsspecies verwerthet. Schäffer wollte die Zeichnung (Abgrenzungsweise der Farbenfelder der Flügel ohne Rücksicht auf die specielle Farbe) der Stammesentwicklung zu Grunde legen, doch ergaben sich ihm in Bezug hierauf keine verwertbaren Wahrnehmungen, was möglicherweise seinen Grund nur darin hat, daß dieses phyletische Merkmal in der Ontogenie nicht mehr recapituliert wird, es findet ja auch in der Embryoentwicklung (Ontogenie) der Säugethiere nur eine sprungweise und daher nur theilweise Recapitulation der Phylogenese statt, wie Marshall in einer Abhandlung dargelegt hat.

Die Thatsache, daß die Felderung (Farbenbegrenzung) der Flügelflächen z. B. der von mir untersuchten *Vanessa*-Arten in voller Schärfe auftritt, und constant bleibt, bevor die speciellen Farben des fertig gebildeten auskriechenden Schmetterlings erscheinen, deutet darauf hin, daß diese Felderung auch phylogenetisch älter ist, als die specielle Art der Farben des fertigen Schmetterlingsflügels. Wie ich bereits weiter oben beschrieben, zeigen bei ihrem ersten Auftreten sämtliche Schuppen aller Flügelflächen einen einzigen hellen Farbstoff, er ist z. B. bei *Vanessa Io* ganz weiß; dann entsteht nach wenigen Tagen auf den dazu bestimmten Stellen (Felder) aus diesem Weiß ein Gelb, einige Zeit später tritt dann auf anderen theils nebenan, theils entfernter liegenden Stellen statt ihres Weiß ein Roth (oder Rothbraun) auf, und zuletzt sieht man auf dazu bestimmten noch übrigen Plätzen aus ihrem Weiß ein Schwarz werden, wenige Tage vor dem Auskriechen des Schmetterlings. Die verschiedenen Farben treten also in der Reihenfolge wie im Spectrum von der hellsten Farbe, dem Gelb, an nach Rothbraun hin auf, es ist ein Fortschreiten von Weiß zu den sogenannten warmen Farben der Maler. Außerdem aber auch, wie ich hier meine Beobachtungen ergänzen muß, von Weiß zu den kalten Farben Blau und Violett auf den zugehörigen Flecken. Jede dieser sogenannten warmen und kalten Farben entsteht aber aus Weiß, in Bezug hierauf ist hervorzuheben, daß mehrere *Vanessa*-Arten, z. B. *Atlanta*, *C-album*, *Cardui* das Weiß an einigen Stellen beibehalten haben, der fertige Schmetterling hat auch weiße Felder.

Diese zeitliche Succession des Auftretens dieser Farben fand ich ausnahmslos bei einer sehr großen Anzahl und in kurz auf einander folgenden Zeitintervallen untersuchter Puppen je ein und desselben Raupennestes von *Vanessa Io* und *urticae*, so daß ich die Angabe eines Untersuchers, es trete zuerst Schwarz auf und dies sei die phyletisch älteste Farbe, für irrthümlich halten muß. Zu einer solchen Täuschung könnte etwa beigetragen haben: Untersuchung der Puppen in nicht genügend kurzen Zeitintervallen, beträchtlich verschiedenes Verpuppungsdatum der zu einer Versuchsserie verwendeten Individuen,

Nichtbeachtung des feuchten Zustandes der frischen Chrysalidenflügelchen, in welchen die Farben alteriert erscheinen können.

Ich halte es — einen Schritt weiter gehend als Schäffer — für begründet, oben dargelegte von mir beobachtete zeitliche Succession der Flügelfelderfärbung von *Vanessa*-Species zu phylogenetischen Folgerungen zu verwerthen, d. h. daraus zu schließen, daß die *Vanessa* zuerst weißlich waren. Für die nun folgenden Änderungsweisen der Farben und somit des Entstehens verschiedener Species während sehr langer Zeiträume sind nun aber zunächst zwei Möglichkeiten denkbar, die ich mit A und B bezeichnen will:

A. Das anfängliche Weiß auf den ganzen Flügelflächen gieng totaliter in Gelb über, während eines längeren Zeitraumes, später gieng ein Theil des Gelb in Roth über, und noch später ein Theil dieses Roth in Braun bis Schwarz. So entstanden nach und nach Species mit complicierterer Farbenfelderung als die vorhergehenden phylogenetisch jüngeren Species hatten. Es ist aber auch wohl anzunehmen, daß sich in Folge besonderer klimatischer Verhältnisse ältere Species fortpflanzten ohne zu variieren.

B. Das anfängliche Weiß gieng nicht totaliter sondern nur an bestimmten Stellen der Flügelflächen in Gelb über, dieses Gelb blieb auch in der Folgezeit unverändert, während welcher andere Felder direct aus Weiß in Roth übergiengen, und noch später wieder andere weiß gebliebene Felder in Braun oder Schwarz. Dieser Vorgang entspräche genau dem von mir beobachteten successiven Auftreten der Chrysalidenflügel Farben, d. h. ihrer Ontogenie, und er erscheint daher plausibler als der von A. Es ist aber auch möglich, daß in diesem ontogenetischen Lebensabschnitte nur eine sprungweise Recapitulation des betreffenden Speciesstammbaumes stattfindet, und daher nicht mehr bei den verschiedenfarbigen Feldern je die Reihenfolge der Farben durchlaufen wird, sondern aus dem anfänglichen Weiß gleich je die Schlußfarbe, d. h. die des fertigen Schmetterlings auftritt. Möglicherweise erlangen in dem Zeitabschnitte, in welchem die gelben Felder entstehen, die betreffenden Gewebe, Gefäße und darin circulierenden Säfte der Schuppen eine von da an mehr stabil bleibende Beschaffenheit und ermöglichen keine weiteren Änderungen des gelben Pigmentstoffes, er bleibt in der weiteren Differenzierung stehen. Dasselbe gälte dann auch für das später auf anderen Feldern auftretende Roth etc.

Wenn bei einer jüngeren, d. h. phyletisch älteren Species die phyletische Entwicklung in der ontogenetischen der Farbenmuster der Chrysalidenflügelchen erkennbar ist, so darf man nicht nur versuchen, zunächst theoretisch die Farbenmuster der vorangegangenen Species

entsprechend einem linearen Stammbaume in eine Entwicklungsreihe zu ordnen, sondern es kann auch möglich sein, diese Arten noch zur Jetztzeit forterzeugt zu sehen, oder wenigstens eine Anzahl derselben, d. h. diejenigen, die nicht im Kampfe um's Dasein untergegangen sind. Dieses Vorkommen noch in der Gegenwart kann die Folge einer durch irgend welche äußeren Einflüsse bewirkte Genepistase (Stillstand in der Weiterentwicklung) sein. Es sollte sich also für die gegenwärtig noch vorhandenen *Vanessa*-Arten ein Stammbaum aufstellen lassen, wozu möglicherweise auch Arten gehören, welche die Systematik bis jetzt nicht zu dieser natürlichen Gruppe zählt.

Überblickt man die Farbenmuster unserer einheimischen *Vanessa*-Arten in Bezug auf die vorherrschenden Farbentöne, so ließen sie sich z. B. in folgender Weise linear anordnen: *Vanessa L-album*, *C-album*, *xanthomelas*, *V-album*, *polychloros*, *urticae*, *cardui*, *Io*, *Atalanta*, *Antiopa*; doch bin ich weit entfernt diese Reihenfolge für mehr als einen hypothetischen Versuch zu halten, es werden nur gründliche Kenner der Transmutationsweise unter den Lepidopteren dem wirklichen Stammbaume in ihren Aufstellungsversuchen sich nähern. Es kommt dabei auch noch in Frage, wie weit die geometrische Begrenzungsweise der Farben, d. h. die Zeichnung, die sich bei den Chrysalidenflügelchen einer Species von Anfang an für eine einmal entstandene Farbe als constant gezeigt hat, zu berücksichtigen sei, ob dieselbe doch von viel größerer Wichtigkeit sei, als die Farbentöne, da sie ja auch nebst der Form der Flügelränder von den Systematikern als Speciescharacter verwerthet worden ist. Hinwiederum ist aber auch zu beachten, daß es die Anzahl verschiedener Farben ist, die an der Gestaltung der Felderung (Farbenmuster) Antheil hat; sind z. B. an einer Stelle der Flügelflächen aus den weißen Schuppen gelbe geworden, so ist ein gelbes Feld von bestimmter geometrischer Form entstanden, die unverändert bleibt (nach dem Auskriechen des Schmetterlings wird sie nur ganz gleichmäßig vergrößert), es setzen sich nicht etwa noch mehr gelbe Schuppen (aus weißen entstanden) während der weitem Entwicklung der Chrysalide an, so daß die Figur verändert würde; dasselbe gilt für eine andere Farbe, z. B. roth, die später nebenan oder entfernter ein rothes Feld bildet, auch wieder von constanter Figur. Es sind also doch auch die verschiedenen Farben, welche die Flügelfelderung mit bestimmen, und zwar bei den verschiedenen Species oft in sehr verschiedener Weise, wobei dann auch ungleiche theils mehr theils weniger Farben daran Theil nehmen, so daß meistens der Unterschied in der Felderung bei zwei Species viel bedeutender ist, als der Unterschied in der Anzahl auftretender Farben. Wie aber auch bei ein und derselben Species nicht nur die Farbe

sondern auch die Zeichnung bloß durch Einwirkung von Wärme variieren kann, zeigt *Vanessa Levana* (Kälteform) und *Vanessa prorsa* (Sommerform); es kann also in gewissen Fällen die Zeichnung ebenso schnell sich ändern wie die Farbe, beide vereinigt machen das Species-Merkmal aus; es ist die Farbe, welche so zu sagen zeichnet; die Farbe ist das Primäre, die Zeichnung das Secundäre. Gegen diesen Satz wird nur ein Miß- und Halbverständnis der Darwin'schen Sätze von natürlicher Zuchtwahl, Anpassung und initiirender Natur des Organismus als wichtigster Entwicklungsfactor, opponieren.

Der Reihenfolge, die für die vier Tagfaltergattungen *Papilio*, *Vanessa*, *Hipparchia* und *Apatura* als linearer Stammbaum aufgestellt wurde¹, entsprechend ist die je vorherrschende Farbe dieser Arten ungefähr: hellgelb (*Papilio*), gelb bis braunroth (*Vanessa*), braun bis schwärzlich (*Hipparchia*), dunkelbraun bis schwarz (*Apatura*), also annähernd in Übereinstimmung mit der an der *Vanessa Io*-Puppe beobachteten ontologischen Farbenfolge.

Noch möge die Frage kurz in Erwägung gezogen werden, warum gerade diese Reihenfolge weiß, gelb, roth, braun, schwarz ontogenetisch auftrete, also eine Reihenfolge nach zunehmender Wellenlänge und abnehmender Schwingungszahl, sowie nach zunehmender Wärmewirkung hin der vom Farbstoff nicht absorbierten sondern zurückgeworfenen Lichtstrahlen, was die Ursache davon sei. Meines Erachtens war es hauptsächlich die Wärme, bezw. successive wärmeres Klima. Für diese Meinung sprechen sowohl noch jetzt auffällige Vorkommnisse in der Lepidopterengeographie als auch künstliche Versuche. Nach den tropischen Ländern hin werden die Schmetterlingsfarben wärmer (im Sinne der Maler), in arktischen Zonen sind sie heller; künstlich kann man ganz in Übereinstimmung damit durch Einwirkung von Kälte (Eiskübel) auf Puppen z. B. von *Vanessa atalanta* Varietäten mit viel helleren Flügelunterflächen erhalten, als diejenigen der in freier Natur im Sommer ausschlüpfenden Schmetterlinge sind.

Intensiv dunkle Farben bringt die Sommerwärme an der Species *Vanessa (prorsa) levana* hervor, nämlich *Vanessa prorsa*, während Winterkälte eine mehr hellbraune Nachkommenschaft bewirkt, nämlich *Vanessa levana*; Wirkungen, die bekanntlich Dorfmeister auch durch künstlich-thermische Mittel hervorbrachte.

¹ Th. Eimer, Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1891

Band/Volume: [14](#)

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

Artikel/Article: [4. Beobachtungen über die verschiedenen Schuppenfarben und die zeitliche Succssion ihres Auftretens \(Farbenfelerung\) auf den Puppenflügelchen von Vanessa urticae un lo 466-473](#)