Verpuppung kopflloser Raupen von Tagfaltern

(zugleich: Ursachen tierischer Farbleidung. VII)¹⁾.

Von

Hans Przibram.

(Aus der Biologischen Versuchsanstalt [Zoologische Abteilung] der Akademie der Wissenschaften in Wien.)

(Eingegangen am 2. Juli 1921.)

In den letzten Jahren haben wir mehrfach Gelegenheit genommen, auf die Probleme der Farbanpassung bei Schmetterlingspuppen einzugehen (in der zoologisch-botanischen Gesellschaft sind die Ergebnisse jeweils demonstriert worden). Das Hauptergebnis der von Frl. Dr. Leonore Brecher im Vereine mit mir unternommenen Versuche am Kohlweißling (*Pieris brassicae*) und mehreren Fuchsarten (*Vanessidae*) war die Zurückführung der Puppenfarbmodifikationen auf das durch Licht verschiedener Wellenlänge veränderliche Tyrosinaseferment. Zweifelhaft blieb jedoch die Rolle des Auges. Nach Poultons von Brecher bestätigten Versuchen, durch Überstreichung beider Augen mit schwarzer Farbe den Gesichtssinn auszuschalten, würde die Wahrnehmung der bestimmten Lichtfarbe für die Annahme der Umgebungsfarbe nicht notwendig sein. Wenigstens traten auch nach Überstreichen der Raupenaugen die für den gewählten Untergrund typischen Puppenfarben auf, nämlich in schwarzer dunkle, in weißer lichte, in gelber oder gelbgrüner pigmentarme, beim Kohlweißling grüne, beim Tagpfauenauge (*Vanessa Io*) goldgrüne, beim kleinen Fuchs (*V. urticae*) goldene, in grauer oder Finsternis Puppen mittlerer Pigmentierung. Schon gelegentlich der ersten Überstreichungsversuche Brechers hatte ich Zweifel an der Wirksamkeit dieser Blendungsmethode gefaßt und durch radikalere Beseitigung der Augen der Frage nochmals näherzutreten gesucht. Mittelst eines Elektrokaustors war die Oberfläche beider Augen bei Kohlweißling oder Tagpfauenauge so gut als möglich fortgeätzt worden und die eine solche Prozedur überlebenden Raupen zeigten auf verschiedenfarbige Umgebung keine Reaktion mehr, sondern hatten alle mehr minder eine mittlere Färbung angenommen, als ob sie in Finsternis gewesen wären. Damit schien es uns erwiesen, daß zum mindesten die Anwesenheit des Auges für die Farb-

¹⁾ Vorläufige Mitteilung erschien als Nr. 56 im Akadem. Anzeiger Wien, Nr. 7 u. 8, 1921.

anpassung der sich verpuppenden Raupen notwendig sei, wenngleich es unentschieden blieb, ob die Farbempfindung dabei mitspiele. Nun ist aber von Bernhard Dürken in Göttingen, der ebenfalls mit Kohlweißlingen Farbanpassungsversuche angestellt hat, gegen die Verwendbarkeit elektrokaustisch geblendeter Raupen der Einwand erhoben worden, daß es sich hierbei um die Einwirkung der bei diesem Vorgange unvermeidlichen hohen Wärme auf die Pigmentierung handeln könne und nicht um die Ausschaltung des Auges. Wir hatten ja selbst darauf hingewiesen, wie die Wärme analog den ultraroten Strahlen des Lichtes einwirke und so wie das wenig brechbare Spektralende helle Puppen erzeuge. Es wäre daher ganz gut möglich, daß beim Hinzutreten oder Überwiegen der Wärmewirkung in jeder Umgebung mittlere Puppen zum Vorschein kommen würden. Bloß auf Weiß müßten nach diesem Gedankengange recht auffallend lichte Puppen sich einstellen. Die elektrokaustischen Blendungen hatten ein zu geringes Material geliefert, um mit Sicherheit diese Alternative auszuschließen. Freilich waren einige mit einseitiger elektrokaustischer Blendung und Verletzung anderer Segmente auf gleichem, heißen Wege dieser Hypothese nicht günstig, denn solche Raupen reagierten prompt auf Umgebungsfarbe. Immerhin durften wir uns mit diesen mageren Resultaten nicht begnügen und ich suchte daher nach besseren Methoden, um eine vollständige Ausschaltung der Augen ohne die Möglichkeit solchen Einwandes durchzuführen. Ein einfacher Abschnitt der relativ sehr großen, fast den ganzen Kopf einnehmenden Augen ist wegen des eintretenden Blutverlustes untunlich, wie bereits Pro-wazek bei gelegentlichen Reizversuchen erfahren hatte. Versuche nach dem Vorgange von Kopeć (1918), Nerven zu durchtrennen, scheiterten ebenfalls, wahrscheinlich weil unsere kleineren Objekte dieselben schlechter vertrugen als die größeren Schwammspinner des polnischen Forschers. Ein einfacher Kunstgriff führte jedoch zu dem gewünschten Ergebnis. Wird ein gewöhnlicher Zwirnfaden als Schlinge um den Kopf der Raupe gelegt und vorsichtig derart zugezogen, daß die Vorderbeine nicht mit in die Schlinge hineingeraten, so kann dann der so abgeschnürte Kopf durch einen einzigen, vor der Schlinge durchgreifenden Scherenschnitt vom Körper abgetrennt werden, ohne daß es zu einer Blutung kommt. Die während der Köpfung lebhaft sich schlängelnden Raupen bleiben nach derselben regungslos sitzen. Bei Berührung reagieren sie jedoch und zwischen die Nachschieber oder Afterbeine geschobene Gegenstände werden erfaßt und festgehalten. Das Leben ist also durch die Köpfung nicht erloschen, was uns nicht Wunder zu nehmen braucht, da der Kopf auch bei den Imagos der Insekten zum Leben nicht erforderlich ist, wie man selbst im Freien gelegentlich an Käfern beobachten kann, die von Feinden attackiert,

aber nach Abriß des leichter entfernbaren Kopfes wegen ihrer zu mühsamen Bearbeitung stehen gelassen wurden. Eine andere Frage war es, ob unsere geköpften Raupen zur Verpuppung schreiten würden. Zwar ist nach den erwähnten Versuchen von Kopeć eine intakte Nervenverbindung bei Insekten ebensowenig zur Verwandlung der von der Hauptmasse des Nervensystems abgeschnittenen Teile notwendig wie nach früheren Versuchen Loebs am Axolotl. Auch ist die Entwicklung von Schmetterlingen aus Puppen, denen der Kopf teilweise, in den Regenerationsversuchen Jan Hirschlers oder ganz, in den Transplantationsversuchen Cramptons, fehlte, beobachtet worden. Trotzdem war es von vornherein nicht zu entscheiden, ob die geköpften Raupen in genügender Zahl den so durchgreifenden Umwandlungsprozeß zur Puppe absolvieren könnten. Wie ich nachträglich erfuhr, hatten Conte und Vaney (1911) mittelst desselben Kunstgriffes bei einigen Nachtfaltern kopfllose Puppen erhalten, doch nur in geringer Anzahl; auch Kopeć (1917) hat diese Methode am Schwammspinner verwendet. Das Resultat übertraf jedoch alle in diese Methode gesetzten Hoffnungen. Von den geköpften Raupen des Tagpfauenauges verwandelte sich eine relativ größere Anzahl als von den elektrokaustisch geblendeten und noch besser war es beim Kohlweißlinge, bei dem in einzelnen Versuchsreihen bis zu zwei Dritteln der Versuchsräupen die Verwandlung vornahmen. Erhebliche Differenzen in diesem Prozentsatze dürften auf das verschiedene Stadium der operierten Raupen und auf die Jahreszeit zurückzuführen sein. Im Herbste pflegen nämlich auch ohne Operation eine größere Anzahl Raupen zugrunde zu gehen durch Parasiten und sonstige Krankheiten. Die geköpften und dann in verschiedener Umgebungsfarbe gehaltenen Raupen des Tagpfauenauges zeigten nicht den geringsten Unterschied in der Färbung der resultierenden Puppen, die alle von mittlerem Typus ausfielen. Noch schlagender ist das analoge Ergebnis beim Kohlweißlinge, weil hier die mittlere Lichtintensität grauer Umgebung einen etwas von der Finsternis abweichenden Typus liefert. In letzterer fehlt nämlich der die mittleren Lichtpuppen durchziehende weiße »Sattel«. Derselbe fehlte nun auch bei den auf weiß, grau, gelb oder schwarz verwandelten kopfllosen Kohlweißlingspuppen. Bei Abwesenheit des Kopfes verhielten sie sich also gerade so wie die in Finsternis gehaltenen geköpften oder auch ungeköpften Puppen. Daraus folgt jetzt der zwingende Schluß, daß es in den elektrokaustischen Versuchen nicht die Wärme ist, welche die Farbanpassung stört, sondern der auch den geköpften Raupen zukommende Defekt des Fehlens der Augen. Hingegen ist es uns nicht geglückt im vergangenen Sommer die Frage zu lösen, ob die Nervendurchtrennung oder die Abwesenheit des Auges für das Erlöschen des Farbwechsels maßgebend ist und

werden mit neuen Methoden in der nächsten Versuchsperiode beginnen müssen.

Zwei Ergebnisse in bezug auf den Farbwechsel bei den im ablaufenden Jahre vorgenommenen Versuchen verdienen jedoch schon jetzt beachtet zu werden. Es hat sich in Bestätigung der früheren Versuche verschiedener Beobachter gezeigt, daß mit der Fixierung der Raupen durch den aus dem After austretenden Bissus die Empfindlichkeit für Umgebungsfarbe erloschen ist. Wurden nämlich Raupen von *Vanessa Io* zunächst teils auf grünen Pflanzen, teils in grauer Umgebung gehalten und erst nach ihrer natürlichen Aufhängung geköpft, so waren die resultierenden Puppenfarben nach der Umgebung verschieden, hatten also jene Reaktion beibehalten, die vor der Fixierung auf die noch kopftragenden Raupen eingewirkt hatte. Ferner erwies es sich zur Ausschaltung der Farbempfindlichkeit nicht erforderlich, vor der Fixierung den Kopf der Raupe wirklich abzuschneiden, sondern es genügte ein recht vollständiges Zuziehen der Schlinge. Für die Verpuppung ist dieser Vorgang aber weniger günstig als die Köpfung, weil der im Zusammenhang mit dem übrigen Körper bleibende Kopf die Abstreifung der Raupenhaut erschwert. In bezug auf die Färbung verhalten sich die bloß abgeschnürten Raupen ebenso wie die geköpften, ihr Farbwechsel ist erloschen. An den geköpften Puppen ist außer der Färbung auch die Form von Interesse. Sie wird am besten bei den geköpften Kohlweißlingen gewahrt, welche die Raupenhaut ganz glatt abstreifen können, während die Vanessiden meist in gekrümmter Stellung absterben, ehe die Haut ganz vom Wundende abgezogen werden konnte. An Kohlweißlingspuppen ohne Kopf fehlt Regeneration, wie auch Kopeć keine Erneuerung exstirpierter Gehirn- oder anderer Teile des Nervensystemes bei seinen Schwammspinnern sah. Der als Raupe geköpften Puppe fehlen an der Maske die Fühler-scheiden, welche normalerweise die vom Kopfe zwischen die Beine nach hinten ausgestreckten Fühler bedecken sollen. An ihrer Stelle ist eine tiefe ventrale Furche zu erkennen. Dies beweist aufs neue den bereits von Newport (1839) aufgestellten, von Chapman (1900) bestätigten Satz, daß bei der Verwandlung der Hexapoden Selbstdifferenzierung der einzelnen Teile stattfindet. Interessant ist auch die bei absterbenden Raupen, namentlich oft kopflosen, auftretende Aushöhlung der mittleren Körperpartie, die der selbständigen Ausformung der Tagfaltertaille entspricht, die normalerweise durch die darüberwachsenden Flügelscheiden verdeckt wird. Ob die, abgesehen von den Kopforganen, vollkommen ausgebildeten Puppen aus geköpften Kohlweißlingsraupen Falter ausschlüpfen lassen können, habe ich noch nicht beobachtet, doch entwickeln sie sich weiter. Ein prinzipielles Hindernis für das Schlüpfen der Falter ist wohl nicht abzusehen,

denn in der vor 2 Jahren erschienenen Arbeit von Stefan Kopeć (1918) werden Schwammspinnerpuppen erwähnt, die nach Entfernung des Gehirnes oder anderer Ganglien an der Raupe doch die Schmetterlinge lieferten. Die Gehirnoperation von Kopeć entspricht aber in bezug auf die Ausschaltung von Nervenzentren genau unseren beiden Methoden, der Abschnürung, sowie der Köpfung. Denn nach Kopeć liegt im eigentlichen Raupenschädel bloß das Gehirn, während das untere Schlundganglion schon im folgenden, noch der Raupe zur Verfügung bleibenden Halsteile liegt. Auch für reizphysiologische Versuche, wie sie Kopeć unternahm, bietet die Abschnürung oder Köpfung eine rasch durchführbare, einfache Methode an Stelle des von ihm angegebenen mühevollen Ausschneidens und Ausreißens des Gehirnes. In der erwähnten Arbeit von Conte und Vaney wird angegeben, daß Schwammspinnerraupe nach der Köpfung sich bis zur Imago weiterentwickelt haben, jedoch künstlich aus den Hüllen befreit werden mußten.

Zusammenfassung.

Zur Ausschaltung der Augen von Raupen bei Farbanpassungsversuchen mit Schmetterlingspuppen hatte die Kausterisation der Oberfläche beider Augen das Erlöschen der Anpassungsfähigkeit an die Farbe des Untergrundes ergeben. Um dem von Dürken erhobenen Einwand zu begegnen, die gleiche Färbung der Kohlweißlingspuppen auf verschiedenfarbigem Untergrunde sei der bei der Kausterisation unvermeidlichen Wärmewirkung zuzuschreiben, wurde eine Methode gesucht, auf kaltem Wege die Augen zu entfernen, ohne daß die Raupen verbluten. Das ist durch Abschnüren des ganzen Kopfes mittelst Bindfadens und Entfernung des Kopfes mittelst eines Scherenschlages erreicht worden (eine zu anderen Zwecken, wie mir nachträglich bekannt wurde, bereits 1911 von Vaney und Conte an Nachtfalterraupen geübte Methode).

Sowohl beim Kohlweißling, *Pieris brassicae*, als auch bei Fuchsarten, *Vanessa Io* und *V. urticae*, erwies sich der Prozentsatz der nach solcher Köpfung sich verpuppenden Raupen höher als nach Kausterisation. Die Farbanpassung blieb durchwegs bei den geköpften ebenso wie bei den kausterisierten aus. Demnach ist es nicht die Wärmewirkung, sondern die Zerstörung der Augen, welche in diesem Falle die Anpassung verhindert. Der entfernte Kopf wurde nicht regeneriert, das Schlüpfen von kopflösen Faltern noch nicht beobachtet (Vaney und Conte beschreiben in der genannten Arbeit die künstliche Befreiung einiger bis zur Imago entwickelter Schwammspinner ohne Kopf).

Literaturverzeichnis.

- Brecher, Leonore, Die Puppenfärbungen des Kohlweißlings. I.—III. Teil. Archiv f. Entw.-Mech., XLIII, 88, 1917. — Dies., IV. Ebenda, XLV, 273, 1919. — Dies., V. Ebenda, XLVIII, 1, 1921. — Dies., VI. Ebenda, XLVIII, 46, 1921. — Chapman, T. A., The Relationship between the Larval and Imaginal Legs of Lepidoptera, The Entomological Record, XII, 141, 1900. — Crampton, H. E., jr., An Experimental Study upon Lepidoptera. Archiv f. Entw.-Mech., IX, 293, 1900. — Conte, A., und Vaney, C., Production expérimentale de Lepidoptères acéphales, Comptes rendus Académie Paris, CLII, 404, 1911. — Dürken, B., Die Wirkung des Lichtes auf die Schmetterlingspuppe. Die Naturwissenschaften, VII, Nr. 24, 421, 1919. — Hirschler, J., Weitere Regenerationsstudien an Lepidopterenpuppen. Anatomischer Anzeiger, XXV, 417, 1904. — Kopeć, St., Experiments on Metamorphosis of Insects. Bulletin de l'Académie des Sciences de Cracovie, 57, Jan., Mars, 1917. — Ders., Lokalisationsversuche am zentralen Nervensystem der Raupen und Falter. Zool. Jahrbücher, Abt.: Zool. u. Physiol., XXXVI, 453, 1918. — Poulton, E. B., An Enquiry into the cause and extent of a Special Colourrelation etc. Philosophical transactions Royal Society, London, CLXXII, B, 311, 1887. — Przibram und Brecher, Ursachen tierischer Farbkleidung. I. Vorversuche an Extrakten. Archiv f. Entw.-Mech., XLV, 83, 1919.
-