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

4. Beobachtungen über die zeitliche Succession des Auftretens der Farbenfelder auf den Puppenflügelchen von Pieris brassicae.

Von Dr. F. Urech, Tübingen.

eingeg. 5. Juni 1892.

1. Experimentelle Untersuchung.

Derartige Beobachtungen habe ich früher an *Vanessa urticae* und *V. Io* angestellt (Zool. Anz. No. 380 Jhg. 1891), und diesmal an *Pieris brassicae*-Puppen, die im Herbst aus Raupen gezogen wurden, während der Monate März, April und Mai vorgenommen. Die Puppen hatten das Alter, in welchem die Flügelchen schon beschuppt sind. Die Form und Größe der Schuppen war bereits dieselbe wie vor dem Ausschlüpfen des Imago, sie waren jedoch noch sehr weich und klebten getrocknet zusammen.

Zuerst erscheinen alle Flügelschuppen weißlich gefärbt, also wie bei *Vanessa* und noch sehr vielen anderen Species, jedoch mit Nüancenunterschieden. Ich möchte keineswegs behaupten, daß sich nicht mittels der besten optischen Methoden (es stand mir nur 700fache Vergrößerung zu Gebote) doch jetzt schon Spuren von Unterschieden in Bezug auf die erst später leicht wahrnehmbaren verschiedenen Pigmentfelder erkennen ließen (die Feststellung des Stadiums, in welchem die Differenzierung ihren Anfang nimmt, ist schließlich doch immer nur von der optisch-technischen Leistungsfähigkeit des Untersuchungsapparates und der Kunstfertigkeit des Mikrologen bestimmt). Schon sehr bald tritt eine deutlich wahrnehmbare stellenweise Farbenänderung auf den zuerst durchweg weißlich erscheinenden Flügelchen auf, und zwar eine gelbe fast hellorangene Färbung auf der Unterseite der Hinterflügel und dem Vorderrande der Unterseite der Vorderflügel und zwar ganz genau an den Plätzen, welche beim fertigen Imago schwach citronengelb sind (die bei letzterem darin zerstreuten schwarzen Schuppen treten erst später auf); der Unterschied in dem Farbtone ist aber nicht etwa Folge eines Rückganges von Orange in Hellgelb mit zunehmendem Alter der Chrysalide, sondern nur die Folge von größerer Vertheilung gleich vieler und gleich groß bleibender Schuppen nach vollendeter Flügelausdehnung beim fertigen Imago.

Die dritte beobachtete Veränderung auf den anfangs ganz weißen Flügelchen besteht darin, daß genau die Stellen, an welchen später die schwarzen Flecken und schwarzen Ränder vorhanden sind, wie Ölflecken auf weißem Papier erscheinen, also nicht mehr weißfarbig aber auch noch nicht schwärzlich sind. Auf dem eingetrockneten Flügel erscheinen die Schuppen dieser Flecken etwas tiefer liegend als die umgebenden und die Fleckenstelle ist wirklich schwach durch-

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

scheinend, wo sie wie beim Weibchen auf beiden Flügelseiten vorkommend sich decken. Mittels des Mikroskops erkennt man, daß diese Schüppchen weniger aufgerichtet sind, d. h. platter auf der Flügelfläche anliegen und auch in der Form von den sie umgebenden weißen abweichen; auch im Gehalt an Pigment sind sie vernachlässigt, die Canäle zwischen den Längsrillen zeigen kein krümeliges Pigment; erst später tritt dann allmählich schwärzliches Pigment auf; einige Zeit später sind diese Stellen ganz schwarz wie auch der Eckrand der Oberseite der Vorderflügel. Unter den schwarzen Schuppen sind auch wenige weiße zerstreut. J. F. v. Bemmelen hat im Jahre 1889 (Tijdschrift d. nederl. dierk. Vereenigung. Deel II. Afl. 4. Leiden) über *Pieris brassicae* kurz Folgendes publiciert: »In den ersten Tagen des Puppenlebens sind die Flügel ungefärbt und durchscheinend; nach wenigen Tagen wurden die Vorderflügel undurchscheinend und weiß, später auch die Hinterflügel, und dieser Zustand blieb unverändert bis zwei Tage vor dem Ausschlüpfen. Dann traten schnell die schwarzen Flecken und der gelbe Ton der Unterseite auf, und zwar aus einem Guß über den ganzen Raum, den sie auf dem erwachsenen Flügel einnehmen. Weiß ist also die ursprüngliche Farbe; Schwarz und Gelb gehören zur secundären.« Wir stimmen darin überein, daß Weiß vor Gelb und Schwarz auftritt. Über die Reihenfolge von Gelb und Schwarz spricht sich v. Bemmelen nicht aus, fast könnte man entnehmen, daß ihm beide Farben gleichzeitig aufzutreten schienen. Er hat jedenfalls die Sommerpuppe, deren Dauer beinahe nur halb so viel Wochen wie die der Winterpuppe Monate beträgt, untersucht, so daß in der Reihenfolge: erst Gelb, dann Schwarz, beide Farben zeitlich sehr nahe an einander gerückt sind, und ihr Auftreten leicht als gleichzeitig erscheinen kann, um so leichter, als man ja nie ein und dasselbe Exemplar zur Bestimmung successive auftretender Farben benutzen kann, während bei der Winterform ein mehrwöchiges Zeitintervall zwischen Gelb- und Schwarz-Auftritt liegt. In der gleichen Abhandlung beschreibt v. Bemmelen sehr ausführlich seine gründlichen Untersuchungen in dieser Richtung an *Vanessa cardui* und *urticae*. Bei Abfassung meiner vorigen Abhandlung über *Vanessa urticae* und *Io* kannte ich leider diese auf alle successiven Farbenmuster dieser Species und auch auf das Geäder der Flügel sich erstreckende Untersuchung nicht (einem Vortrage darüber ist eine Tafel mit Abbildungen beigefügt), und hatte sie daher nicht citiert. Wir stimmen darin überein, daß Dunkelbraun und Schwarz zuletzt auftritt und Weißlich zuerst, und wegen dieser Reihenfolge deutet er auch an, daß bei phylogenetischen Schlußfolgerungen die helleren Species die früheren primären seien. Er sagt u. A.: »Schon

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

aus diesen Entwicklungserscheinungen bei einer einzigen Art (*V. cardui*) glaube ich zu den Schlußfolgerungen berechtigt zu sein, daß die imaginale Flügelzeichnung keine einheitliche Bildung ist, sondern eine Zusammensetzung von Überresten primitiver vorübergehender Flügelausmusterungen mit einem secundären Farbenpatron. Es liegt auf der Hand, diese secundäre Zeichnung für die phylogenetisch jüngere[1] zu halten« (a. a. O. p. 238).

Es lassen die Bezeichnungen »Flügelausmusterung«, Farbenpatron etwas im Ungewissen, ob die Verschiedenheit der Farbe oder der geometrischen Figur ihres Feldes das Hauptsächliche sei. In seinen ausführlichen Beschreibungen und Abbildungen hebt v. Bemmelen auch eine fortwährende Veränderung der Zeichnung hervor. Ich habe laut meiner vorigen Abhandlung weitaus mehr einen successiven Auftritt der Farben (bei *Vanessa urticae* z. B. weißlich, gelb, röthlich, braun, schwärzlich) gesehen und betont, also nicht nur einen primären und secundären Farbenpatron.

Meine Befunde an *Pieris brassicae* — nämlich die Reihenfolge des Farbenauftritts: weiß, gelb, schwarz — zeigten mir, wie die Stellen, wo die schwarzen Puncte und Ränder auftreten, schon beim Auftritt der gelben Schuppenfelder markiert sind, daß aber das schwarze Pigment doch ganz unzweifelhaft erst längere Zeit nach dem gelben entsteht.

Daß aus dem vermuthlich bei allen pigmentierten Schuppen der Puppenflügelchen immer zuerst durchweg weißeren Pigmente (van Bemmelen fand es z. B. auch bei *Papilio Machaon* so vor, und ich sah es noch bei vielen anderen Species) stellenweise successive verschiedene Farben entstehen, und zwar in unzählig verschiedener Vertheilungsweise — d. h. nach fast so vielen verschiedenen Farbenmustern (Farbenfelderungen) als es Species und Subspecies giebt, ja ausnahmsweise sogar schon nur bei einer Species (z. B. bei der Jahreszeitenabartung *Vanessa prorsa* und *levana*) — ist das Ergebnis sehr vieler äußerer und innerer Wirkungen auf phyletisch langdauerndem Wege, indem sich mittels Vererbung durch die Zeiten der Stammesentwicklung hin die Eindrücke und die allmählich gewonnenen Eigenschaften erhielten und befestigten.

Den Farbenmustern kommt streng das Prädicat der Descendenz zu; so nur erscheint es uns nicht völlig unbegreiflich, wie die Farbenfelderung über das histologisch gleichartige Gebilde der Flügel-

---

[1] Auf Grundlage des Vererbungsprincips müßte es heißen: »phyletisch ältere«; das Gebilde, das durch successive Vererbung entstanden ist, ist wissenschaftlich gesprochen älter, als sein Ursprung. Daß der Sohn älter ist als der Vater, ist nach den biogenetischen Grundgesetzen kein Paradoxon.

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

flächen meist ganz ohne Zusammenhang mit der Aderung in kaleidoscopischer Mannigfaltigkeit sich hinstreckt. Die Absicht, die Entstehungsweise des Farbenmusters während der Entwicklung des Individuums, also in der Ontogenie, mechanisch erklären, d. h. die chemisch-physiologischen Vorgänge des Wachsthums auf mechanische Gesetze reducieren zu wollen, ist ohne Verwendung und Verflechtung mit dem Vererbungsvorgang verfehlt und erfolglos. Erst nachdem der Vererbungsvorgang mechanisch hat erklärt werden können, wird dies auch für die Entstehung des Farbenmusters auf dem Chrysalidenflügelchen des Individuums möglich werden. Wenn z. B. von der *Vanessa levana* (Winterform) die *Vanessa prorsa* durch das Sommerklima erzeugt wird, so ist letztere Species nicht ein jeweiliges directes Einwirkungsproduct des Klimas (Wärme etc.), sondern eine Recapitulation des auf phylogenetischem Wege durch lange Zeiträume hindurch erworbenen Sommer-Farbenmusters (*Vanessa prorsa*); dieses Farbenmuster geht bei der folgenden Generation, welche niedrigeren Temperaturen (die Puppe der Winterkälte) ausgesetzt ist, in eine Variation mit viel helleren Farbentönen und viel complicierterer Zeichnung über (Farbenmuster der *V. levana*); auch dieses Farbenmuster ist nur durch Vererbungsvorgang allmählich phyletischer Erwerbungen jetzt wieder mit einem Male aufgetreten; die kältere Wintertemperatur hat beim Individuum dieses Winterformfarbenmuster, das in der Ontogenie eher als eine Kehrseite anstatt als ein Rückschlag zu bezeichnen ist, nicht geschaffen sondern nur ausgelöst; für die Entstehung dieses Farbenmusters auf phylogenetischem Wege war hingegen diese Wärme niedrigerer Temperatur eine tief mitbetheiligte, stark mitgenommene Energie. Warum Sommer- und Winterform so extrem stark sich im Farbenmuster differenziert haben — Zwischenformen treten bekanntlich auf, z. B. *V. porima*, auch bilden die beiden Geschlechter schon Zwischenstufen im Farbenmuster —, während z. B. bei *Pieris brassicae* Unterschiede kaum wahrnehmbar sind, ist noch nicht erforscht, es müssen hier ganz besondere Verhältnisse viele Generationen hindurch mit betheiligt gewesen sein, übrigens ist die Verschiedenheit der Farbenmuster nicht stärker als bei einigen Species diejenige für die beiden Geschlechter. Der Entomologe Dorfmeister hat durch künstliche Wärme aus der Sommerform *L. prorsa* wieder *prorsa* erhalten, zwar nur in geringem Antheile und darunter Übergangsformen (*V. porima*). Mehr gelang es ihm aus der Winterform (*L. levana*) durch Anwendung von Kälte wieder Winterform zu erhalten. Daraus dürfte man, wenn in der Ontogenie sich nicht nur die Gebilde der Phylogenie recapitulieren, sondern auch die äußeren Factoren der Umgestaltungen dieselben sind, wohl schließen, daß Wärme von ver-

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

schiedener Temperatur ein Hauptfactor für die Bildung der beiden Farbenmuster durch phyletische Zeitläufe hindurch war. Auffallend ist es immerhin, daß Dorfmeister's künstliches Experiment bei anderen Forschern resultatlos blieb, und man könnte noch in Frage stellen, ob nicht auch ohne Anwendung künstlicher Wärme ein kleiner Antheil der Sommerform wieder Sommerform oder doch noch Übergangsformen lieferte. Controllieren läßt sich hier bei Lebewesen einwandslos nicht, wie z. B. auf anorganischem chemischem Stoffgebiet. Bei *Vanessa atalanta* erhielt Dorfmeister durch Anwendung von Kälte auf die Puppe nicht andere Zeichnung, sondern nur hellere Farbentöne und zwar auf den Unterseiten der Flügel, die der inneren Körpertemperatur näher liegen; hellere Farbentöne entstehen auch durch Einwirkung säurehaltiger Luft auf fertige Imagoflügel.

Daß Wärme das Dunklerwerden von Pigmentfärbung begünstigt, ist chemisch-physiologische Thatsache, und wenn auch in phyletischen Zeitläufen verschiedene biologische Factoren durch abwechselnde Einwirkung das sich vererbende Farbenmuster hervorgebracht haben, so ist zu bedenken, daß die regulierende Grundlage für alle Entwicklungserscheinungen die physikalischen und chemischen Richtungsgesetze, die darin herrschenden Gesetze der Energetik und ihres entropischen Geschehens die regulierende Unterlage sind. Diesen Gesetzen ist die zeitliche Farbensuccession im Puppenflügelchen (z. B. bei *Vanessa Io*: weißlich, gelb, röthlich, braun, schwärzlich; ebenso bei *V. urticae*) angepaßt, sie ist nicht ein Ergebnis »des Kampfes um's Dasein oder des Überlebens des Passendsten«. Diese Reihenfolge der Farbstoffe (auf ihre chemische Natur werde ich in späterer Abhandlung eingehen) ist analog derjenigen im Farbenspectrum und es entspricht ihr auch diejenige von chemisch-homologen Reihen von Farbstoffen d. h. von Atomanreihung im Molecul unter zunehmender Verdichtung. Die zeitlich nach einander folgenden Farbstoffe auf dem *Vanessa*-Flügelchen sind nicht etwa zu Pigmentzellen gewordene Leucocyten, die an Epithelzellen ihr Pigment abgaben, sondern Derivate von der Harnsäuregruppe angehörenden Stoffen wie z. B. das Purpurin, die grüne Mykomelinsäure. Diese Farbstoffe sind nicht mit den farblosen Xanthinstoffen zu verwechseln, die in krümeliger Form in vielen Schmetterlingsschuppen enthalten sind, sondern wahrscheinlich Derivate von ihnen, die durch längere Zeit einwirkende Wärme aus jenen entstanden sind; auch im Schmetterlingsharne sind sie enthalten, aber im Vergleiche zu der Harnsäuremenge in minimer Quantität, obschon der Harn wie z. B. bei *Vanessa antiopa* sehr intensiv gefärbt erscheint.

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

2. Theoretische Betrachtungen.

Da ich diese Farbstoffe noch nicht in genügender Menge sammeln konnte, um ihre chemische Zusammensetzung durch Analysen zu finden, so kann ich vorläufig aus der chemischen Wissenschaft nur citieren, was mir mutatis mutandis am passendsten scheint um mit dieser Reihenfolge des Farbenauftrittes am Chrysalidenflügelchen in vergleichende Betrachtung gezogen werden zu dürfen, um so den Verhältnissen eher auf die Spur zu kommen.

In seinem Buche »Die Farbenreactionen der Kohlenstoffverbindungen 1890« schreibt Dr. E. Nickel p. 79: »Das Moleculargewicht übt auf die Art der entstehenden Farbe innerhalb gewisser Bedingungen einen Einfluß aus. Ordnet man in den verschiedenen Farbstoffreihen die einzelnen Glieder nach steigendem Moleculargewicht, so ergiebt sich im Allgemeinen folgende Farbenreihe: Gelb, Orange, Roth, Violett, Blau, Grün (auch bei den Farbenreactionen zeigt sich häufig diese Erscheinung). Die Wellenlänge des absorbierten Lichtes erweist sich somit, wenn man die mathematische Ausdrucksweise anwenden will, unter sonst gleichen Umständen als Function des Moleculargewichts. Diese Regel ist bereits früher von Nietzki ausgesprochen, jedoch bot der damalige Zustand der Farbenchemie nur wenig Beweismaterial. Die Nietzki'sche Regel läßt sich noch durch folgende Betrachtung unterstützen, in welcher der Einfachheit halber nur sechs Spectralfarben angenommen werden:

1) Roth	2) Orange	3) Gelb
4) Grün	5) Blau	6) Violett.

Es sind bei dieser Aufstellung die unter einander stehenden Farben Complementärfarben. Schreitet in einer Farbstoffreihe die Absorption der Strahlen mit steigendem Moleculargewicht vom Ultraviolett zum Roth hinüber, und beschränkt sich dieselbe immer auf eine Farbenart, so wird von den unsichtbaren Strahlen zuerst das Violett absorbiert, während die Farben 1, 2, 3, 4, 5 durchgelassen werden. Da Farbe 1 und 4, 2 und 5 Weiß giebt, so erscheint uns der Körper gelb. Wird Blau absorbiert, so erscheint der Körper orange, weil Farbe 1 und 4, sowie 3 und 6 Weiß giebt. Schreitet die Absorption nach einander auf die Farben 4, 3, 2, 1 fort, so erscheinen uns die Körper in der Farbenfolge 1, 6, 5, 4. Die eben gemachte Annahme über den Gang der Absorption trifft nicht in allen Fällen zu. Die Einführung der Amido- und Nitrogruppen verschiebt die Absorption so zu sagen blauwärts, wirkt also in einer Richtung, welche der gewöhnlichen Wirkung entgegengesetzt ist.«

Ich habe in meiner vorigen Abhandlung angedeutet, daß nicht

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

nur von Gelb (bezw. Weißlichgelb) eine successive Reihenfolge des Farbenauftritts auf *Vanessa Io*- und *urticae*-Puppenflügelchen nach dem rothbraunen (bezw. schwärzlich-braunen) Ende des Spectrum stattfindet, sondern auch nach dem entgegengesetzten also grün, blau, violett, lavendelgrau (schwärzlich); diese vier letzteren Farben sehen wir successive am sogenannten Pfauenauge des *Vanessa Io*-Hinterflügels auftreten, und zwar tritt das Schwarz hier früher auf als dasjenige des Vorderflügels, und ich möchte es auch nicht ohne chemische Analyse damit identisch halten. Man darf auch für die phyletische Entstehungsweise dieses Oberauges auf dem Hinterflügel im Vergleich mit dem des Vorderflügels an zeitliche Verschiedenheit denken, letzteres ist möglicherweise früher als ersteres entstanden. Ich habe in meiner vorigen Abhandlung Gelb, Orange, Roth (Braun) nach der Bezeichnungsweise der Maler »warme Farben« genannt, Grün, Blau, Violett (Lavendelblau) sind dann als kalte zu bezeichnen; echte chemische Pigmente sind sie nicht durchweg; ich will hier die Bemerkung anschließen, daß bei der Species *Vanessa levana-prorsa* nur die Winter- (Kälte-) Form *V. levana* in den Abbildungen von H. Dorfmeister blaue Randfleckenreihe hat. Allgemein ist das Blau und Violett bei den *Vanessa*-Arten nach dem Flügelseitenrande gerückt, auch bei Papilioniden. Es würde dies Prof. Eimer's »postero-anteriorer Entwicklung« der Längsstreifung entsprechen, das Blau (kalte Farbe) wäre eine phylogenetisch jüngere Farbe als z. B. Gelb und Roth. Bei *Papilio Machaon* scheint das Variieren durch wärmeres Klima besonders mit braunrothen kleinen Flecken zu beginnen (darüber eine spätere Mittheilung).

Zum Zwecke nachfolgender speculativer Betrachtung über Succession und Vertheilung der Chrysalidenschuppenfarben der *Vanessa* will ich die anläßlich der Nietzki'schen Regel oben angeführten einfachheitshalber nur sechs Farben an den Umfang eines Kreissectors, anschreiben und zwar die Contrastfarben immer diametral entgegengesetzt.

(Schluß folgt.)

II. Mittheilungen aus Museen, Instituten etc.

Die biologische Anstalt auf Helgoland.

eingeg. 23. Juli 1892.

Mit dem 1. April dieses Jahres ist endlich die langersehnte zoologische Station auf Helgoland in's Leben getreten und zwar als königlich preußische zum Ressort des Cultusministeriums gehörende Anstalt. Die Aufgaben des neuen Instituts sind im Allgemeinen die-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zoologischer Anzeiger

Jahr/Year: 1892

Band/Volume: 15

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

Artikel/Article: 4. Beobachtungen über die zeitliche Succession des Auftretens der Farbenfelder auf den Puppenflügelchen vien Pieris brassicae 284-290