

bst. A-14192

S e p a r a t - A b z u g
aus den Sitzungsberichten der
Dorpater Naturforscher-Gesellschaft.
Jhrg. 18⁹⁰/₉₁

Zur Frage der Chromophotographie bei Schmetterlingspuppen

von Mag. Wilhelm Petersen.

Der Polymorphismus in der Färbung der Raupe und Puppe ist bei einigen Schmetterlingsarten dermassen in die Augen fallend, dass er unsere Aufmerksamkeit erregen muss, und die Untersuchung, inwieweit hier Gesetzmässigkeit vorliegt, lohnend erscheint. Die Frage gewinnt insofern an Bedeutung, als mit diesem Polymorphismus in der Mehrzahl der Fälle eine Anpassung an verschiedene Lebensbedingungen Hand in Hand geht, und durch die Art, wie die Erscheinung der Anpassung hier auftritt, die Vermuthung nahe gelegt wird, die *causa efficiens* in der directen Einwirkung äusserer Umstände (im vorliegenden Fall verschiedener Beleuchtung) zu suchen.

Der Gang meiner experimentellen Untersuchungen war nun folgender: Von der Thatsache der Farben-Anpassung an

die Umgebung bei Puppen von *Pieris Brassicae* L., *Rapae* L., *Vanessa Urticae* L. und den Cocons von *Saturnia Carpini* L. ausgehend, versuchte ich zuerst festzustellen, welches Stadium der Entwicklung die Anpassungsfähigkeit in Bezug auf die Färbung besitzt. Da Raupen derselben Brut, je nach der Behandlung ganz verschiedene Puppen lieferten, handelte es sich mindestens nicht um innere Vorgänge allein, die aus der Vererbung resultirten, sondern auch um äussere, direct wirkende Einflüsse, die sich zu einer bestimmten Zeit der Entwicklung geltend machten. Es galt nun zuerst, dieses Stadium der grössten, vielleicht alleinigen Empfänglichkeit für äussere Einflüsse festzustellen. Die Verhältnisse bis kurz vor der Verpuppung (d. h. bis zu dem Zeitpunkt wo die Raupe ausgewachsen ist) konnten nicht massgebend sein, denn Raupen, welche bis zu dieser Zeit unter ganz gleichen Verhältnissen gehalten waren, konnten später total verschiedene Puppen liefern, je nach der Behandlung im späteren Stadium. Andererseits erwies es sich als gleichgültig, ob die Raupen bis zur Zeit der Verpuppung in blauem, rothem, grünem, weissem Licht oder in Dunkelheit gehalten wurden, auf die Farbe der Puppe hatte dies keinen Einfluss, wenn die Raupen später, d. h. sobald sie zu fressen aufhörten und sich zur Verpuppung anschickten, unter ganz gleiche Verhältnisse gebracht wurden. Diese Versuche wurden mit sehr reichem Material durchgeführt, und die Resultate waren durchaus ausschlaggebend. Als Versuchsobjecte dienten die Raupen von *Pieris Brassicae* und *P. Rapae*.

Nach dem, was mir von früheren Angaben über *P. Rapae* und *Papilio Nireus* bekannt war (siehe weiter unten p. 248), lag es nun am nächsten, die Reactionsfähigkeit in den Anfang des Puppenstadiums zu verlegen, die Zeit, wo nach dem Abstreifen der Raupenhaut, die neu gebildete Chitinhülle in der Consolidirung begriffen ist. In dieses Stadium fällt auch die endgültige Fixation der Pigmentflecke und des Farbentons der Puppe, und es lässt sich leicht an der zur Verpuppung

reifen Raupe zeigen, dass die Pigmente in der Hypodermalschicht, aus welcher nach dem Abstreifen der Raupenhaut die Cuticula der Puppe hervorgeht, abgelagert sind. Bei der ganz frischen Puppe ist die Cuticularschicht zuerst klar und durchsichtig, und wenn auch eine Einlagerung der Pigmente von der Hypodermis aus schon begonnen hat, so ist die endgiltige Fixation derselben unter normalen Verhältnissen doch erst einige Stunden nach dem Abstreifen der Raupenhaut beendet.

Unter solchen Umständen war die Vermuthung sehr berechtigt, dass die Reactionsfähigkeit auf äusseren Farbenreiz und daraus resultirende Anpassung an die Farbe der Umgebung gerade der frischen Puppe eigen wäre.

Merkwürdiger Weise stellte sich beim weitern Experimentiren heraus, dass diese Annahme ein entschiedener Irrthum sei. Es gelang mir durchaus nicht, mit ganz frischen Puppen, die ich sofort nach dem Abstreifen der Raupenhaut oder beim Beginn desselben in verschiedenfarbige Behälter brachte, eine entsprechende Färbung der Puppe zu erzielen. Wenn auch in einzelnen Fällen die Schattirung der Puppe einigermaßen der Farbe der Umgebung zu entsprechen schien, so ergab die statistische Zusammenstellung aller Fälle nur einen minimen Procentsatz zu Gunsten einer Farben-Anpassung in diesem Stadium, und auch in diesen wenigen Fällen war die Anpassung keine eclatante. Dagegen liess sich diese Frage leicht und mit Sicherheit auf folgendem Wege entscheiden. Als am besten reagirend hatten sich die Puppen resp. Raupen von *Pieris Rapae* bewährt. Die extremsten Färbungen der Puppen waren hier: 1) ein sehr lebhaftes Grün mit sehr feinen und spärlichen schwarzen Punkten und Stricheln, 2) ein fast reines Weiss mit wenig schwarzen Punkten und 3) eine durch viele und dicht bei einanderstehende Punkte und Strichelchen fast rauchbraun und schwärzlich erscheinende Oberfläche der Puppe. Raupen, welche sich auf schwarzem Grunde angesponnen hatten lieferten, ganz kurz vor dem Abstreifen der Raupenhaut (der Verpuppung) auf weisses oder

grünes Papier oder grüne Kohlblätter gebracht, ausgesprochen dunkle Puppen, umgekehrt erhielt ich helle Puppen von solchen Raupen, die im entsprechenden Stadium von ihrem weissen Hintergrunde auf schwarzes Papier oder in vollständige Dunkelheit gebracht wurden.

Somit konnte es keinem Zweifel mehr unterliegen, dass die Empfänglichkeit für die Farbe der nächsten Umgebung noch in das Raupenstadium fiel, und zwar in die Periode vom Aufhören der Nahrungsaufnahme bis zum Abstreifen der Raupenhaut. Leider reichte mein Versuchsmaterial im Herbst nicht mehr aus, den Zeitpunkt und die Dauer der Reaction genauer zu bestimmen, doch glaubte ich mit grosser Wahrscheinlichkeit annehmen zu dürfen, dass die Zeit, wo die Raupe sich zur Verpuppung angesponnen hat, also eine Veränderung der Umgebung nicht mehr eintreten kann, das gesuchte Stadium der grössten Reactionsfähigkeit ist. Dass es in einem genau fixirten Stadium der Entwicklung, welches ich das „kritische Stadium“ nennen will, nur eines, durch äussere Momente bedingten, auslösenden Reizes bedarf, damit demselben entsprechend Reactionen eintreten, welche zu einem Polymorphismus der betreffenden Art führen, scheint mir eine Thatsache von fundamentaler Bedeutung zu sein.

Allerdings muss ich gestehen, dass ich durch dieses Resultat meiner Untersuchungen insofern etwas enttäuscht war, als die ursprünglich präsumirte „Chromographie“ nun bei der frischen Puppe direct widerlegt, und überhaupt stark in Frage gestellt war. Dagegen eröffnete sich für die weitere Untersuchung eine weite Perspective.

Die mir im Spätherbst noch übrig gebliebenen ca. 100 Raupen von *Pieris Rapae* und ca. 200 Raupen von *Pieris Brassicae* benutzte ich nun, um die Reaction auf einzelne Farben festzustellen. Ich verwandte dazu Behälter, die von innen mit dem betreffenden farbigen Papier ausgeklebt und mit einem Glasfenster versehen waren, da aber viele der

Raupen als heliophile Thiere mit Vorliebe diese Glasfenster zur Verpuppung aufsuchten, zog ich später Glasbehälter vor, die von innen mit dem betreffenden farbigen Papier ausgelegt wurden. Ausserdem kamen Behälter mit Fenstern aus farbigem Glase und farbige Glaskuppeln in Verwendung, welche über Glasschalen aus demselben farbigen Glase gestellt wurden. Ein Theil der Raupen wurden im Dunkeln zur Verpuppung gebracht.

In nachstehender Tabelle habe ich die Resultate dieser Versuche übersichtlich zusammengestellt. In die Mittelkolonne „typisch“ wurden diejenigen Puppen eingetragen, welche die in der Natur gewöhnliche Durchschnittsfärbung besitzen, eine Färbung, welche ebenfalls auftritt, sobald eben Einfluss ausübende Momente nicht in Kraft treten. Links davon stehen drei Kolonnen mit den Abstufungen „ziemlich dunkel“, „dunkel“ und „stark dunkel“, rechts zwei Kolonnen mit „licht“ und „sehr licht“. An die Kolonne mit „sehr licht“ schliessen sich dann noch zwei (*Pieris Brassicae*), resp. eine Kolonne (*Rapae*) für grüne Färbung der Puppe.

Zu meinem grössten Bedauern habe ich erst ganz kürzlich in die weiter unten ausführlicher besprochenen jüngst erschienenen Arbeiten von Poulton und Griffiths Einsicht nehmen können, die dasselbe Thema behandeln, indem ich erst in der II. Lieferung von H. J. Kolbe's: „Einführung in die Kenntniss der Insecten“ ein Literaturverzeichnis über diesen bisher so dürftig behandelten Gegenstand fand. Wenn es mir auch als gute Gewähr für die Richtigkeit der gefundenen Resultate dienen konnte, dass ich mit theilweise anderem Material im allgemeinen zu demselben Resultat gekommen war, wie Poulton und Griffiths, (die wiederum unabhängig von einander gearbeitet hatten), so bedaure ich doch sehr, dass ich mich nicht auf die schon gewonnene Resultate jener Arbeiten hatte stützen können, wodurch ich viel Zeit und Versuchsmaterial gespart und den Kreis meiner Untersuchungen hätte erweitern können. Obgleich eine Anzahl von Fragen jetzt noch offen bleiben muss und ich entschlossen bin, meine

Untersuchungen noch weiter fortzusetzen, so will ich doch von einer vorläufigen Publikation des bisher Gewonnenen nicht absehen, weil mir der Gegenstand wichtig genug erscheint, um auch andere zu Untersuchungen anzuregen.

Leider ist auch die Scala der Abstufungen in meinen Uebersichtstabellen eine etwas andere, als die von Poulton sehr zweckmässig in Anwendung gebrachte, doch ist dieser Uebelstand weniger ins Gewicht fallend, da das allgemeine Resultat sich leicht herauslesen lässt.

Abgesehen von den zahlreichen Vorversuchen, welche das Stadium der Farbenempfindlichkeit bei Puppen resp. Raupen feststellen sollten, und welche ich nicht mehr in Zahlen vorzuführen brauche, da dieser Punkt nun genügend festzustehen scheint, indem meine Resultate mit denen von Poulton und Griffiths übereinstimmen, ergaben meine Versuche (vide pag. 238 u. 239) folgendes:

Von *Vanessa Urticae* L. kann ich ferner anführen, dass ich im vorigen Jahre (1888) ca. 100 Raupen im Dunkeln zur Verpuppung gebracht hatte. Ich hatte damals bei meinem Experiment ein ganz anderes Ziel im Auge*), doch erschien es mir sehr auffallend, dass die Puppen im allgemeinen sehr dunkel waren, vor allem aber konnte ich an keiner einzigen goldene Flecke bemerken. Zum Glück hatte ich die leeren Puppenhüllen aufbewahrt und konnte an denselben noch in diesem Jahr constatiren, dass sie durchweg zur ganz dunklen Form der Puppe gehörten. Ein weiterer Versuch mit ca. 40 Raupen von *Urticae* im Sommer dieses Jahres ergab nahezu dasselbe Resultat; die Raupen waren nicht so dunkel gehalten

*) Mein damaliger Versuch war insofern nicht resultatlos, als aus der Zucht eine Anzahl Exemplare der nordischen var. *Polaris* Stgr. hervorgingen, während die Mehrzahl mehr oder weniger zu dieser Form neigte und dieses Ergebniss ist insofern merkwürdig, als es darauf hinzudeuten scheint, dass während des Raupenlebens die künftige Färbung des Schmetterlings durch Lichtwirkung beeinflusst werden kann. cf. darüber Venus. C. Ed.: Ueber Varietätenzucht. Corresp. Bl. d. entom. Vereins Iris zu Dresden I. Bnd. 1888 p. 209.

Tabelle I.

Pieris Rapae L.	Stark dunkel.	Dunkel.	Ziemlich dunkel.	Typisch.	Licht.	Sehr leicht.	Hellgrün fast ohne dunkles Pigment.	Gesamtzahl.	Röthlich * Grünlich °
Schwarz.									
A. Auf schwarzem Papier, Kästchen mit Glasdeckel.	4	1	1*					6	
B. In demselben Kästchen am Glase verpuppt.					2*			2	
C. Im Dunkeln zur Verpuppung gebracht (auf hellem Grunde).	1	5						6	
D. Halbdunkel, grosser Behälter mit sehr kleinen Glasfenstern, weiss ausgelegt.			5*+3°	1				9 (+5)	Fünf Raupen starben ausserdem während der Verpuppung.
Weiss.									
E. a) Weiss ausgelegter Kasten.	1			3	1	8		13	
b) Im Raupenkasten am hellen Holz.						1		1	
F. Raupen dunkel gehalten bis zum Anspinnen, dann offen, auf weissem Grunde.			3		2	4*		9	.. unter den dunklen zwei dicht nebeneinander verpuppt.
Roth.									
G. Auf hellrothem Papier:									
a) In einem Kästchen mit Glasdeckel.						4*		4	
b) In einem Glase, das mit diesem Papier ausgelegt war.				2	5	6*		13	
H. Unter dunkelrothem Glase auf grünem Papier.	3	1			1			5	Dieser Versuch ist wichtig wegen des Ausschlusses der chemischen Strahlen, der grüne Hintergrund muss unter rothem Glase dunkler erscheinen als der weisse, dementsprechend die Puppenreaction. Die dunklen Stücke am rothen Glase verpuppt.
I. Unter rothem Glase auf weissem Grunde.		6	5	4				15 (+4)	
Grün.									
K. a) Glasgefäss, innen mit hellgrünem Papier ausgelegt.				1	5			6	
b) Kästchen mit Glasdeckel, grün ausgelegt.					1			1	
L. Im Freien auf Kohlblättern gefunden (ausnahmslos grün).							12	12	

Tabelle II.

Pieris Brassicae L.	Stark dunkel.	Dunkel.	Ziemlich dunkel.	Typisch.	Licht.	Sehr licht.	Grün mit dunklen Flecken.	Hellgrün fast ohne dunkles Pigment.	Gesamtzahl.	Ins grünlliche ziehend: ° Der +- unter D. bei 59 bedeutet, dass diese 59 Puppen mehr nach "ziemlich dunkel", als nach "licht" neigen.
Schwarz.										
A. a) Kästchen mit schwarzem Papier ausgelegt und Glasdeckel, stark beleuchtet.				6					6	Mit intensivem Schwarz der Punkte.
b) Unter denselben Bedingungen				4		1			5	Die eine helle Puppe war am Glase ange- spinnen.
B. a) Die Raupen wurden im Dunkeln gehalten, nach dem Anspinnen dem gewöhnlichen Tageslicht ausgesetzt (auf weissem Grunde)			3		3				6	
b) Auf einem Glasdeckel verpuppt, der auf dunklem Hintergrunde stand.		3			2 ⁰				5	
Weiss.										
C. In einem Glase, dass aussen mit weissem Papier umgeben war.					8+10				9	Das lichtgrünlliche der einen Puppe wahr- scheinlich durch dicht dabei liegende Ichneu- monengespinnste bedingt. Die lichten ein wenig grünllich tingirt, aber nicht viel über die typische Färbung hinaus- gehend. — Aus diesen beiden Raupenkasten wurden die zur Verpuppung reifen Raupen zur weiteren Behandlung entnommen. Die drei dunklen dicht beieinander.
D. a) Raupenkasten (mit weissem Gaze über- spannt) im Schattten gehalten und nicht direct dem Licht ausgesetzt.		7		+59	7 ⁰				73	
b) Raupenkasten (mit klarem Tüll über- spannt), heller Standort.				1			13 +4 ⁰		18	
Roth.										
E. Kästchen mit Glasdeckel, hellroth ausgelegt.			3			1			5	
Blau.										
F. Unter blauer Glaskuppel, die auf einem Tel- ler von blauem Glase steht (Kobaltglas).					15				15	Die ganz gewöhnliche typische Farbe und Zeichnung.
Grün.										
G. a) Kästchen mit Glasdeckel, grün ausgelegt.					3	3			6	
b) Glas von innen mit grünem Papier aus- gelegt.	1				10	1 ⁰			12	Die eine stark dunkle Puppe wurde von einer Raupe geliefert, die sich zwischen vertrockne- ten Blättern verpuppt hatte. Von ca. 50 Raupen, die in einem hellen Vor- hause, dessen Wand sehr hellgelb getüncht war, freigelassen wurden, verpuppten sich 14 an der hellgelben Wand u. wurden grün, die übrigen an der Decke u. passten sich hier augenfällig der helleren oder dunkleren Färbung derselben an.
Hell-Gelb.										
H. An einer hellgelben Zimmerwand.								14	14	
I. Eine im Freien auf einem Klettenblatt (Lap- pa) gefundene Puppe.									1	

worden wie die früheren, demgemäss die Puppen auch etwas lichter, einige mit einer Spur von goldnen Flecken versehen. So mangelhaft diese Daten sind, so stehen sie doch in bestem Einklange mit den Beobachtungen, welche Poulton an *Vanessa Urticae* gemacht hat, und ich erwähne sie deshalb hier.

Ein sehr merkwürdiges Verhalten zeigen auch *Platysamia Cecropia* aus Nordamerika und *Antherea Pernyi* aus Indien, die ich zu wiederholten Malen aus dem Ei gezogen habe. Besonders deutlich zeigt sich die Reactionsfähigkeit gegen die Umgebung bei *Cecropia*. Die Raupe umgiebt sich, bevor sie ihren eigentlichen Cocon spinnt, mit einem weiten den Cocon von allen Seiten umschliessenden Aussengespinnt und dieses ist der Umgebung in auffallender Weise angepasst. Von 39 Raupen meiner letzten *Cecropia*-Zucht lieferten fünf die sich im Raupenkäfig an der weissen Gaze angesponnen hatten ganz weisse Gespinnte, bei zweien, die sich am gelblichen Holz des Käfigs verpuppten, sind die Gespinnte hellbräunlich tingirt, während bei dem Rest, der sich an den Zweigen der Futterpflanze und unter den vertrockneten Blättern am Boden des Behälters eingesponnen hatten, die Aussengespinnte braun, bei einigen sogar tiefbraun sind. Die Innencocons unterscheiden sich nur wenig und sind bei den Exemplaren mit dunklen Aussengespinnten nur sehr wenig dunkler tingirt.

Ein ähnliches Verhalten, wenngleich in viel schwächeren Masse, zeigt sich bei den Gespinnten von *Antherea Pernyi*. Es stimmen diese Thatsachen überein mit dem, was man bisher an *Saturnia Carpini* beobachtet hatte, und überhaupt scheinen die Raupen der Saturniden mehr oder weniger die Fähigkeit zu besitzen, ihre Gespinnte entsprechend der Umgebung anzufertigen. Schon früher war mir das an einer echten *Saturnia* aufgefallen, von welcher ich auf der Hochebene von Bogotá (auf den Hügeln der Umgegend von Facativá) circa 120 Gespinnte eingesammelt hatte. Besonders merkwürdig aber verhält sich hierin gerade *Cecropia*. An einigen Raupen beobachtete ich, dass sie, wie es auch bei

andern Bombyciden vorkommt, die ganze weisse Gaze-Wand des Raupenkäfigs mit einem feinen Seidengewebe besponnen, welches aus feinen, rein weissen Fäden bestand, während schon die einzelnen Fäden, welche bei der Anlage eines Gespinnstes zwischen den Zweigen der Futterpflanze gesponnen wurden, von vornherein deutlich braun waren.

Der braune Farbstoff lässt sich schon mit kochendem Wasser leicht ausziehen und färbt das Wasser bräunlich.

Für das Zustandekommen der bräunlichen Färbung sind zwei Annahmen möglich. Entweder ist das Secret der Secretorien fähig auf Lichtreize zu reagiren, d. h. im vorliegenden Fall auf heller Grundlage hell zu bleiben, bei dunkler Umgebung oder überhaupt sehr schwacher Beleuchtung aber braun zu werden, oder es sind hier accessorische Drüsen im Spiel, die unter dem Einfluss des Nervensystems der Raupe stehen. Die Unzulässigkeit der ersten Annahmen folgt schon aus dem Umstande, dass die Fäden des inneren Cocons, welches unter der bisweilen tiefbraunen Hülle des Aussengespinntes vollkommen vor Lichteinwirkung geschützt ist, dennoch in beiden Gespinnsten hellbraun bleiben. Dagegen lässt sich zu Gunsten der zweiten Annahme durch mikroskopische Untersuchung leicht constatiren, dass der braune Farbstoff wie der Leimstoff nur mechanisch am weissen Seidenfaden haftet, weshalb er sich auch so leicht durch Auswaschen mit Wasser entfernen lässt.

Wie wir schon gesehn haben, fällt bei *Pieris Brassicae* und *Rapae*, das Stadium der Reactionsfähigkeit auf die Färbung der Umgebung in die Zeit, wo die Raupe sich einen Ort zur Verpuppung ausgesucht hat und sich für dieselbe vorbereitet. Damit stände nun die Beobachtung an *Cecropia* in vollstem Einklange, und wir müssen hier entweder einen Act physiologischer Beeinflussung zur Erklärung heranziehen, oder annehmen, dass der Leimstoff resp. das Secret accessorischer Drüsen, welches den Seidenfaden umgiebt, unabhängig vom Nervensystem der spinnenden Raupe rein mechanisch auf

Lichtreize reagirt*). Für die erste Annahme liegt einstweilen kein Grund vor, die zweite empfiehlt sich durch ihre Einfachheit, und ich finde keine Thatsache, welche gegen dieselbe sprechen könnte. Ich halte diese Frage übrigens noch nicht für abgeschlossen und constatiere nur, dass eine Reaction auf Lichtreize in einem ganz bestimmten Stadium, analog den Erscheinungen bei Brassicae und Rapae, vorliegt.

Was nun den Polymorphismus der Schmetterlingspuppen anbetrifft, so findet derselbe sich auch noch bei einigen Arten, die experimentell noch nicht untersucht sind, so z. B. bei *Anthocharis Cardamines* L., bei welcher die Puppe entweder grün oder bräunlich mit einem weisslichen Seitenstreifen ist, oder *Epinephele Lycaon* Rott. Bei letzterer Art ist die Puppe dunkelbraunroth mit weissen Längslinien oder grün mit gelbem Rande der Flügelscheiden, weist also sehr stark abweichende Formen auf. Geringere Abweichungen finden sich bei sehr vielen Tagfalter-Puppen. Im Allgemeinen treten lebhaftere Farben und in die Augen fallende Variabilität in Bezug auf die Färbung nur bei Puppen auf, welche der directen Wirkung des Lichtes ausgesetzt sind, während diejenigen Arten, die im Dunkeln ruhen, sei es nun in der Erde, im Holz oder in einem undurchsichtigen Gespinnst, ausnahmslos, soweit mir bekannt, dunkel, meist braun oder schwärzlich, gefärbt sind. Wenn es nun auch auf der Hand liegt, dass die im Dunkeln ruhenden Puppen einer schützenden Färbung nicht bedürfen, die dem Lichte ausgesetzten aber ohne Anpassung an die Umgebung eher Gefahr laufen, ihren Feinden zur Beute zu fallen, so fordert immerhin die bräunliche oder schwärzliche Färbung der Cuticularschicht bei der Puppe noch eine Erklärung, besonders wenn man bedenkt, dass nicht nur bei Schmetterlingen sondern auch bei Vertretern anderen Insectenordnungen die im Dunkeln lebenden Larven in der Regel farblos oder weisslich sind. Den Mangel an Pigmentablagerung

*) In der Sammlung des Herrn Christoph in Petersburg sah ich Gespinnste einer Saturnienart (*Sat. Diana* Stgr. vom Amur), deren Aussengespinnt von leuchtend grüner Farbe sind.

in der Cuticula werden wir als das ursprüngliche anzusehen haben und die Pigmentbildung als später aus Utilitätsrücksichten hervorgegangen. Wenn ich hier eine Vermuthung aussprechen darf, der ich natürlich nur den Werth einer gewagten Hypothese beimessen kann, so glaube ich, dass das dunkle Pigment zuerst von den im Innern von Pflanzentheilen lebenden Arten erworben wurde. Die Puppen dieser Arten treten bekanntlich einige Stunden vor dem Ausschlüpfen des Schmetterlings bis zur Hälfte aus dem Holz heraus und bedürfen dann jedenfalls eines besondern Schutzmittels. In ähnlicher Weise schieben sich die Puppen der Hepialiden vor dem Auskriechen des Schmetterlings aus der Erde hervor, und von dieser Familie kann man wohl annehmen, dass sie die primitivsten Formen aufweist. Dafür aber, dass die ältesten Formen der Lepidopteren xylothroph waren, sprechen auch geologische Gründe*).

Ausser bei Tagfaltern sehen wir die Anpassungsfähigkeit der Puppen auch in andern Familien z. B. den Geometriden deutlich hervortreten. Bei *Eugonia Quercinaria* ist die Puppe mattgrau, bei *Eug. Autumnaria* Wernebg. L. grünlichweiss oder gelblichweiss mit feinen dunklen Stricheln, bei *Eug. Erosaria* grüngelb oder gelbbraun, während sie bei der nahe verwandten *Eug. T. Alniaria* L. (*Tiliaria* Bkh.) dunkelbraun ist. Bei *Peric. Syringaria* ist die Puppe braungelb, bei *Hypoplectis Adpersaria* mattgelb mit rothgelben Flügelscheiden. Alle diese Arten ruhen als Puppe in einem sehr leichten Gespinnst zwischen Blättern und zwar zwischen trocknen oder frischen und sind dementsprechend gefärbt.

Unter den Noctuiden sind einige Plusien von besonderem Interesse. Die Raupe von *Plusia Moneta* F. lebt an *Aconitum* und verfertigt sich an der Unterseite der Blätter, mit Vorliebe möglichst nahe dem Erdboden, ein gelbliches, durchscheinendes Gespinnst. Die Puppe ist hellgrün, die Dorselfläche derselben, welche in ihrer natürlichen Lage der Unter-

*) cf. Oppenheim: die Ahnen unserer Schmetterlinge in der Secundär- und Tertiärperiode. Berlin 1886.

seite des undurchsichtigen Blattes anliegt, ist schwärzlich. *Plusia Concha* F., *Deaurata* Esp., *Cheiranthi* Tausch. und *Consona* F. die ich nicht selbst habe beobachten können, sollen ähnliche gefärbte Puppen haben. Die Untersuchung zeigt bei *Moneta*, dass die Puppenhülle selbst fast farblos, etwas gelblich tingirt ist, und die grüne Färbung der Puppe von grünem Pigment in den Hypodermalzellen herrührt, (während die schwarzen Rückenflecke durch Pigmentablagerung in der Cuticula hervorgerufen sind). Es zeigt sich also hier dasselbe Verhalten, wie bei den grünen Puppen von *Pieris Brassicae* und *Rapae* und die Uebereinstimmung wird um so auffallender als die grünliche Färbung dieser Puppen oder richtiger die Farblosigkeit der Cuticularhülle durch gelbes Licht bewirkt wird und auch experimentell erreicht werden kann, wie Tabelle II H. zeigt. Den Controllversuch, ob *Moneta* auf Dunkelheit oder andersfarbiges Licht entsprechend reagirt habe ich noch nicht anstellen können.

Bei meinen Versuchen mit grünem Hintergrunde, bei welchen ich ein zwar helles aber intensiv grün gefärbtes Papier benutzte, setzte es mich anfangs in Erstaunen, dass ich keine einzige grüne Puppe erhielt, während die im Freien auf grünen Blättern gefundenen Puppen, sowohl von *Rapae*, als *Brassicae*, ein leuchtendes Grün zeigten. Ich unterwarf nun, als ich später die eclatante Wirkung des gelben Hintergrundes bei den *Brassicae*-Raupen sah (Tab. II H.), das von mir benutzte grüne Papier einer spektroskopischen Untersuchung und es zeigte sich in der That, dass dasselbe gar keine gelben Strahlen durchliess. Das Grün der Blätter aber ist reich an gelben Strahlen und diese müssen im vorliegenden Fall die wirksamen sein.

Bevor ich nun aus dem vorliegenden Material von Beobachtungen und Versuchen Schlüsse ziehe, will ich in historischer Reihenfolge die Literatur über dieses Thema vorführen, wobei ich bemerke, dass ich mir das in Bezug auf die Far-

benreaction der Puppe bezüglich heranziehe, weil es sich hier in erster Linie um diese handelt.

Die im höchsten Grade interessante Thatsache, dass auch Raupen die Fähigkeit besitzen, sich der Färbung der Futterpflanze anzupassen ist noch sehr wenig untersucht. Es ist bekannt, dass die Raupen derselben Art, wenn sie auf verschiedenen Futterpflanzen leben, in ihrer Färbung sich der Pflanze anpassen, auf welcher sie gerade leben und ferner, dass einige Arten in den verschiedenen Stadien ihrer Entwicklung sich den Veränderungen ihrer Futterpflanze anzupassen vermögen: der Veränderung des Laubes gemäss sich umfärben oder die Färbung der später auftretenden Blüthen annehmen, im allgemeinen aber scheint man der Ansicht zu sein, dass hier chemische Einflüsse infolge veränderter Nahrung die Ursachen der Umfärbung und neuer Anpassung seien. Da die Einwirkung von bestimmten Futterkräutern bei einigen Arten sich bis auf den Schmetterling zu erstrecken scheint, so liegt es natürlich am nächsten, auch bei der Raupe an chemische Einwirkungen der Nahrung zu denken, und solche sind gewiss nicht zu leugnen, doch dürfte man, wenn man Veränderung der Nahrung als auslösenden Reiz für Erwerbung nützlicher Eigenschaften annehmen wollte, damit allein gewiss nicht auskommen.

Nach Versuchen, die ich mit *Cossus*-Raupen gemacht habe, muss ich mit Sicherheit annehmen, dass auch andere Ursachen als chemisch durch die Nahrung hervorgerufene bei der Umfärbung der Raupen thätig sind. Die Vermuthung liegt nahe, dass bei einem Theil der an Raupen beobachteten Erscheinungen von Anpassung eine Analogie besteht mit den hier besprochenen Anpassungen der Puppe und es eröffnet sich hier der experimentellen Untersuchung ein weites Feld. Einstweilen beschränke ich mich auf die Angaben der einschlägigen Literatur.

Rössler, Schuppenflügler der Reg. Bez. Wiesbaden pag. 191.

„ Wiener Entom. Monatschr. 1864 (Band VIII) p. 131.

- Mac Lachlan, Rob. Notes générales sur les Variations des Lépidoptères. Traduit de l'anglais avec annotations par Maurice Girard et J. Fallou (Ann. Soc. France 4 Sér. T. 7. 1867. p. 323—350.
- A. Gartner. Wien. Ent. Mon. Bnd. V 1861. p. 306—309.
- Speyer, Dr. A. Bemerkungen über den Einfluss des Nahrungswechsels auf morphologische Veränderungen, insbesondere bei den Arten der Gattung Eupithecia. Stett. Ent. Z. 1883 p. 333—356.
- „ Die Raupe von *Acronycta alni*. Ein biologisches Rätsel. Stett. E. Z. 1883 p. 419—425. cf. hiezu Hor. Societ. Ent. Ross. 1888.
- Lehmann. Zeitschr. f. Entomol. Breslau 1884 p. 26.
- Poulton E. Proceed. Royal. Soc. London 1885 p. 269.
- „ Trans. Ent. Soc. London 1886 part. II p. 137—170.
- „ Proceed. Roy. Soc. XL 1886.
- Rühl Fr. Isis. 13. Jahrg. 1888. p. 324.
- Kolbe. Einführung in die Kenntniss der Insecten 1889 p. 68—71.
- Möller. Die Abhängigkeit der Insecten von ihrer Umgebung. 1867.
- W. Buckler. Entom. Monthl. Mag. 1871. p. 261.
- Knaggs. Lepidopterist's Guide, new. ed. p. 47.
- W. Prest. Newman's Entomologist 1872 p. 241.

Historisches.

Der erste, welcher die Aufmerksamkeit auf diesen Gegenstand lenkte, war T. W. Wood*), welcher Experimente mit *Pieris Brassicae*, *P. Rapae*, *Vanessa Polychloros* und *Papilio Machon* machte. Er liess die Raupen von *Pieris Rapae* und z. Th. von *Brassicae* sich in Behältern verpuppen, welche innen mit verschiedenen Farben ausgelegt waren, und erhielt Puppen, welche dem Grunde auf dem sie hingen einigermassen entsprechend gefärbt waren. In Schachteln

*) Entom. Soc. Proc. 1867 p. 99.

welche innen schwarz waren, wurden die Puppen dunkel, auf weissem Papier fast weiss. Ferner machte Wood darauf aufmerksam, dass solche Abänderungen auch in freier Natur auftreten, an weissgetünchten Mauern fanden sich sehr hell gefärbte Puppen, an getheerten Planken sehr dunkle. Eine Puppe von *V. Polychloros* nahm auf einem abgestorbenen Blatt die Farbe des Blattes an, ein Exemplar an einer grau gefleckten Wand war scheckiggrau, an rothen Ziegelsteinmauern röthlich tingirt. Er sprach auch die Vermuthung aus, dass bei Vanessen-Puppen ein goldner Hintergrund die Puppe goldig machen würde, ohne jedoch das Experiment auszuführen.

R. Meldola *) bestätigt die Angaben Wood's in Bezug auf *Pieris Rapae* und *Brassicae*, indem er anführt, dass auch nach seiner Beobachtung die Puppen an schwarzen Brettwänden im allgemeinen dunkler seien, als die an hellen Mauern hängenden. Meldola braucht hier für diese Erscheinung „photographic sensitiveness“ und knüpft hieran theoretische Betrachtungen, auf welche ich später noch zurückkommen werde.

Im Jahre 1874 legte Ch. Darwin **) der Entomol. Gesellschaft in London die Betrachtungen der Mrs. Barber vor, welche am Cap an *Papilio Nireus* gemacht waren.

Hierüber referirt Wallace ***) folgendermassen: „Die Raupe der *Papilio Nireus* lebt auf Orangenbäume und auch auf einem Waldbaume, *Vepris lanceolata*, der hellere Blätter hat; die Farbe der Raupe stimmt nun mit der ihrer Nahrung; diejenigen Exemplare, welche auf Orangen leben sind dunkler. Die Puppe hängt gewöhnlich an den blatttragenden Zweigen der Nährpflanze oder eines benachbarten Baumes, vermuthlich aber auch manchmal an dickeren Aesten. Mrs. Barber fand nun, dass diese Puppe die Farbe jedes beliebigen Gegenstandes, an dem sie sass, mehr oder weniger vollständig annahm.

*) On a certain Class of Cases of Variable Protective Colouring in Insects. By R. Meldola (communicated by A. G. Butler) Zool. Soc. Proc. 1873 p. 153 (ingesandt am 19. Nov. 72).

**) Transact. Ent. Soc. Lond. 1874 p. 519.

***) A. R. Wallace. Die Tropenwelt, übers. v. Brauns 1879 p. 174.

Eine Anzahl solcher Raupen wurde in einen grösseren Behälter gethan, von welchen eine Seite von einer rothen Ziegelsteinmauer gebildet ward, die anderen von hellgelbem Holze. Man fütterte sie mit Orangenblättern und zugleich war ein Zweig einer Banksia in den Behälter gethan. Ausgewachsen und mit Nahrung hinlänglich versehen, hängten sich einige an die Orangenbaumzweige, andere an die Banksia und alle diese wurden zu grünen Puppen, aber doch mit entschiedener Annäherung an die Farbe der Zweige, die ersteren dunkelgrün, die letzteren mattgrün. Ein Exemplar haftete sich an die Bretterwand und dessen Puppe ward gelblich; eins aber setzte sich gerade an die Stelle, wo Ziegelsteingemäuer und Bretterwand an einander stiessen, und dieses ward auf einer Seite roth, auf der anderen gelb. Diese merkwürdigen Farbenabweichungen würde man vielleicht zu bezweifeln geneigt sein, hätte Wood nicht zuvor ähnliche beobachtet; nun aber bestätigen beide einander und zwingen uns, sie als wirklich anzuerkennen. Es ist dies so zu sagen eine Art Photographie der Natur; die farbigen Lichtstrahlen, welchen die eben gebildete Puppe in ihrem zarten, weichen, durchscheinenden Zustande ausgesetzt ist, bringen eine chemische Wirkung in den Säften hervor, welche später der erhärteten Chitinhülle den nämlichen Farbenton mittheilt. Auffallend ist immer, dass die Farbenscala, welche dabei der Puppe zu Gebote steht, immer auf die Farben der Gegenstände beschränkt erscheint, an welche sich wahrscheinlicher Weise die Raupe anhaften kann; denn als Mrs. Barber eines der Exemplare in ein rothes Tuch wickelte, trat keine Farbenänderung ein, die Puppe behielt die gewöhnliche grüne Farbe, und nur die rothen Pünktchen, mit welchen sie besetzt ist, waren schöner, als gewöhnlich.“

Zu diesen Beobachtungen der Mrs. Barber bemerkt nun Meldola *) 1874 (also ein Jahr später): „die Wirkung des

*) Proc. Ent. Soc. Lond. 1874 p. XXIV. „The action of light upon the sensitive skin of a pupa had no analogy with its action on any known photographic chemical. No known substance retained permanently the colour reflected on it by adjacent objects.“

Lichtes auf die empfindliche Haut der Puppe hat keine Analogie mit irgend einem bekannten photographisch-chemischen Prozess. Keine bekannte Substanz nimmt dauernd die Farbe an, welche von der Umgebung auf sie reflectirt wird.“ Professor Meldola scheint also inzwischen anderer Ansicht geworden zu sein, denn früher sprach er noch von „photographic sensitivness“.

Die von Mrs. Barber beobachteten Erscheinungen an *Papilio Nireus* wurden etwas später an *Papilio Demoleus* von Roland Trimen geprüft und bestätigt*).

Hierauf untersuchte Fritz Müller**) die dimorphen Puppen von *Papilio Polydamas* und stellte fest, dass dieselben die Fähigkeit der sogenannten Farbenphotographie nicht besaßen. Bis jetzt war man noch immer der Ansicht, dass die frische Puppe die Farbenempfänglichkeit und Fähigkeit der Farbenanpassung besäße und damit ruhte diese so interessante Frage bis zum Jahre 1887. (Die bei Kolbe citirte Abhandlung von Weale***) habe ich nicht vergleichen können, doch scheint hier nichts nennenswerthes an neuen Beobachtungen in dieser Frage vorzukommen, da weder Poulton noch White diese Arbeit erwähnen). Im Februar 1887 legte Lankester der Royal Society in London eine Arbeit Poulton's †) vor, welche eine Menge neuer und überraschender Beobachtungen bringt. In der Einleitung macht Poulton darauf aufmerksam, dass ihn bei der Untersuchung der Gedanke geleitet

*) Proceed. Roy. Soc. Vol. XLII, Nr. 252, p. 95.

**) Kosmos, Bnd. XII, p. 448.

***) Weale, On the variation of *Rhopaloceros* forms in South Africa Trans. Ent. Soc. Lond. 1877 p. 265. Von demselben Verfasser findet sich auch eine kurze Abhandlung in ders. Zeitschrift 1874 p. 131—136: Notes on the Habits of *Papilio Merope*, with a description of its Larva and Pupa.

†) An Inquiry into the Cause and Extent of a special Colour-Relation between certain exposed Lepidopterous Pupae and the Surfaces, which immediately surround them. By Edw. Poulton. Communicated by Professor Lankester. Proc. Roy. Soc. Lond. XLII p. 94—108 und Philos. Transact. vol. 178, 1887 p. 311—441. Diese Arbeit lernte ich, wie oben angeführt, leider erst kennen, als ich meine Untersuchungen schon beendet hatte.

habe, es könne hier nicht eine Farben - Empfänglichkeit der frischen Puppenhaut vorliegen, da sonst diejenigen Puppen, welche in der Dunkelheit der Nacht ihre Raupenhaut abgestreift hätten, nicht accommodationsfähig wären und es sei daher das Problem physiologischer Natur und die Wirkung des reflectirten Lichtes auf die letzte Zeit des Raupenstadiums zu verlegen.

Es ist hier interessant zu sehen, wie Poulton trotz einer, wie mir scheint, falschen Praemisse zu richtigen Resultaten gelangt. Nach meiner Erfahrung fällt das Abstreifen der Raupenhaut bei den in Frage kommenden Tagfaltern immer in die helle Tageszeit und es herrscht bei diesem Process, wie auch beim Auskriechen der Schmetterlinge aus der Puppe bei vielen Arten eine grosse Regelmässigkeit*). Gerade auch der Umstand, dass bei meinen Beobachtungsobjecten, *Pieris Brassicae* und *Rapae*, der letzte Act der Verpuppung fast immer auf den Tag fiel hatte mich bewogen, an der Farbenempfindlichkeit der frischen Puppe festzuhalten, wodurch meine Untersuchungen eine starke Verzögerung erlitten.

Poulton experimentirte hauptsächlich mit *Vanessa Urticae*, ferner aber auch mit *Vanessa Jo*, *Papilio Machaon*, *Pieris Brassicae* und *Rapae* und einige Arten der Spannergattung *Zonosoma* (*Ephyra*). Da diese Versuche sehr wichtig sind, werde ich ausführlicher über dieselben referiren.

I. Sechs erwachsene Raupen von *Vanessa Jo* wurden in ein Glas gesetzt, das mit gelbgrünem Papier beklebt war, sie lieferten alle die seltene gelbgrüne Varietät der Puppe, obwohl eine derselben als ganz frische Puppe gleich nach dem Abstreifen der Raupenhaut auf schwarzer Unterlage in Dunkelheit gebracht wurde. Nach Harwood's Beobachtung kommt im Freien diese grüne Varietät der Puppe auf der Unterseite von Nesselblättern vor, während die gewöhnliche dunkle Form sich an dunklen Gegenständen angehaftet findet.

*) *Antherea Pernyi* z. B. kriecht fast immer zwischen 1—3 Uhr Nachmittags aus.

II. Das Hauptversuchsmaterial bildeten über 700 Exemplare von *Vanessa Urticae*. Zuerst stellt Poulton folgende Stufen für die Färbung fest.

- 1) Sehr dunkel, mit dem ausgedehntesten Cuticular-Pigment, keine goldene Flecke oder nur eine leise Spur.
- 2) Dunkel, normale Form, nicht so dunkel wie 1), zuweilen mehr golden, aber noch wenig.
- 3) Licht, normale Form; hier drei Unterstufen: dunkel (3), Mittelstufe (3) und licht (3).
- 4) Sehr licht; oft mit viel Gold, zuweilen leicht röthlich.
- 5) Die hellste Varietät oft vollständig goldglänzend.

Als Hintergrund zur Verpuppung wurde gewählt: Grün, Schwarz, Weiss und Gold. Es ergab sich folgendes:

Hintergrund.	(1)	(2)	(3) dunkel	(3)	(3) licht	(4)	(5)	
Grün	2	8	—	25	—	1	3	= 39 Exempl.
Schwarz	11	29	27	22	14	2	—	= 105 „
Weiss	—	7	21	37	44	25	11	= 145 „
Gold	—	1	2	7	16	27	14	= 67 „
								356 Exempl.

Orange hatte keinen Effect, bei Grün neigte die Färbung der Puppen mehr zu „dunkel“, was Poulton auf die Rechnung der schwächeren Beleuchtung in den Gläsern setzte. Im Uebrigen ist der Effect eclatant. Ferner ergab sich, dass Puppen welche dicht bei einander verpuppt waren, unter sonst gleichen Verhältnissen, den einzeln hängenden gegenüber zum dunkelwerden neigten.

Nun suchte Poulton den Moment resp. die Zeitdauer festzustellen, wo sich die Empfindlichkeit für die Farbe der Umgebung zeigt. Er unterscheidet in der letzten Periode des Raupenlebens drei Stadien. Stadium I: die Raupe verlässt die Futterpflanze und sucht sich einen Ort zur Verpup-

pung. Stadium II: die Raupe sitzt bewegungslos, gewöhnlich in gekrümmter Haltung auf der zur Verpuppung auserkornen Stelle. Stadium III: sie hängt mit dem Kopf abwärts, nachdem sie sich mit den Haken des Hinterendes in die zu Ende des vorigen Stadiums gesponnenen Seidenfäden eingehakt hat. Dieses Stadium III erreicht sein Ende mit dem Abstreifen der Raupenhaut. Die Zeitdauer von Stadium I hängt natürlich von der Lokalität ab und ist in der Regel kurz. Stadium II dauert durchschnittlich 15 Stunden, Stadium III durchschnittlich 17—18 Stunden (14—20). In den meisten Fällen, meint Poulton, ist eine Raupe (sc. *Vanessa Urticae*) wahrscheinlich sensitiv für die Farbe der Umgebung ca. 20 Stunden, welche den letzten 12 Stunden des Stadium III vorhergehen, auch habe es den Anschein, dass Dunkelheit die Zeitdauer der beiden letzten Stadien verlängere.

Zur Ermittlung der Sensibilität in Stadium II und III wurden nun folgende Experimente gemacht:

Hintergrund.	(1)	(2)	(3) dunkel	(3)	(3) licht	(4)	(5)	Summa.
1) In schwarzer Umgebung während der ganzen Zeit.	—	1	—	5	—	1	—	= 7
2) Erst schwarz; Stadium III goldner Hintergrund . . .	—	—	—	1	5	3	—	= 9
3) Erst gold; Stadium III schwarz.	—	—	—	—	6	9	—	= 15
4) Während d. ganzen Zeit auf goldenem Hintergrunde . .	—	—	—	—	5	7	8	= 20
								51

Daraus ergibt sich nun, dass die Raupen in beiden Stadien II und III sensitiv sind, in letzterem aber weniger, besonders wenn man berücksichtigt, dass eine Neigung zu

helleren Formen entschieden vorherrscht. Vor allem aber ist dadurch dass Vorurtheil, als sei die Puppe und nicht die Raupe sensitiv, beseitigt.

Da es sich nun, wie Poulton meint, um einen Einfluss der Umgebung auf das Nervensystem der Raupe, also einen physiologischen Vorgang handelt, wurde eine Reihe von Experimenten vorgenommen, welche den Sitz der Sensibilität feststellen sollten. Am nächsten lag es, an die Augen zu denken. Bei einer Anzahl von Raupen wurden die Ocellen mit undurchsichtigem schwarzem Lack überstrichen, und die so präparirten Raupen in verschiedenfarbigen Behältern zur Verpuppung gebracht, die Resultate waren dieselben, wie bei ungeblendeten Raupen. Da die Raupen bei der Blendung augenscheinlich irritirt wurden und dieser Umstand vielleicht als Reiz zur Bildung hellerer Puppen dienen konnte, andererseits vielleicht die Blendung bei schwarzem Hintergrunde die Dunkelbildung der Puppe begünstigen konnte, so wurden zwei Parthien, geblendete und ungeblendete, schwarzem Hintergrunde und Dunkelheit ausgesetzt. Das Resultat aber war nahezu das Gleiche und somit die Blendung als bedeutungslos erwiesen.

Ferner erwog Poulton die Möglichkeit, dass die Dornen der Raupe nervöse Endorgane beherbergten, welche für die Farbe der Umgebung empfindlich wären. Die Dornen wurden vorsichtig abgeschnitten, aber auch dann lieferten die Raupen entsprechend der Umgebung helle und dunkle Puppen.

Durch sehr sinnreich eingerichtete Versuche mit Contrastfarben, welche auf dieselbe Raupe zu gleicher Zeit wirken, zeigt Poulton nun, dass nicht ein Sinnesorgan am Kopf oder etwa in der vorderen Hälfte des Körpers, sondern die ganze Körperoberfläche gleichmässig die Farbenempfindlichkeit besitzt. (cf. l. c. p. 101 u. 102).

III. Versuche mit *Vanessa Atalanta* L. Nur wenige Raupen wurden hier benutzt und ergaben auf schwarz und gold dieselben Resultate, wie bei *Vanessa Urticae*.

IV. *Papilio Machaon* L.

Acht Raupen auf braunem Hintergrunde lieferten lebhaft grüne Puppen, eine auf den grünen Futterpflanze verpuppt gab eine entschieden braune Varietät der Puppe. Dieses Resultat stimmt mit den oben erwähnten Beobachtungen von Fritz Müller (an *Pap. Polydamas*) überein. Jedenfalls aber steht der Dimorphismus der Puppe fest und Poulton hält es für wahrscheinlich, dass diese Art ihre frühere Anpassungsfähigkeit verloren habe.

V. Experimente mit *Pieris Brassicae* L. und *Rapae* L. (Bei diesen Arten fehlen Zahlenangaben). Auf schwarzem Hintergrunde ergab sich als interessantes Resultat bei *P. Rapae*, dass die Pigmentbildung durch stärkere Beleuchtung (sc. bei dunklem Hintergrunde) gesteigert wurde (also umgekehrt, wie bei *Vanessa Urticae*), „the effects being stronger in the direction of pigment formation, when the amount of light was increased.“ Ich konnte dies an meinem Material nicht finden, will aber darauf aufmerksam machen, dass die Puppen von *Urticae* meist an horizontalen Flächen frei hängen, die von *Rapae* aber niemals, sondern bekanntlich noch durch einen Faden um die Mitte des Körpers, dem Hintergrunde also eng anliegend, befestigt sind. Bei weissem Hintergrunde trat der Effect (nämlich hellere Puppen) deutlicher hervor, wenn die Beleuchtung stärker war (nur *Pier. Rapae*).

Von den Farben des Spectrums*) erwies sich bei *Pieris Brassicae* sowohl wie bei *Rapae* dunkelorange (oder Licht von 0,00057—0,00060 mm. W. L.) als am meisten wirksam bei der Verhinderung von Pigmentbildung. Poulton gewann bei den Experimenten den Eindruck, als ob weisses Licht, das nicht reflectirt war, sondern direct die Raupenhaut traf, gar keinen Effect habe und bemerkt, dass weitere Versuche entscheiden müssten, wie farbiges Licht, das direct auffällt, wirke.

Geblandete Thiere gaben dieselben Resultate, wie normale.

*) Aus den Angaben Poulton's geht nicht hervor, dass er ausser arbigen Papieren auch wirkliche Spectralfarben benutzte.

Auch bei *G. Rapae* zeigte sich bei Wechsel des Hintergrundes, dass Stadium II und die erste Hälfte von Stadium III die kritischen seien.

VI. Die Versuche mit *Ephydra*-(*Zonosoma*-)Arten gaben wegen unzureichenden Materials unsichere Resultate.

VII. Schliesslich bestätigt Poulton, die schon früher gemachten Beobachtungen an *Saturnia Carpini* L. Vier Cocons, die auf schwarzem Calico angesponnen waren, zeigten dunkelbraune Färbung, während Raupen, welche frei beleuchtet, nachdem sie angefangen hatten sich einzuspinnen, auf hellem Hintergrunde helle Gespinnste lieferten.

Unabhängig von Poulton sind die Beobachtungen von George Griffiths.

William White legte dieselben im März 1888 der Entomologischen Gesellschaft in London vor *), und führt in der Einleitung des Artikels an, dass Griffiths von ihm bewogen sei, diese Untersuchungen vorzunehmen und dass dieselben vollständig unabhängig von Poulton's Experimenten zu denselben Resultaten geführt hätten. Die Abstufungen in der Färbung der Puppen wurden auf die Poulton'schen Stufen reducirt. Das Versuchsmaterial bestand aus 86 Raupen von *Pieris Rapae* L., die auf *Reseda* gezogen wurden und von denen 74 brauchbare Puppen lieferten. Die Gläser, in denen die Raupen zur Verpuppung kamen, waren ausgelegt mit schwarzem, rothem, gelbem, grünem und blauem Papier. Der Versuch mit Stanniol gab kein bemerkenswerthes Resultat. Ueber die Länge der kritischen Stadien vor der Verpuppung hatte Griffiths leider keine Notizen gemacht. Auffallend erschien es, dass die Raupen zur Verpuppung immer die Wände der Gefässe und nicht die Blätter der Futterpflanze, von denen einige mit in den Behälter gelegt waren, wählten.

*) Transact. Ent. Soc. Lond. 1888, part. II, p. 247. Experiments upon the colour - relation between the pupae of *Pieris rapae* and their immediate surroundings by G. Griffiths, described and summarised by William White.

White sucht diese auffallende Vermeidung der Futterpflanze dadurch zu erklären, dass die Puppen überwintern und die Reseda einjährig sei. Demgegenüber muss ich bemerken, dass bei *Pieris Rapae* im Freien die Zahl der Verpuppungen auf der lebenden Futterpflanze durchaus nicht so gering ist, sogar im Spätherbst nicht; so fand ich im September auf einem ziemlich beschränktem Raum in einem Garten nach sorgfältigem Suchen etwa 60—70 Raupen und 12 Puppen, die auf Kohlblättern angesponnen waren. Von den Raupen war aber ausserdem noch eine Anzahl eben im Begriff, sich auf den Blättern zu Verpuppung anzuspinnen. Diese Zahl der Puppen ist (besonders im Vergleich zu Brassicae) eine sehr hohe, doch muss ich bemerken, dass bei dem besonders milden Herbste in diesem Jahre an einigen warmen Tagen zu Ende September noch frische Falter von *Rapae* zu sehen waren und die im Freien gefundenen grünen Puppen im Zimmer noch im Herbst Schmetterlinge lieferten, die an der gelben Wand erhaltenen grünen Puppen (Tab. II. H.) lieferten im Herbst keine Schmetterlinge.

Griffiths Experimente lieferten folgende Resultate:

Hintergrund.	Dun- kel		Licht						Grün		Summa.	
	(1)	(1)	(2)	(3)	(3)	(3)	(4)	(4)	(4)	5 licht		5 tief
1. Schwarz in Dunkelheit	2	2	3									7
2. Schwarz bei heller Beleuchtung		1										1
3. Weiss mit wechselnder Beleuchtung u. zuletzt verdunkelt durch andre Farben . . .			1	1				1				3
4. Bleichroth im Schatten (d. h. bei schwacher Beleuchtung) .				4	3	3	1	4	1			16
5. Bleichroth, in Stadium III andre Farben hinzugefügt . .				1		1	1					3
6. Intensives Gelb im Schatten .						1		2		3	6	12
7. Dasselbe, in Stadium III andre Farben hinzugefügt									2	3	4	9
8. Grün im Schatten					1	2	1	3		1		8
9. Grüne Blätter im Schatten . .											2	2
10. Grün, in Stadium III andre Farben hinzugefügt				1								1
11. Hellblau im Schatten			1					3	1			5

Zuletzt fasst White die Ergebnisse der Griffiths'schen Untersuchungen folgendermassen zusammen:

- a) Griffiths bestätigt Poulton's Beobachtung, dass dunkle Umgebung einen verzögernden Einfluss auf die Periode vor der Verpuppung ausübt.
- b) In dem Misslingen der Versuche mit entgegengesetzt wirkenden Farben (wobei diese in Stadium III angewendet keinen Effect hervorbrachten) ist eine genaue Bestätigung der Resultate Poulton's zu sehen, welcher bei *Pieris* und *Vanessa* die frische Puppe nicht farbenempfindlich fand und Stadium II als die Hauptzeit der Farbenempfindlichkeit feststellte.
- c) Die allgemeinen Resultate über Wirkungen der Farben bestätigen die Versuche Poulton's, besonders ist dies mit Schwarz u. Gelb, weiter auch mit Grün u. Weiss der Fall.
- d) Der Effect von gelbem Hintergrunde, welcher die Bildung von oberflächlichem Pigment hindert und grüne Puppen entstehen lässt, ist besonders auffallend und bestätigt Poulton's Vermuthung, dass grüne Puppen im Freien durch die im Grün der Blätter enthaltenen gelben Strahlen zu Stande kommen.

Ueber das materielle Substrat der Färbung bei der Puppe sind die Untersuchungen nur spärlich, besonders ist über die chemische Natur der Pigmente hier fast nichts bekannt.

Das Zustandekommen der Goldflecke bei *Vanessa Urticae* führt Poulton (l. c. p. 102) auf Interferenz zurück, indem in der mehrschichtigen Cuticula einzelne Schichten mehr Feuchtigkeit und dementsprechend einen anderen Brechungsindex besitzen. Wenn dies auch keine genügende physikalische Erklärung ist, so kann man sich leicht von der Richtigkeit derselben überzeugen, indem man an Cuticulastücken, die durch Eintrocknen ihren Glanz verloren haben, durch Anfeuchtung derselben den früheren Goldglanz wiederherstellen kann *). Von besonderem Interesse aber ist, wie Poulton

*) Im Wesentlichen stimmt diese Erklärung mit der von Leydig gegebenen überein: Bemerkungen über die Farbe der Hautdecke bei In-

schon richtig angiebt, dass die dunklen Puppen ihr dunkles Aussehen der Pigmentablagerung in der obersten dünnen Schicht der Cuticula verdanken. Zur Färbung der Puppen von Brassicae und Rapae bemerkt Poulton: „the black pigment patches and minute black dots are cuticular and superficial, while the green, pink or other ground colours are subcuticular and deeper-seated, and in the most brightly coloured pupae they are mixed colours, due to the existence of different pigmentary (and probably chlorophylloid**) bodies present in different elements and at different depths in the subcuticular tissues of the same pupa“.

Ich habe die Raupen- und Puppenhaut in allen Stadien der Entwicklung von Querschnittserien untersucht und folgendes gefunden.

Wie überhaupt bei den Insecten, so besteht auch bei der Raupe und Puppe die Körperhaut aus zwei Hauptschichten, der zelligen epithelartigen Matrix oder Hypodermis, welche nach innen in die bindegewebige Membran oder Basalmembran übergeht, und aus der von der Hypodermis nach aussen abgesonderten Cuticularschicht oder Chitinschicht. In Bezug auf die Dicke ist das Verhältniss dieser beiden Schichten ein sehr verschiedenes. Bei der ganz frischen Puppe z. B. ist die Cuticularschicht im Verhältniss zur Hypodermis sehr schwach entwickelt, nimmt aber auf Kosten der letzteren sehr schnell an Dicke zu. In diesem Stadium des Ueberganges ist es sehr schwer oder unmöglich die äussern Grenzen

secten. Archiv für mikrosk. Anat. 1876. cf. auch Hemmerling: „über die Hautfarbe der Insecten“ 1878, p. 17.

**) Dass wir es hier mit chlorophylloiden Stoffen zu thun haben ist allerdings noch fraglich; neuerdings wies Tichomirow in Moskau nach, dass das modificirte Chlorophyll, welches von Tsirsch u. A. in Canthariden gefunden wurde, nicht aus der Hautdecke, sondern aus dem Inhalt des Darmkanals stammte. cf. auch Ent. Nachr. X, p. 374. In den Flügeldecken der Canthariden eine chlorophylloide Substanz zu suchen, ist schon deshalb ganz verfehlt, da es sich hier um eine sogenannte „optische Farbe“ im Sinne Krukenberg's handelt. Jedenfalls bleibt es noch eine dankenswerthe Aufgabe, die chemische Natur dieser grünen Hypodermalpigmente festzustellen, cf. die Anmerkung über Symbiose zum Schluss dieser Abhandlung p. 269.

der pallisadenartigen, meist unregelmässig gelagerten Hypodermalzellen festzustellen; es hat den Anschein, als ob diese Zellen sich nach Aussen öffneten und hier allmählich in die Chitinschicht übergängen und dieses Verhalten spricht für die neuerdings (1887) von R. Schneider vertretene Ansicht, dass die Chitinschicht nicht als ein Secret der Hypodermis sondern als Erhärtung des Protoplasmas anzusehen sei.

Bei der Raupe, einige Tage vor der Häutung oder bei der fertig ausgebildeten Puppe, ist die Chitinschicht dicker als die neuschichtige Hypodermis, an manchen Stellen der Haut ist der Unterschied ein sehr bedeutender. Durch Anwendung verschiedener Färbungsmethoden (Eosin, Boraxkarmin, Alaunkarmin etc.) lässt sich leicht zeigen, dass die Chitinschicht aus mehreren Lagen besteht, welche sich den Färbungsmitteln gegenüber verschieden verhalten, also jedenfalls eine verschiedene chemische Constitution besitzen.

Die ganze Oberfläche der Raupe, auch bei den gewöhnlich als „glatt“ oder „unbehaart“ bezeichneten Arten ist mit groben oder feinen Haaren besetzt und diese finden sich auch auf der Oberfläche der vollkommen glatt erscheinenden Puppen, hier allerdings erst bei mikroskopischer Untersuchung sichtbar. Diese letztere Thatsache hat mich sehr überrascht, da ich darüber nirgends eine Angabe gefunden habe und diese Härchen in einer besonderen Beziehung zur Zeichnung der Raupe und Puppe zu stehen scheinen. Ich werde nun die Verhältnisse genauer schildern, wie ich sie an der Raupe und Puppe von *Pieris Brassicae* gefunden habe.

Wie schon von Leydig *), Semper **) und Anderen zur

*) Nachträglich fand ich eine ganz kurze Notiz darüber in *Bullet. d. Soc. entom. Ital.* anno XVI Trim. I, II p. 62—64. Dalla Torre: *Sui tegumenti delle crisalidi di Pieris Brassicae* Nota preliminare.

**) Leydig F. Zum feineren Bau der Arthropoden (*Müller's Archiv f. Anatomie u. Physiologie* 1855, p. 376—480).

***) Semper C. Beobachtungen über die Bildung der Flügel, Schuppen und Haare bei den Lepidopteren. *Zeitschrift für wissensch. Zoologie* 1857. Bd. 8, p. 326—339.

Genüge klar gelegt ist, nehmen die Haare aus Hypodermiszellen ihren Ursprung. Diese Zellen durchsetzen mit halsartiger Verlängerung die Chitinschicht und tragen an der Spitze das Haar, das mit seiner äussern Chitinbekleidung unmittelbar in die Cuticula des Integuments übergeht, an dieser Uebergangsstelle wird ein Chitinring gebildet, der bei der Raupe von Brassicae auf einer papillenartigen Erhebung sitzt.

Die Cuticula der Raupe von Brassicae ist durchscheinend, mit Ausnahme der Stellen, wo sich schwarze Zeichnungen finden; diese entstehen durch Pigmentablagerung in der Cuticula und bestehen aus einigen grösseren Flecken auf jedem Segment und einer grossen Zahl kleiner schwarzer Pünktchen, die überall zerstreut liegen. Bei genauerer Untersuchung zeigt sich nun, dass die schwarzen Pigment-Flecken und Pünktchen sich nur an der Wurzel von Haaren oder Härchen finden, dass die papillenartigen Fortsätze der Cuticula entsprechend der Grösse der Haare sind, welche sie tragen, und dass die grösseren schwarzen Fleckenzeichnungen der Raupe dadurch zu Stande kommen, dass die Papillen hier dichter stehen, grösser sind und die dunklen Pigmentflecke berühren.

Oft stehen auch um die Wurzel eines grösseren Borstenhaares dicht gedrängt eine Anzahl kleiner Härchen, deren dunkelgefärbte Wurzelscheide ebenfalls zapfenartig vorragt. (Die Ausdehnung des schwarzen Pigmentfleckes an der Wurzel scheint immer proportional der Grösse des Haares zu sein). Um die schwarze Wurzel des Haares herum findet sich in weiterem Umkreise die Cuticula bräunlich pigmentirt. Die Haare selbst sind; theils schwärzlich oder blass bräunlich, theils fast farblos, oder das Pigment ist nur an einigen Stellen sichtbar, doch habe ich hier nichts gesetzmässiges herausfinden können.

Sehr merkwürdig ist nun, dass die Pigmentkörnchen der Hypodermiszellen an den Stellen, wo sie bei der Raupe von der dunkel pigmentirten Cuticula bedeckt werden, ein anderes chemisches Verhalten zeigen, als dort, wo sie mittelst dre

durchsichtigen Cuticula dem Licht ausgesetzt sind. Dieses lässt sich leicht an der zur Verpuppung reifen Raupe von *Pieris Brassicae* zeigen. Behandelt man solche Raupen mit kochendem Wasser und entfernt nach der von Swammerdam angegebenen Methode die Raupenhaut, so zeigt die darunter liegende, in der Bildung begriffene Puppenhaut genau die Zeichnungen der abgestreiften Raupenhaut und zwar in der Weise, dass die unter den schwarzen Flecken der Raupenhaut gelegenen Parthieen genau in demselben Umfange karminroth erscheinen, während alles übrige gelblichweiss bleibt. Bei mikroskopischer Betrachtung an Querschnitten erscheinen die Pigmentkörnchen der Hypodermis in den roth gewordenen Parthieen genau wie an einem Karmin-Präparat, während die hellgebliebenen Pigmentkörnchen grünlich tingirt sind, besonders in dem nach innen gelegenen Theil der Zellen, während sie nach aussen hin weisslicher wird, das rothe Pigment wird durch Chromsäure, Alkohol, Terpentin, Creosot nicht verändert. Dieselbe Umfärbung erreicht man, wenn man eine ganz frische, noch grüne Puppe mit kochendem Wasser behandelt.

Die grüne Färbung der Puppen, welche dauernd grün bleiben, beruht auf grünem Pigment in der Hypodermis, wobei die Cuticula durchsichtig, höchstens etwas gelblich tingirt ist. Alle sonstigen Färbungen und Zeichnungen der Puppe entstehen durch Pigmentirung der Cuticula, doch lässt sich hier die körnige Structur der Pigmente mikroskopisch nicht mehr deutlich erkennen.

Bei den Puppen von *Brassicae*, *Rapae* und *Urticae* ist die ganze Oberfläche mit feinen Härchen bedeckt und diese stehen im engsten Zusammenhange mit den Fleckenzeichnungen oder Verdunkelungen der Cuticula, indem die letzteren zuerst von den Haarwurzeln ihren Ursprung nehmen und sich von hier in geringerem oder weiterem Umkreise verbreiten.

Nachdem ich dies an den drei genannten Arten festgestellt hatte, lag es sehr nahe die Verhältnisse auch an solchen Puppen zu untersuchen, die vollkommen dunkelbraun oder schwärzlich gefärbt sind. Bei allen Arten, (einer grösseren

Zahl von Heteroceren), die ich untersuchte, zeigte sich nun ebenfalls, dass fast die ganze Oberfläche der Puppe mehr oder weniger dicht (auch bei den vollständig glatt und glänzend erscheinenden Noctuen-Puppen) mit mikroskopisch feinen Härchen bedeckt ist, bei einigen Arten, z. B. nur in der Gattung *Saturnia* finden sich statt der Härchen kleine Pyramidalzähne, welche in eine dornenartige Spitze auslaufen. An der Puppe von *Sphinx Ligustri* liess sich das Braunwerden der Cuticula besonders gut verfolgen. Nach dem Abstreifen der Raupenhaut ist die Puppe, wie das die Regel ist, zuerst grün gefärbt und nimmt erst allmählich die dunkelbraune Färbung an. Ich untersuchte nun Cuticulastücke aus den verschiedenen Stadien der Umfärbung und es zeigte sich in evidenter Weise, dass die Haarwurzeln zuerst in ganz geringem Umkreise hellbraun tingirt sind, dass diese Flecke aber entsprechend dem Dunkelwerden der Puppe fortschreitend sich vergrössern und dunkler färben, bis sie schliesslich sich berühren, und nun die ganze Cuticula dunkelbraun gefärbt ist. Ausserdem dunkelt allerdings die ganze Cuticula gleichmässig nach (bei einigen Arten sehr schnell) und dieses Dunkelwerden schreitet mit der Erhärtung der Cuticularschicht fort und scheint von der Wasserabgabe in diesem ersten Stadium abhängig zu sein, denn die Puppe bleibt grün und weich, wenn sie in einem Raum, der mit Wasserdampf gesättigt ist oder in einer Flüssigkeit gehalten wird.

Nach einer Reihe von genauen Wägungen, die ich an Puppen von *Sphinx Ligustri*, *Smerinthus Populi* L., *Sm. Ocellata*, *Sph. Pinastri* und *Deileph. Euphorbiae* schon früher ausgeführt hatte, zeigte sich, dass die Gewichtsabnahme der Puppe ganz am Anfang des Puppenstadiums und zu Ende desselben*) ganz auffallend stärker ist als in der Zwischenzeit und da die Umbildung des Fettkörpers der Puppe zu

*) Eine Bestätigung meiner Resultate fand ich später in den Untersuchungen von F. Urech, Gewichtsabnahme der Winterpuppe. Ent. Nachr. 1888, p. 220, wenigstens für das Endstadium der Puppenruhe. (Das Anfangsstadium war nicht untersucht worden).

den Geweben des Schmetterlings in der letzten Zeit des Puppenstadiums in rapider Weise vor sich geht, so hat man bei dieser erhöhten Lebensthätigkeit der Puppe die starke Gewichtsabnahme auf Rechnung der Abgabe von Verbrennungsproducten (Kohlensäure und Wasser) zu setzen. Es ist nun sehr wahrscheinlich, dass auch zu Anfang des Puppenstadiums erhöhte Oxydationsvorgänge Ursache der starken Gewichtsverminderung bei der Puppe sind *).

Nach Loeb **) wirkt das Licht bei Schmetterlingspuppen hemmend auf die Oxydation und da nun die Bildung dunkler Cuticularpigmente durch gelbes Licht und grössere Helligkeit gehemmt, durch Dunkelheit aber sichtlich gefördert wird, so könnte man geneigt sein, die dunklen Pigmente als das Product von Oxydationsvorgängen anzusehen.

R e s u m é.

Aus dem vorliegenden Material ergeben sich nun folgende Schlüsse.

I. Die Puppen einiger Schmetterlingsarten oder deren Cocons besitzen die Fähigkeit, je nach ihrer Umgebung und den auf sie einwirkenden Umständen bestimmte Färbungen dauernd anzunehmen. Diese Färbungen erweisen sich im Allgemeinen, jedoch nicht ausnahmslos als nützlich für die Erhaltung der Art.

Beispiele: Die Puppen von *Pieris Brassicae* und *Rapae* werden, wenn die Raupen sich auf weissem Hintergrunde verpuppt haben, sehr licht, auf grünen Blättern grün, auf schwarzem Hintergrunde dunkel. Die Puppen von *Vanessa Urticae* werden auf lichtem Hintergrunde licht, auf dunklem

*) Indem ich die eine Hälfte der Puppen unter sonst ganz gleichen Bedingungen (der Temperatur und Feuchtigkeit) dauernd der Wirkung ozonisirter Luft aussetzte, dachte ich die Oxydation messbar erhöhen zu können, ohne jedoch zu wirklich ausschlaggebenden Resultaten zu gelangen.

**) J. Loeb. Einfluss des Lichtes auf die Oxydationsvorgänge im thierischen Organismus. Archiv für die gesammte Physiologie. Bd. 42. 1888. p. 393—407. Ent. Anz. 1888, p. 157.

schwärzlich, auf weissem oder goldenem Hintergrunde goldig. Die Cocons einiger Saturniden haben auf dunklem Hintergrunde oder zwischen vertrockneten Blättern ein braunes, auf weissem Hintergrunde ein weisses Aussengespinnt.

II. Die Reaction der Puppenoberfläche auf die von der Umgebung reflectirten Lichtstrahlen macht den Eindruck eines rein mechanischen, chromographischen Prozesses. Eine Analogie mit einem photographischen Prozess, bei dem die chemischen Strahlen thätig sind, ist deshalb nicht anzunehmen, weil die Reaction unabhängig von dem Ausschluss oder der Mitwirkung der chemischen Strahlen ist. (cf. Versuch G u. H, Tab. I).

Bekanntlich hat es die photographische Technik in der Chromographie trotz aller Bemühungen noch nicht weit gebracht. „Zwar sind bisweilen Stoffe dargestellt worden, welche in rothem Licht eine rothe, in blauem eine mehr oder minder blaue Färbung annehmen, wie dies namentlich von den neuerdings seitens des Amerikaners Carey Lea beschriebenen Photochloriden gilt, aber immer scheiterte alles an der fehlenden Haltbarkeit“ *).

Beachtenswerth ist hier, dass bei den Versuchen, einen bestimmten Farbenton zu fixiren, auch unter Ausschluss der sog. chemischen Strahlen gearbeitet wird.

III. Die Reactionsfähigkeit auf Lichtreize fällt nicht in das Puppenstadium selbst, sondern beginnt von dem Moment, wo die Raupe sich den Ort zur Verpuppung ausgesucht hat und die künftige Cuticula der Puppe noch von der Raupenhaut bedeckt ist; sie erreicht einige Stunden (vielleicht 10 bis 12 Stunden) vor dem Act der Verpuppung ihr Ende. Nachdem in diesem kritischen Stadium der Reiz für die Pigmentablagerung ausgelöst ist, dauert diese in der bestimmten Richtung, nun anabhängig von äusseren Umständen, fort und ist erst einige Stunden nach dem Abstreifen der Raupenhaut beendet.

*) Bericht über den letzten Photographencongress in Berlin 1889.

Beachtenswerth ist, dass das kritische Stadium in eine ganz bestimmte Periode der Entwicklung fällt, in der Dauer variabel ist (cf. weiter unten Satz VIII) und zusammenfällt mit der Periode, wo sich tiefgreifende Veränderungen für den Beginn eines neuen Stadiums der Entwicklung abspielen.

IV. Die Färbung der Puppe beruht auf Pigmentablagerung in der Cuticula und Hypodermis. Das Pigment in den Hypodermiszellen ist bei der Raupe grün und bleibt bisweilen auch bei der Puppe grün. Bei den dunkel gefärbten Puppen wird die dunkle Färbung durch Pigmenteinlagerung in die Cuticula hervorgerufen. Die dunkle Pigmentirung findet sich besonders um die Wurzel der Haare herum, welche die ganze Puppenoberfläche bedecken und verbreitet sich von den dunklen Haarwurzeln aus. Bei hellen Puppen (von P. Rapae z. B.) erscheinen die Haarwurzeln unter dem Mikroskop sehr schwach gelblich tingirt oder ganz licht, bei dunklen Stücken schwärzlich.

V. Der Anreiz zur Ablagerung dunkler Cuticular-Pigmente ist abhängig von der Einwirkung verschiedener Farben- und Helligkeitsgrade im kritischen Stadium.

Gelbes Licht (oder Orange) verhindert am meisten die Ablagerung dunkler Pigmente in der Cuticula, und lässt letztere durchsichtig bleiben, so dass die Puppe durch die grünen Hypodermalpigmente grün erscheint. Lichtarten nach beiden Seiten des Spectrums von Gelb aus bewirken eine stärkere Ablagerung dunkler Pigmente, als Gelb. Stellt man dieses Verhalten graphisch durch eine Curve dar, welche bei Gelb ihren Höhepunkt hat, so fällt dieselbe nach der Seite von Roth schneller ab, als nach Violet. Diese Curve zeigt eine auffallende Uebereinstimmung mit der Curve der Kohlenstoffassimilation bei Pflanzen, welche farbigem Licht ausgesetzt werden *).

*) Nach dem Vorgange Draper's hat man nach der Zahl der in gleichen Zeiträumen ceteris paribus abgeschiedenen Gasblasen bei der Assimilation unter farbigem Licht folgende Verhältnisse festgestellt: Roth 25,4, Orange 63, Gelb 100, Grün 37, Blau 22,1, Indigo 13,5, Violet 7,1.

Es ist zu gleicher Zeit die Helligkeitscurve des Spectrums, und damit im Einklange steht die Thatsache, dass auch bei Einwirkung von weissem Licht in stärkeren Helligkeitsgraden die Bildung dunkler Pigmentflecke in der Cuticula eingeschränkt wird, während Dunkelheit dieselbe befördert.

Merkwürdig bleibt immerhin, dass vollständige Verhinderung von Pigmentbildung in der Cuticula durch gelben und orangen, resp. goldigen (bei *V. Urticae*) Hintergrund eintritt, während rein weisses Licht bei weissem Hintergrunde noch schwarze Fleckenzeichnung erzeugt, wenngleich in geringerem Maasse, als bei typischen Stücken.

VI. Bei der zur Verpuppung reifen Raupe von *Pieris Brassicae* zeigen die grünen in den Hypodermiszellen liegenden Pigmentkörner an den Stellen wo sie von dunklen Cuticularflecken bedeckt werden ein anderes chemisches Verhalten, als in den übrigen Zellen der Hypodermis: sie färben sich z. B. bei Behandlung mit kochendem Wasser dauernd roth.

VII. Die Empfänglichkeit der Raupe für Lichtreize im kritischen Stadium ist nicht abhängig vom Sehnerven. Versuche mit geblendeten Raupen gaben dieselben Resultate wie mit sehenden. Die Sensibilität kommt der ganzen Oberfläche des Thieres zu. (Poulton).

VIII. Poulton und Griffith's stellten fest, dass dunkle Umgebung einen verzögernden Einfluss auf die letzte Periode vor der Verpuppung ausüben. Teleologisch könnten wir hierin einen Regulator sehen für die Fälle, wo die Dunkelheit der Nacht störend in die letzten Entwicklungsvorgänge eingreifen könnte.

IX. Sehr merkwürdig ist die Thatsache, dass grüne Färbung der Puppe nicht etwa durch Einwirkung von rein grünem Licht erzeugt wird, sondern durch gelbes Licht, oder grünes, in welchem gelbe Strahlen reichlich vertreten sind. Und es ist auffallend, dass schon ein sehr helles, weisses Gelb ausreicht, um eine intensiv grüne Färbung der Puppe hervorzurufen.

Hier wird uns die Annahme eines rein photochemischen Vorganges sehr nahe gelegt.

Da grüne Färbung, auf einer gelblich weissen Fläche, der Puppe nur unter der sehr bedenklichen und durch nichts gestützten Annahme, dass die sie verfolgenden Feinde etwa grünblind seien, nicht von Schaden sein kann, so kommt hier das Nützlichkeitsmoment in Wegfall.

X. In Berücksichtigung der vorliegenden Thatsachen, die sich mir aus den experimentellen Untersuchungen meiner Vorgänger und aus meinem eignen Beobachtungsmaterial ergeben haben, glaube ich, im Gegensatz zu Poulton und Meldola, dass bei den hier in Frage kommenden Erscheinungen kein Grund vorliegt, die Annahme eines photochemischen Processes von der Hand zu weisen. Diese Annahme ist ausserdem die einfachere, und es spricht keine Thatsache von Bedeutung dagegen, während andererseits die Zuhülfenahme „physiologischer Vorgänge unter Einfluss des Nervensystems“ nicht mit Nothwendigkeit geboten ist, die Frage complicirt, statt sie zu vereinfachen und sie der weiteren Untersuchung vollständig entrückt, da wir sehr viel weniger Hoffnung haben, je in das mystische Dunkel, welches das Leben der Nervenzelle umhüllt, einzudringen.

Nach meiner Ansicht haben wir es also hier mit Vorgängen zu thun, die sich in den Zellen der Hypodermis unter dem Einfluss äusserer Lichtreize unabhängig vom Nervensystem des Thieres abspielen.

Beiläufig will ich noch folgendes erwähnen.

Die Untersuchungen Graber's *) haben in eclatanter Weise gezeigt, dass einzelne Insecten, auch nachdem sie geblendet waren, einen ausgesprochenen Farbensinn und ein Unterscheidungsvermögen für Helligkeitsstufen zeigten (bei den Versuchen wurden die Wärmestrahlen ausgeschlossen). Vielleicht

*) V. Graber. Grundlinien zur Erforschung des Helligkeits- und Farbensinnes der Thiere 1884.

haben wir auch hier einen photochemischen Vorgang in den Hautzellen als auslösenden Reiz anzunehmen.

Zum Schluss will ich kurz andeuten, auf welche Weise die durch vorstehende Untersuchungen experimentell gewonnenen Resultate für die Transmutationslehre verwerthet werden könnten.

Von allen Vertretern der Descendenzlehre wird bei der Umbildung der Arten die „Macht der äusseren Einflüsse“ anerkannt. Es ist aber im Allgemeinen dieser Factor eine Phrase geblieben, weil der ursächliche Zusammenhang zwischen Reiz und Reaction nicht sicher nachgewiesen, und experimentell durch Einwirkung äusserer Einflüsse niemals eine Art in eine andere übergeführt werden konnte. Immer erweist sich die Vererbung durch lange Zeiträume befestigter Charaktere als eine Macht, an welcher die Einwirkungen momentaner Reize wesenlos zerschellen, und das Auftreten neuer Charaktere kann immer nur als das Resultat innerer Vorgänge in den Keimzellen betrachtet werden. So ist das Problem der Vererbung zur brennendsten Frage der Physiologie geworden und die muthmasslich gefundenen Gesetze der Vererbung werden von einigen schon als ausreichend betrachtet, um die Bildung neuer Arten aus früher vorhandenen zu erklären.

Unter den Forschern, welche bei der Transmutation die Einwirkung äusserer Einflüsse auf das geringste Minimum reduciren, steht Nägeli*) obenan, wir sehen aber hier, dass das „Idioplasm“ mit allen ihm zukommenden Eigenschaften doch nicht ausreicht und dass schliesslich die Entropie, als die Richtung bestimmendes Moment zu-Hilfe genommen werden muss.

Besonders deutlich aber zeigt sich, auf welchem Wege die moderne Forschung das Problem die Artenumwandlung zu lösen sucht, an Weismann. In einer seiner letzten Schriften**) sagt dieser Autor selbst, dass er früher die Wichtigkeit

*) C. v. Nägeli, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre.

**) A. Weismann, Ueber die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung. 1887. p. 69.

der Ernährungseinflüsse betont habe*), ehe er sich klar bewusst war, „wie verschwindend klein und ohnmächtig Ernährungseinflüsse gegenüber Vererbungstendenzen sind“. Und doch danken wir gerade Weismann den ersten experimentellen Nachweis, dass Temperatureinflüsse im Stande sind Abweichungen in der Färbung hervorzurufen, welche den Werth von Artcharacteren besitzen.**)

Es ist gewiss nicht daran zu zweifeln, dass im Allgemeinen bei der Umwandlung der Arten äussere Einflüsse (der Temperatur, des Lichtes, der Nahrung etc.) eine sehr untergeordnete Rolle spielen im Vergleich zu den ersten Vorgängen in den Keimzellen, doch scheint es mir zu weit gegangen, wenn man diese geringen Einflüsse noch reducirt.

Dieser kleine Betrag muss gerade unser höchstes Interesse in Anspruch nehmen. Im vorliegenden Fall an der Schmetterlingspuppe, können wir uns wohl denken, dass er ausreichend ist, eine Anzahl durchaus differenter Formengruppen hervorzurufen.

Vorausgesetzt wird nun allerdings eine Substanz, welche im Stande ist, die äusseren Einflüsse mit nützlichem Resultate auf sich einwirken zu lassen.

Wenn im vorliegenden Fall die künftige Färbung der Puppe potenziell in dem Farbstoff der Hypodermiszellen vorhanden ist und es nur des äusseren Anreizes bedarf, um eine Färbung nach einer bestimmten Richtung hervorgehen zu lassen, so oft es nahezu gleich, ob dieser Reiz einfach direct physikalisch ausgelöst wird oder indirect physiologisch unter Einwirkung des Nervensystems — oder vielleicht durch Lebensvorgänge anderer Art***)—, der tiefgreifende Unterschied

*) Studien zur Descendenztheorie 1876. Ueber die mechanische Auffassung der Natur. p. 306.

**) Studien zur Descendenztheorie 1875. Ueber den Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge.

***) Ich gebrauche hier diese Einschränkung im Hinblick auf die hochinteressante Erscheinung der „Symbiose“. vergl. Karl Brandt, Mitth. a. d. zool. Station zu Neapel N p. 191, 1883; Arth. Meyer, „das Chlorophyllkorn“, Leipzig 1883, p. 55; Th. Engelmann, Pflüger's Archiv, Bnd. 32, p. 80, 1883.

zwischen Erreichung des Zieles auf dem Wege natürlicher Auslese, wo als Factoren Variabilität und Vererbung wirken, gegenüber einem directen Eingriff äusserer Einflüsse bleibt bestehen.

Ist aber einmal eine wenn auch noch so geringe directe Einwirkung der Umgebung auf den Organismus constatirt, eine Einwirkung welche im Stande ist, neue Merkmale dauernd zu festigen, und diese Thatsache muss zugegeben werden, wie obige Daten zeigen, so ist damit ein höchst wichtiger Factor für die Transmutationslehre gewonnen, dem gerade in der Anpassungslehre als einem unterstützenden Moment eine wichtige Rolle zuerkannt werden muss.

Die Voraussetzung einer Substanz, welche für Lichteinwirkung empfindlich ist, kann nichts befremdliches haben. An der Existenz derselben ist nicht zu zweifeln *). Die Fähigkeit der Substanz, eine bestimmte Färbung anzunehmen, ist ferner begrenzt, soweit die bisherigen Untersuchungen zeigen, und graduell verschieden, nicht nur bei den einzelnen Arten, sondern auch bei Individuen derselben Art.

Die Grenzen, innerhalb welcher die Empfindlichkeit der Substanz sich äussert, scheinen durch Utilitätsmomente gezogen zu sein, doch scheint dieses nicht ausnahmslos zu sein.

Reval, im December 1889.

*) Auch M. J. Chantard sieht sich aus anderen Gründen zur Annahme einer solchen lichtempfindlichen Substanz in den Geweben Chlorophyll verzehrender Insecten gedrängt. cf. Comptes Rendus hebdomadaires de l'Académie des Sciences. 1873.