

1) Die Tracheen verzweigen sich dichotomisch, wie es auch bei den *Chilognatha-Opisthandria* Regel ist. (Anastomosen fehlen.)

2) Tracheentaschen im Sinne der Chilognathen giebt es nicht. Das Tracheenanfangsrohr hat keine sonstige Function, vielmehr sind für die basalen Beinmuskeln besondere Beinspangen zur Ausbildung gelangt. (Arbeitstheilung entsprechend den Hexapoden.)

3) Die *Chilognatha-Opisthandria* stehen insofern in der Mitte zwischen *Proterandria* und *Pselaphognatha* als sie in den Tracheentaschen sich an erstere, in den Tracheen an letztere anschließen.

29. Februar 1896.

5. Beobachtung von Compensationsvorgängen in der Farbenzeichnung bzw. unter den Schuppenfarben an durch thermische Einwirkungen entstandenen Aberrationen und Subspecies einiger Vanessa-Arten. Erwägungen darüber und über die phyletische Recapitulation der Farbenfelderung in der Ontogenese.

Von Friderich Urech, Dr. phil., Tübingen.

Mit einer Tabelle.

eingeg. 7. März 1896.

In der neueren Lehre von der Energetik wird Materie als ein Complex von mit einander verbundenen Energiearten definiert (s. Ostwald's Lehrbuch der allgemeinen Energie. 1893); diese sind so mit einander verbunden, daß die eine Art nicht geändert werden kann, ohne daß die andere gleichzeitig eine entsprechende Änderung erfährt. Jede Änderung eines materiellen Systems ist dann auch ein Compensationsvorgang.

Da für eine monistisch-energetische Vorstellungsweise über die Natur sich die lebendige Materie nur durch ein viel complicierteres Lageverhältnis (Constellation) ihrer elementaren Bestandtheile, und somit auch durch ein complicierteres Kräfte- oder besser gesagt Kampfspiel von der unorganisierten Materie unterscheidet, so wird auch bei der Entwicklung und Transformation der Lebewesen ein Compensvorgang zur Geltung kommen, sowohl betreffend einzelner Theile eines Organs als auch ganzer verschiedener Organe.

»Schon Anfangs dieses Jahrhunderts wurde von Geoffroy St. Hilaire das Gesetz der Verknüpfung von stärkerer Ausbildung gewisser Organe mit Rückbildung anderer auf Grund der Vertheilung des dem Organismus mit gegebenen Stoffes als ‚loi de balance‘, d. h. Gesetz

des Ausgleiches, der Compensation oder des Gleichgewichtes ausgesprochen und Goethe beschäftigte sich lebhaft damit« (Eimer). Etwa nach der Mitte unseres Jahrhunderts wurde diesem Gesetze mehr nach allen Seiten hin und in's Einzelne nachgeforscht; die Abhandlungen Darwin's über Correlation der Organe und Organsysteme des Körpers machten ersichtlich, daß die im Körper wirkenden Kräfte bildlich gesprochen im Gleichgewichte stehen; verändert sich ein Organ, so bedeutet dies eine Verschiebung der Kräfte, und die Gleichgewichtslage muß nun durch Veränderungen in anderen Theilen hergestellt werden, die wieder andere Veränderungen nach sich ziehen. Darin liegt aber der Grund, daß die primäre Veränderung über eine bestimmte Größe nicht hinausgehen kann, soll nicht die Herstellung der Gleichgewichtslage ganz unmöglich werden (Weismann). Am eindringlichsten hat aber immer wieder Eimer in seinen Untersuchungen und Vorträgen auf die durch seine Beobachtungen bestätigte ausgedehnte Gültigkeit des Correlationsgesetzes hingewiesen, z. B. im Jahre 1874, und in seinen Untersuchungen über die Mauereidechse (Archiv der Naturgeschichte. 1881) spricht er sich folgenderweise aus: »Sowie etwas im ursprünglichen Zustand in der ursprünglichen Anordnung von Theilchen des Organismus verändert wird, kommen auch andere Theilchen in Bewegung, Alles ordnet sich zu einem neuen Ganzen an, und hat oder bildet eine neue Art, ähnlich wie in einem Kaleidoskop, in welchem, sobald bei der Drehung ein Theilchen fällt, auch die anderen in Bewegung gerathen und sich zu einem neuen Bilde zusammenstellen, gleichsam krystallisieren, und diese Verhältnisse werfen ein Licht auf das Fehlen von Zwischenformen. Bei der Entstehung neuer Arten haben die Thiere durchaus nicht nothwendig alle denkbaren Zwischenformen durchgemacht. Durch Correlation bezw. durch sprungweise Entwicklung können neue Arten entstehen ohne Zuhilfenahme der Auslese, so sehr diese auch die Ausbildung der ersten neuen Eigenschaften begünstigen kann«. Speciell die Schmetterlinge betreffend, giebt Eimer in »Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen I. Theil p. 62 und 63 1889«, folgende Aufschlüsse und Beispiele betreffend Correlation: »Einzelne Eigenschaften in einer Schmetterlingsgruppe können vorschreiten, während andere sich zurückbilden:

1) Während die Schwänze in der *Papilio-Podalaris*-Gruppe länger werden, vereinfacht sich die Zeichnung.

2) Während Prachtbinde und Afteraugenflecke sich bei *Podalaris* höher ausbilden, vereinfacht sich die Zeichnung gleichfalls etc. Somit steht das Erscheinen und ebenso das Schwinden einer Eigenschaft in vielen Fällen deutlich mit dem Erscheinen oder Schwinden

von anderen in innerer (physiologischer) Beziehung, Correlation; weitere Beispiele für solche Bezüglichkeit sind folgende:

»1) Daß die Ausbildung und Färbung der Afteraugenflecke und auch deren Rückbildung Hand in Hand geht mit derjenigen der Prachtbinde, versteht sich nach dem ursprünglichen Zusammenhange beider von selbst, und giebt zugleich eine Erklärung für die Ursachen der Bezüglichkeit. Es zeigt diese Thatsache, daß solche Ursache liegen kann im ursprünglichen Zusammenhang, d. h. in der ursprünglichen, morphologischen und physiologischen Gleichwerthigkeit der betreffenden Theile.

2) In Beziehung steht offenbar die schöne Ausbildung, insbesondere das prächtige Blau derselben mit der Ausbildung der blauen Randbinde bei *Podalirius*, wie *Podalirius Lotteri* gegenüber *Podalirius Podalirius* zeigt. Es läßt sich diese Thatsache offenbar ebenso erklären, wie die unter (1) angeführte, denn es erscheint als vollkommen berechtigt, anzunehmen, daß der (blaue) Kern der Afteraugenflecke ursprünglich aus einem Theile des Zwischenraumes zwischen den Randbinden der Hinterflügel hervorgegangen sei.

3) Aus denselben Ursachen erklärt sich, daß Hand in Hand mit dem Auftreten von Rothgelb anstatt Scharlachroth in der Prachtbinde bei *Podalirius Lotteri* in der vorderen Umrandung der Afteraugenflecke an der Stelle von Gelb das Roth erscheint.«

Diesem Kranz von Citaten sei noch eines angefügt, das gewissermaßen am deutlichsten wieder auf den anfänglichen Ausgang, nämlich den Compensvorgang bei Veränderung in einem materiellen Systeme zurückführt.

H a a c k e sagt in seinem Buche »Gestaltung und Vererbung« p. 39 »Wenn das Keimplasma ein monotones ist, so müssen eben sämtliche Organe des Körpers in Abhängigkeit von einander oder vielmehr von diesem monotonen Keimplasma variieren. Sämtliche Theile eines Organismus werden von einer universellen Correlation beherrscht«. Auch N ä g e l i sprach sich schon früher dahin aus, daß alle Zellen eines Körpers mehr oder weniger beeinflußt werden, wenn eine einzige von ihnen umgebildet wird.

Es war anfänglich nicht meine Absicht, diesem Correlations- und Compensationsgesetze bei meinen theoretischen und praktischen Studien der Schuppenfarbstoffe der Schmetterlinge, und der zeitlichen Reihenfolge ihres Auftrittes in der Puppe im Zusammenhange mit der Einwirkung höherer oder niederer künstlicher Temperatur als die der natürlichen Umgebung während der Puppenruhe ist, nachzuforschen, oder diese Gesetze zum Voraus als Grundsatz und Richtschnur mir vorzusetzen; ich bin jedoch auf seine Gültigkeit auf diesem

Gebiete durch von mir und Anderen beobachtete Thatsachen hinge-
 leitet worden. Nur diese Correlations- und Compensationsgesetze er-
 möglichten es, Widersprüche zwischen der Variation der Farben und den
 auf hier in Betracht kommenden histologischen Gebiete anerkannten
 Regeln, daß Wärme Pigment ansammle, vermehre und hellere Farben-
 töne in dunklere (bei *Vanessa* z. B. Gelb in Orange, dies in Roth, Roth
 in Rothbraun bis Schwärzlichbraun) überführe, als nur scheinbare zu
 beseitigen. An diesen Regeln, als auf physikalisch-chemische Ge-
 setze sich gründende, die auch auf vorliegendem Gebiete noch eine Über-
 gewalt haben und erkennbar durchschimmern, glaube ich festhalten
 zu müssen (vgl. meine früheren Abhandlungen im Zoolog. Anzeiger
 1890 und 1892), wenigstens für diejenigen Schmetterlingsspecies,
 deren successiv stufenweise sich ändernden Farben von dem gleichen
 Grundkörper z. B. Harnsäure derivieren, also sozusagen eine Ver-
 wandtschaftsreihe bilden. Ich meine damit nicht in Widerspruch zu
 kommen mit dem Ausspruche Weismann's (Neue Versuche z. Sai-
 sondimorphismus d. Schmetterlinge p. 53. Separatabdr. a. d. Zoolog.
 Jahrbüchern Abthl. I. Syst. Bd. VIII): »Man kann nicht im Allge-
 meinen sagen: Hitze verdunkle die Farbe der Tagfalter«; denn dieser
 Ausspruch betrifft nicht die Energetik des natürlichen Farbenchemis-
 mus. Bei Anerkennung des Correlations- und Compensationsgesetzes
 kam ich weiter noch zu der Einsicht, daß dieses Gesetz die pigmentver-
 mehrende und verdunkelnde Wirkung der Wärme in der Ontogenie
 der Schmetterlinge sehr einschränkt, daß mehr nur Translocationen
 und Concentrationen (letztere mit gleichzeitig befolgter Verminderung
 an anderen Stellen) eines bestimmten Quantum Pigmentstoffes statt-
 findet, anstatt einer Vermehrung und Steigerung allein, und daß erst
 im Verlaufe vieler Generationen also während der Phylogenese eine
 Farbstoffprogression zum Durchbruche kommt. Schon die Abbildungen,
 die Dorfmeister von den durch künstliche Wärme oder Kälte er-
 haltenen Zwischenformen von *Vanessa levana* und *prorsa* giebt, lassen
 Compensationsvorgänge erkennen. Entschiedener gelangte ich aber
 zu Erkenntnis der allgemeinen Gültigkeit dieser Gesetze auch beim
 Farbenmuster der Schmetterlinge der Individuen ein und derselben
 Brut durch das kritische Studium der Abhandlung von E. Fischer
 (Transmutation der Schmetterlinge infolge Temperaturveränderungen.
 Berlin. Friedländer & Sohn 1895). Eine tabellarische Zusammen-
 stellung seiner Versuchsergebnisse, die ich in Beziehung auf Corre-
 lation machte, legte ich Herrn Fischer im August 1895 zur Prüfung,
 Beurtheilung und Ergänzung auf Grundlage der Sammlung seiner
 interessanten Versuchsthiere (meistens *Vanessa Io* und *antiopa*) vor,
 und das Ergebnis war, daß unter den mit etwa 10 Species angestellten

Wärme- und Kälteversuchen nur sehr wenig Widersprüche mit Correlation sich zeigen, die sich wohl auch noch als nur scheinbare herausstellen werden.

Indem ich hier meine tabellarische Zusammenstellung vorlege, worin die von Herrn E. Fischer gemachten Ergänzungen durch gesperrten Druck hervorgehoben sind, und die erkannte Correlation jedes Mal durch Beisetzung der Abkürzung Corr. markiert ist, muß ich ganz besonders betonen, daß der Unterschied zwischen Pigment und Interferenzfarbe strenge gewahrt werden muß, um die Gesetzmäßigkeit sowohl betreffend Correlation als auch betreffend der Wärmewirkung auf die Farben zu erkennen. Blau und Violett, die oft in prachtvoller Intensität erscheinen, sind fast immer Interferenzfarben, sie sind oft wirkungsvoller auf unser Auge als manche wahren Pigmentstoffe, besonders blasse mißfarbige. Nicht alle Schuppen mit Interferenzfarben sind ohne chemische Farbstoffe, doch die meisten, so z. B. auch die blauvioletten Flecken im Pfauenauge (*Vanessa Io*). Wenn sich also solche Flecken vergrößern, d. h. ein größeres Schuppenareal einnehmen, so geschieht dies durch Verschwinden des Pigmentes der darauf stehenden früheren Pigmentschuppen, sei es daß es gar nicht mehr erzeugt oder nur translociert wurde. Verschwinden hingegen die glänzenden Interferenzfarben bei Einwirkung künstlicher Wärme auf die Puppe, und tritt an ihre Stelle ein wenn auch nur ganz blasses wirkliches Pigment, so daß der Schmetterlingsflügel an dieser Stelle farbenarm erscheint, so ist dennoch der Regel der Wärmewirkung entsprochen, sei es daß die Wärme nur einen Correlationsvorgang bewirkte, wodurch der Farbstoff hierher versetzt wurde, und dafür an seiner früheren Stelle nur Interferenzfarben auftreten, sei es, daß die Wärme wirklich Farbstoff hervorgebracht habe, der sich in der vorher bloß interferenzfarbigen Schuppe abgelagert. Auf das Ergebnis der tabellarischen Zusammenstellung fußend stelle ich nun folgende zwei Sätze auf:

I. Satz. Ontogenetisch wirkt die Wärme correlative betreffend heller und dunkler Farbstoff- und Interferenzfarbenänderungen.

II. Satz. In phylogenetischen Zeitläufen kann die Wärme merkbar, Farbstoff vermehrend und verdunkelnd, die Kälte farbstoffvermindernd und aufhellend wirken.

Diese Sätze erstrecken sich nicht auf die den direkten und adaptiven Saisondimorphismus im Farbenmuster vieler Schmetterlings-species auslösende Wärme und Kältewirkung (vgl. Weismann in schon weiter oben citierter Litteratur).

Die Tabelle enthält in der Mehrzahl Versuchsergebnisse, welche den ersten Satz bestätigen bzw. zu dessen Aufstellung dienen. Herr E. Fischer schrieb mir dies betreffend: »es lasse sich bei allen künstlich durch Wärme oder Kälte erzielten Aberrationsformen die Correlation beobachten«.

Um genau zu entscheiden, wo die Correlation überschritten wird von pigmentproducierender Wärme oder pigmentvermindernder Kälte, wo also Satz II in Wirkung tritt, bedürfte es einer methodischen minutiöseren, alle Schuppenfarben der Flügel umfassenden Untersuchung und Beschreibung, als wie sie bis jetzt gemacht worden sind; es bedürfte sogar vergleichender Messungen der Zu- und Abnahme der betreffenden Farbenfelder und ganz genauer Bezeichnung der Farbenart und ihres Intensitätsgrades. Alle allgemeinen Ausdrücke wie düster, lichter, bunt, lebhaft, feurig müßten durch präzisere Angaben über die einzelnen Farben ersetzt sein¹.

Aus den Angaben der Tabelle geht hervor, daß Kälte eine Vergrößerung der Flecken aus interferenzfarbigen blauen Schuppen, ja manchmal auch ganz neue blaue Flecken hervorbringt. Besonders ausgezeichnet und gelungen ist der eine Versuch mit *Vanessa antiopa*, wo die Puppe nicht nur auf Eis, sondern auch unter Eis gestellt wurde, so daß also die Kälte zu gründlicherer Einwirkung gelangte. Die hierbei auftretende Vergrößerung der blauen Flecken in einem Versuche bezeichnet der Experimentator E. Fischer als enorm stark. Wenn hierbei das Areal der den blauen Fleck umschließenden anderen Schuppen (im vorliegenden Falle meist braune oder schwarze Schuppen) entsprechend abnimmt, so ist es nicht etwa auch nur ein Correlations- oder Compensationsvorgang — bei einem solchen müßten sich diese oder anderweitige Schuppen dunkel färben — sondern auch ein Rücktritt (Régression), d. h. die Vergrößerung der blauen Flecken ist meinem Satze II beizuordnen, mit anderen Worten: Kälte bringt nicht nur hellere Pigmentfarben hervor, sondern auch Pigmentverminderung. Genanntes Versuchsergebnis scheint aber doch mehr einem Compensationsvorgange zuzugehören, da gleichzeitig der gelbe Saum schwarzes Pigment, sogenannte schwarze Bestäubung erhält. Beim anderen Versuchsergebnis mit Kälte, wo im Widerspruche mit dem vorigen Falle die blauen pigmentlosen Flecke verkleinert worden sind, also eine Pig-

¹ Die üblichen Bezeichnungen: »bestreut, besprengt mit Schuppen, eingestreute, eingesprengte Schuppen, Grundfarbe (?) mit Schuppen durchsetzt, Verbreiterung oder Verschmälerung einer Bande« sind zu oberflächlich und bezeichnen nicht gründlichen Sachverhalt, dieser besteht vielmehr in einer Ersetzung, Vertretung (Substitution) der Schuppen einer bestimmten Farbe durch andersfarbige Schuppen bzw. Farbstoffe.

mentzunahme stattgefunden hat, findet hinwiederum eine Verbreiterung des ockergelben Saumes statt, was ja nur so möglich ist, daß das dunklere (braunrothe) Pigment abnehmen muß, es wäre also hier doch auch Correlation vorhanden.

Es ist nicht erforderlich, daß ich hier die in der Tabelle aufgenommenen Fälle alle noch besonders durchspreche, da dort die Ergebnisse übersichtlich zusammengestellt sind. Durchweg ergibt sich mehr oder weniger Correlation, so auch bei *Papilio machaon*, wo durch künstliche Kälte eine Zunahme der blauen interferenzfarbigen Schuppen, gleichzeitig aber auch eine Verbreiterung der schwarzen Schuppen stattfand, und die gelbliche Grundfarbe etwas in's Weißliche überging.

Zur Begründung des Satzes II muß man sich, da künstliche Versuche mit Wärmeentwicklung nicht an der successiven Nachkommenschaft ein und derselben Brut ununterbrochen jahrzehnte- und jahrhundertlang angestellt worden sind und paläontologische Urkunden betreffend Farbenzeichnung fehlen, an die Vorkommnisse der Gegenwart in Ländern von einerseits kaltem, andererseits warmem Klima halten, wobei allerdings bei vergleichender Inbetrachtziehung der veränderten Species beider Länder die Abstammung beider Species von einer Stammform die Grundbedingung für die Schlußfolgerungen auf Wärmewirkung bildet. Der Stammbaum kann aber leider nur durch Rückschlüsse aufgestellt werden, die manchmal selbst erst durch wirkliche Stammtafeln in der menschengeschichtlichen Bedeutung des Wortes zu begründen wären. Wenn aber ein Schmetterling aus dem kalten Lande mit einem aus dem wärmeren in allen Hauptmerkmalen der Species übereinstimmt, und nur in der Farbenfärbung (Farbenmuster, Farbenzeichnung) sich unterscheidet, so wird man geneigt sein, beide für Divergenzen einer Stammspecies zu halten. Zeigt nun z. B. der Citronenfalter (*Rhodocera*) der wärmeren Länder eine starke Ausdehnung der orangenen Farbe (sie kann sich über mehr als die Hälfte des Flügels ausdehnen), die bei unserer einheimischen mitteleuropäischen Form nur einen kleinen Fleck bildet, so halten wir ersteres für eine Wirkung der höheren Klimawärme, ebenso auch die dunklere röthliche Farbe von *Chrysophanus (Polyommatus) phloea* aus Italien gegenüber unserer einheimischen hellfarbigen Art. Stimmt mit dieser Annahme auch noch das Ergebnis eines künstlichen Experimentes mittels Wärme an Species dieser und entsprechender Vorkommnisse wie z. B. an *Vanessa antiopa*, *Chrysophanus phloea*, so darf es als eine weitere Stütze des Satzes II, daß Wärme dunkleres Pigment hervorbringe als Kälte, betrachtet werden.

Nun muß aber auch hervorgehoben werden, daß es hinwiederum Species giebt, die ein gerade entgegengesetztes Verhalten zeigen, so

z. B. *Vanessa urticae*, deren nördlich von Mitteleuropa lebende Form (*Vanessa polaris*) dunkler ist mit einigen größeren schwarzen Flecken als wie sie unsere einheimische *Vanessa urticae* hat; bei einer in noch wärmeren südlichen Gegenden lebenden Form (*Vanessa ichtnusa*) sind diese Flecken noch kleiner und die sogenannte Grundfarbe noch heller, und diese Kälte- und Wärme-Klimaformen können sogar durch entsprechende künstliche thermische Mittel aus unserer einheimischen Form erhalten werden.

Ist durch dieses Verhalten der Satz II nicht illusorisch gemacht oder wenigstens sehr zweifelhaft geworden? Nach meiner Überzeugung doch nicht, obschon man nicht etwa die Annahme machen kann, daß diese drei Subspecies verschiedene Stammformen hatten, von denen die dunklere *V. polaris* dunkler war als die der *Vanessa ichtnusa*, denn diese drei Subspecies stimmen in den übrigen Merkmalen so sehr mit einander überein, daß sie nur eine Stammform haben können, außerdem spricht ja die Wirkung künstlicher Wärme auf die mittlere Form, unsere einheimische Art, dagegen. Ich sehe aber für diesen Widerspruch darin einen Ausweg, eine Lösung, daß bei diesen Species Compensationsvorgänge vorhanden sind, also Satz I und nicht Satz II in Anwendung kommt; den Abbildungen und Beschreibungen nach ist zwar die Compensation nicht leicht ersichtlich, es scheint mir aber doch, daß mit gelben Schuppen eine Correlation vorhanden ist. Übrigens werde ich noch weiter unten discutieren, wie ein stattfindender Farbencompens auch kaum wahrnehmbar sein kann.

Ich muß hier nochmals betonen, daß Satz II für den wirklichen äquivalenten Verbrauch von Wärmeenergie aufgestellt ist, nicht für bloße Auslösungsvorgänge. Wo Farbenmuster nur ausgelöst werden, wie z. B. beim cyklischen Saisondimorphismus, kann Wärme und Kälte in gleicher Weise wirken, beide können wie z. B. an den Löthstellen einer thermoelectrischen Säule thermoelectrische Ströme verursachen, die dann das Farbenmuster auslösen, zu dem das Schmetterlingsindividuum am meisten geneigt ist; dies ist z. B. auch bei den Individuen der *Vanessa antiopa* der Fall, wo neben normaler Wirkung der Wärme von 35°, nämlich Hervorbringung der Wärmeform (*Vanessa epione*), auch einige Individuen der Kälteform (*V. artemis*) auskriechen (aus ein und derselben Brut), und umgekehrt neben der der normalen Wirkung der Kälte (Eiskeller) zukommenden Kälteform (*V. artemis*) auch einige Stücke der Wärmeform (*V. epione* und *hygiea*) auftreten. Ein thermo-electrischer Strom kann sowohl Wärme- als Kälteform-Ide auslösen.

Wie im Allgemeinen bei der Lösung von Problemen werden auch bei dem der Variation der Schmetterlingsfarben naturphilosophische

Abstractionen die Richtschnur bilden bei der Auslegung der Versuchsergebnisse und sogar rückwirkend auf die Versuchsmethoden sein. Will man das biogenetische Grundgesetz, daß die Ontogenie eine Recapitulation der Phylogenie sei, auch auf die Farbenfelderung während ihres Entstehens auf dem Puppenflügelchen angewendet annehmen, so sind diese Versuchsobjecte auch ontogenetisch, d. h. während ihrer Entwicklung zeitlich successive zu untersuchen durch Probenahmen aus einer Anzahl Puppen gleicher Brut in auf einander folgenden abgemessenen Zeitintervallen, das wäre also durch anatomische und physikalisch-chemische Untersuchung, Beschreibung und Abbilden des jeweilig vorhandenen Farbenmusters. Es muß untersucht werden, ob, wenn wechselnde Temperatur, z. B. erst Kälte (niedrige), dann (höhere) Wärme zur Anwendung kam, die ontogenetische Entwicklung mit diesem Wechsel der Intensität des Agens (Wärme) zeitlich correspondierend verlief, ob überhaupt Abänderungen von der Normalform in anfänglichen Stadien schon erkennbar auftreten, und von welcher Beschaffenheit sie sind. Bisher sind die Versuche nicht in dieser Weise angestellt worden, es wurden immer nur die Endresultate beim Auskriechen des Schmetterlings untersucht, da wo künstliche Wärme oder Kälte zur Erzielung von Abarten angewendet wurde. Dieses ungenügende, weil zeitlich zu beschränkte Untersuchungsverfahren hat aber seinen leidigen Grund in der Natur der Versuchsobjecte selbst, denn unter Hunderten von Individuen einer Brut sind meist nur wenige oder auch etwa gar keine Aberrationsindividuen durch künstlich angewandte Wärme oder Kälte entstanden. Man kann sich also keine große Serie von Aberrationspuppen gleicher Brut resp. gleicher Verpuppungszeit herstellen, außerdem wird es schwierig sein, schon in den früheren Stadien der Entwicklung die Anfänge geringer Aberrationen im Farbenmuster wahrzunehmen, es wäre aber schon wichtig zu wissen, wann sie erkennbar auftreten.

Eine allgemein principiell wichtige zu lösende Aufgabe ist die Beantwortung der Frage, welcher Art die Wärmewirkung in der Ontogenie sei, ob Wärme überhaupt nur auslösend wirke, d. h. von den zeitlich successiven Farbenmustern der phylogenetischen Recapitulation dasjenige auslöse oder fixiere, welches im phylogenetischen Zeitlaufe bei demjenigen Temperaturgrade natürlicher Umgebungswärme (Klimawärme, Sommerwärme) entstanden war, welcher mit dem beim künstlichen Versuche in Anwendung gebrachten übereinstimmt, oder ob mittelbar Energie verbraucht werde, um Veränderungen im Farbenmuster hervorzubringen. Meiner Ansicht nach kann beides stattfinden. Auf seine Versuchsergebnisse, daß bei Einwirkung von künstlicher Kälte während langer Zeit doch oft eine Wärmeform des Schmetter-

lingsfarbenmusters entsteht, wenn nur noch zuletzt während kurzer Zeit wärmere Temperatur angewendet wird, sich stützend, spricht sich E. Fischer für eine nur auslösende Wirkung der Wärme aus; hierfür scheint ihm auch noch das weitere von ihm erhaltene Ergebnis zu sprechen, daß Wärme von übermäßiger Temperatur ganz gleich wirke wie solche von zu niederer, nämlich die Weiterentwicklung hemme und höchstens Kälteformen hervorbringe, manchmal dazu noch krüppelhafte. Die bloße Auslösung durch Wärme hat auch Darwin schon ausgesprochen. Es discutiert diese Frage ausführlich Weismann in seiner oben schon citierten Abhandlung betreffend den adaptiven Saisondimorphismus von *Vanessa prorsa* und *levana*. »Er nimmt seiner Determinantentheorie entsprechend alternierende Auslösung der Determinanten der Sommer- und Winterform bzw. Wärme- und Kälteform an. Bei directem Saisondimorphismus hingegen könne die Wärme mittelbar energetisch wirken, bringe aber nicht immer dunkle Farben hervor, weder in der freien Natur noch bei künstlichen Wärmeeinrichtungen (Wärmezwinger). Zwar lasse sich wegen Mangel an ausgedehnteren Versuchen noch nicht entscheiden, ob, wenn z. B. dunkle Schuppenflecken auftreten durch Kälteeinwirkung (z. B. an *Vanessa Io*), dies nicht Rückschlagserscheinungen seien, weil dunkle Farben nach Walsingham's Deutung Schutzvorrichtung gegen Kälte sein könnten.« Dunkles Pigment würde demnach auf zweierlei Weise entstehen können, sowohl durch mittelbaren Verbrauch von äußerer Wärme, als auch durch ein inneres Wärmebedürfnis des Schmetterlingsorganismus in kälterem Klima und Jahreszeit, also mehr aus inneren Ursachen. Dem entsprechend könnten dann wohl auch gleichaussehende Farben von verschiedener chemischer Zusammensetzung entstehen. Dieses Schutzfarbenmuster würde wie das des adaptiven Saisondimorphismus durch Wärme bzw. Kälteeinwirkung auslösbar sein.

Wie bereits oben bemerkt, sind diese Fragen principieller Art und ihre Beantwortungsweise hängt mit Grundanschauungen und Hypothesen zusammen, die entweder präformistische (evolutionistische) (Weismann) oder epigenetische (Haeckel) sind, oder einen beide Hypothesen zu vermitteln suchenden Standpunct (Driesch, Hertwig) einnehmen.

Hält man z. B. das biogenetische Grundgesetz, daß die Ontogenie eine Recapitulation der Phylogenie sei, auch für das Flügelfarbenmuster während der Puppenentwicklung für gültig, so ließe sich an die Lösung der Frage, ob die Wirkungsweise der Wärme, sei es klimatische oder künstliche, beim Saisondimorphismus z. B. von *Vanessa levana-prorsa* eine nur auslösende oder energetisch wirkende sei, und welches der beiden Farbenmuster das phyletisch ältere sei, gar nicht herantreten, ohne, wie weiter oben schon beschrieben wurde,

die Entwicklung zeitlich successive während der Puppendauer durch eine Serie von Probenahmen zu untersuchen, also die allmählichen Veränderungen des Farbenmusters beobachtend zu verfolgen und zu beschreiben, wie es z. B. an *Vanessa Io*, *urticae*, *Pieris brassicae* schon durchgeführt wurde. (Die Species *Vanessa levana* und *prorsa* würde allerdings mehr Schwierigkeiten hierfür bieten, weil ganze Bruten nicht so gleichzeitig sich verpuppen, wie bei obengenannten Species.) »Nach dieser Methode nur könnte man erfahren, ob sich das Farbenmuster von *V. prorsa* aus der Anlage desjenigen der *levana* während der Winterpuppendauer durch allmähliche Umbildung entwickelt, und umgekehrt für *V. levana* bei der Sommerpuppe. Für die präformistische (evolutionistische) Determinantentheorie kommt hingegen diese ontogenetische Untersuchung gar nicht in Frage, denn beide Farbenmuster (Sommer- und Winterform) sind durch die Determinanten präformiert. Es wird, wie Weismann sagt, bei höherer Temperatur die *prorsa*-Ide, bei niederer die *levana*-Ide wirksam und die Zwischenformen, z. B. *Vanessa porima*, werden auch schon im Keimplasma aus den Determinanten der beiden anderen zusammengesetzt. Weismann kommt darum auch in der oben citierten Abhandlung nicht auf die Nothwendigkeit, solcher morphologisch zeitlich successiven Untersuchung während der Entwicklung des Puppenflügelchens zu sprechen.

Vermuthlich hat er aus anatomisch-mikroskopischen Untersuchungen an *V. levana-prorsa*-Flügelchen während ihrer Entwicklung, also nicht erst beim Auskriechen, Resultate erhalten, die ihn überzeugten, daß sich z. B. das *Prorsa*-Farbenmuster nicht während der Ontogenese des Flügels aus der Anlage des *Levana*-Farbenmusters allmählich umbilde bei jedem Individuum, sondern seinen eigenen Ursprung habe, in Übereinstimmung mit der Determinantentheorie. Oder ist etwa die anatomisch-mikroskopische Untersuchung bei dieser Species eine zur Entscheidung resultatlos bleibende theils wegen der Kleinheit, theils wegen überhaupt noch nicht zu überwindenden technischen Schwierigkeiten? Ist das Experimentum crucis für die beiden Theorien an diesem Objecte noch unmöglich? dann würden eben noch beide auf der Wage schweben².

² In seiner neuesten Abhandlung »Über Germinalselection, 1896« erklärt Weismann (Vorwort p. IX) seine Keimplasma- bzw. Determinantentheorie als eine nur zum Studium und Erforschen des Vererbungsvorganges brauchbare Voraussetzung, die für die gegebene Thatsache des Vererbungsvorganges — die bezüglichen physikalischen und chemischen Vorgänge als gegeben annehmend — ein adaequates Bild geben soll. Ein solches sind eben die Determinanten (Bestimmungstücke) und Ide, erstere vorstellbar als ein irgendwie gestaltetes Packet von Lebens-einheiten (Biophoren), das auf bestimmte Einwirkungen hin in Thätigkeit geräth und einem Theile des Organismus, einer Zelle oder einer Gruppe von Zellen einen bestimmten Stempel aufdrückt (l. c. p. 7). An dieses Bild kann sich die Vorstellung

Auf meine beiden oben aufgestellten Sätze nochmals zurückkommend, so ist nach meinem Dafürhalten zur genaueren Beurtheilung, wo Wärme bzw. Kälte nur auslösend, und wo sie energetisch verändernd wirke, wo sie also correlativ, regressiv oder progressiv wirke, erforderlich, die Farbenmuster der veränderten Kälte- und Wärmeformen genauer und gründlicher zu studieren und zu beschreiben, als wie es meistens bisher noch geschah, besonders auch betreffend des Unterschiedes der Interferenz- und Pigmentfarben, also pigmentlöser und pigmenthaltiger Schuppen. Es ist betreffend Correlation, z. B. beim Auftritt einer dunkleren Farbe oder Vergrößerung eines dunklen Fleckes, wohl möglich, daß der Compens sich auf die ganze Flügeloberfläche, ja sogar auch auf die Unterseite der Flügel ausdehnend in einer wenig merkbaren Schwächung der Farbentöne besteht. Es müssen also Ober- und Unterseiten (letztere werden besonders in Abbildungen immer noch sehr stiefmütterlich bedacht) beider Flügel insgesamt in Betracht gezogen und kritisch erwogen werden. Ein treffendes Beispiel solchen Compenses zeigt *Papilio asterias*-Männchen (abgebildet auf Tafel VIII No. 5 in Eimer's, »Die Artbildung u. Verwandtsch. d. Schmett. II. Theil 1895«. Die Oberseiten der Flügel enthalten fast nur Schwarz und Gelb, die Unterseiten hingegen für einen Theil Gelb den höheren Ton Orange auf dem Hinterflügel, und den tieferen Ton weißlich auf dem Vorderflügel. Beim Weibchen (No. 6) ist auf dem Hinterflügel Gelb in den höheren Ton Orange und den tieferen Ton weißlich differenziert. Bei mehreren Species kommen auch zwischen Männchen und Weibchen Farbencompensationserscheinungen vor.

(Schluß folgt.)

II. Mittheilungen aus Museen, Instituten etc.

1. The Academy of Natural Sciences of Philadelphia.

February 25th. — Ida A. Keller, »The Coloring Matter of the Aril of *Celastrus scandens*«. Amos P. Brown, »The Crystallization of Molybdenite«. The Anthropological Section having precedence, Dr. D. G. Brinton made a

halten und damit operieren, anstatt bei jedem speciellen Vererbungsproblem wieder auf die Aufeinanderwirkung der Molecule der lebendigen Substanz und der äußeren Agentien zurückgreifen zu müssen« (p. 8 ff.). Letzteres Verfahren entspricht dem der epigenetischen Lehre, Weismann verwirft sie also nicht, sondern verzichtet vorläufig nur noch auf ihre Durchführung, weil (p. 8) »wir den verwickelten Erscheinungen der Vererbung gegenüber nicht mit bloßen Stoffeinheiten von unten her an sie heranreichen, wir müssen weiter oben anfangen und die Annahme von Lebens- und Vererbungseinheiten machen, um auf diesem Felde vorwärts dringen zu können«. Im Vergleiche zur epigenetischen Theorie als einer primären wirklichen Erkenntnistheorie ist die »evolutionistische Determinantentheorie Weismann's eine vorläufige praktische Hilfstheorie von symbolisch-methodischem Character«.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1896

Band/Volume: [19](#)

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

Artikel/Article: [5. Beobachtung von Compensationsvorgängen in der Farbezeichnung bzw. unter den Schuppenfarben an durch thermische Einwirkungen entstandenen Aberrationen und Subspecies einiger Vanessa-Arten. Erwägungen darüber und über die phyletische Recapitulation der Farbenfelderung in der Ontogenese 163-174](#)