

**Die Puppenfärbungen des Kohlweißlings, *Pieris brassicae* L.
Vierter Teil: Wirkung sichtbarer und unsichtbarer Strahlen.**

Von
Leonore Brecher.

(Aus der Biologischen Versuchsanstalt der kaiserl. Akademie der Wissenschaften
in Wien [Zoologische Abteilung]¹⁾).

Mit Tafel VII—IX und 2 Textabbildungen.

(Eingegangen am 23. Juli 1918.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
1. Einleitung	273
2. Maximalwirkung des Schwarz (Schluchtversuch)	275
3. Kontrastwirkung	277
a) Lackierungsversuche	278
b) Exstirpierungsversuche	279
4. Additionsversuche (gelbe und blaue Beleuchtung)	283
5. Subtraktionsversuche: Versuche über die Rolle der	
a) ultravioletten Strahlen (Ausschaltung durch Chininsulfat).	292
b) ultraroten Strahlen (Ausschaltung durch Eisenvitriol-Rhodankalium)	300
6. Positive Wirkung der unsichtbaren Strahlen (Wiederholung des Spektral- versuchs)	304
7. Faktorenschema	305
8. Zusammenfassung	309
9. Verzeichnis der Tabellen	310
10. Literaturverzeichnis	319
11. Verzeichnis der Tafeln	320

1. Einleitung.

Vor drei Jahren habe ich begonnen, den Licht- und Farbeinfluß auf die Puppenfärbungen des Kohlweißlings zu analysieren²⁾ (Brecher, 1917).

Ich möchte ganz kurz rekapitulieren: Es lassen sich bezüglich der Färbung vier Typen unterscheiden, helle, mittlere, dunkle und grüne, wobei die hellsten in weiß reflektierender Umgebung entstehen, die

¹⁾ Ein Auszug dieser Arbeit erschien mit gleichlautendem Titel als Mitteilung Nr. 34 aus der Biolog. Versuchsanstalt der kaiserl. Akad. d. Wiss., Zool. Abteil., Vorstand H. Przibram, im Akad. Sitzungsanzeiger Nr. 17, 1918.

²⁾ Die Fortsetzung der Untersuchungen über die Färbung der Schmetterlingspuppen im Jahre 1918 wurde mir ermöglicht durch die Gewährung einer Subvention für das Jahr 1918 seitens der kaiserl. Akademie der Wissenschaften aus der Erbschaft Strohmayr, wofür ich an dieser Stelle der hohen mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse meinen Dank abzustatten mir erlaube.

dunkelsten in schwarzer Umgebung, die grünen Puppen auf Gelb und die mittleren auf Grau und in vollständiger Dunkelheit.

Schon damals ist uns der Unterschied zwischen der Wirkung des Schwarz und der Finsternis aufgefallen, und ich habe es mir zur Aufgabe gemacht, dieses Problem zu analysieren. Betrachten wir die Reihe der sogenannten tonlosen Farben: Weiß, Grau, Schwarz und die darauf entstandenen Puppen; die hellsten auf Weiß, mittlere auf Grau und die dunkelsten auf Schwarz, so scheint es, als ob ein Zusammenhang bestünde zwischen Lichtabnahme und Zunahme des schwarzen Pigmentes. Betrachten wir aber daneben die Einwirkung vollkommener Dunkelheit, so sehen wir, daß hier nicht noch dunklere Puppen entstehen, sondern wieder mittlere Puppen (also in bezug auf die Ausbildung des schwarzen Pigmentes den Puppen aus grauer Umgebung ähnlich).

Es hat also das Schwarz eine positive Wirkung auf die Ausfärbung der Puppen. Dieser Unterschied in der Wirkung von Finsternis und Schwarz ist auch von anderen Autoren als auffallend hervorgehoben worden.

Sollte die Intensitätsabnahme des Lichtes die Ursache der dunklen Färbung der Puppen in Schwarz sein, so kann nicht eine Proportionalität zwischen Intensität und Pigmentierung bestehen, sondern es müßte ein Maximum der Pigmentierung bei einer bestimmten geringen Lichtintensität vorhanden sein. Diesen Grenzpunkt zu finden, wo die Schwarzwirkung ihren Höhepunkt erreicht und sodann die Dunkelwirkung beginnt, können ähnliche »Schlucht«-versuche dienen, wie vor zwei Jahren für die Ausschaltung der Intensitätswirkung auf Gelb und Weiß, bei denen eine allmähliche Lichtabnahme bis zur fast vollständigen Dunkelheit zu erzielen ist.

Nach den Angaben anderer Autoren und eigenen Erfahrungen bringt sogar schwarze Umgebung in starkem Lichte dunklere Puppen hervor als weniger gut belichtetes Schwarz.

Man könnte hierbei zunächst an eine Kontrastempfindung, die durch das Auge perzipiert wird, denken, wie man sie bei dem physiologischen Farbwechsel angenommen hat. Es mußte somit geprüft werden, ob wir durch Ausschaltung der Gesichtsempfindung bei den in der sensiblen Periode befindlichen Raupen einen Unterschied in der Ausfärbung erzielen würden.

Bei negativem Ausfall des Blendungsversuches kämen nur als mögliche Ursachen der verschiedenen Wirkung von Schwarz und Finsternis diejenigen in Betracht, die in den physikalischen Verschiedenheiten der Finsternis und des schwarzen Untergrundes selbst gelegen sein müßten, also entweder:

der Intensität, wonach die Wirkung schwarzer Umgebung die einer bestimmten geringen Lichtintensität wäre. Es müßte sodann bei

allen anderen Untergrundfarben eine Herabsetzung der Intensität zu dunklen Puppen führen, wie sie im belichteten Schwarz vorkommen. Andererseits müßte eine Steigerung der Lichtintensität bei allen Untergrundfarben hellere Puppen ergeben, und zwar müßte es ganz gleichgültig sein, ob hierbei die Intensität gelber oder blauer Strahlen erhöht würde.

Sollten aber die Resultate je nach den einwirkenden Strahlengattungen verschieden sein, so bliebe nur mehr die zweite Alternative, wobei die Unterschiede in der Qualität des Lichtes ihre Ursache hätten, und, da Schwarz sich durch die Abwesenheit aller sichtbaren Strahlen definieren läßt, so bleibt noch an die für unser Auge nicht sichtbaren Strahlen zu denken übrig, an die ultravioletten einerseits und an die ultraroten andererseits, und daß von diesen es welche sind, die die Wirksamkeit des Schwarz im Gegensatz zur Dunkelheit verursachen. Und zwar kamen hierbei die ultravioletten Strahlen in Betracht; diese bilden ja zusammen mit den blauen und violetten den chemisch wirksamsten Teil des Spektrums, wir wissen ja zum Beispiel, daß der ultraviolette Teil des Spektrums photographisches Papier schwärzt.

Sollten also die ultravioletten Strahlen es sein, die die Wirksamkeit des Schwarz bedingen, mußten unter sonstigen gleichen Bedingungen hellere Puppen in Schwarz entstehen, wenn für Ausschaltung der ultravioletten Strahlen gesorgt würde.

Sodann läge es bei positivem Ausfall dieser Versuche nahe, zu untersuchen, ob nicht vielleicht bei der Wirkung weißer Umgebung auf die Weißfärbung der Puppen das andere Ende des Spektrums, die ultraroten Strahlen, eine Rolle spielen würden. Die schon von anderen Autoren erwähnte und von mir ebenfalls wiedergefundene Tatsache der weißen Färbung der Puppen, wenn sie sich in erhöhter Temperatur verpuppen, läßt vermuten, daß es sich möglicherweise bei der Wirkung der weißen Umgebung um eine Wirkung der Wärmestrahlen handelt.

Schließlich mußte auch die positive Wirkung der unsichtbaren Strahlen direkt durch ihre Einwirkung unter Ausschaltung der sichtbaren Strahlen gezeigt werden.

Die hier angeführten Überlegungen ergaben das Programm der vorliegenden Untersuchungen.

2. Maximalwirkung des Schwarz (Schluchtversuch).

Zur Ermittlung des Grenzpunktes zwischen der Wirkung von Schwarz und Finsternis mußte der Einfluß schwarzer Umgebung bei verschiedenen Lichtintensitäten bis zur vollständigen Dunkelheit geprüft werden.

Dies geschah durch eine ähnliche Versuchsanordnung, wie die im

ersten Teil (Brecher, 1917, S. 131) für die Ausschaltung der Intensitätswirkung auf Gelb und Weiß beschriebene. Diese besteht darin, daß in einer, mit Ausnahme der vorderen Seite, allseits lichtdicht abgeschlossenen langen prismatischen Kartonschachtel (»Schlucht«) durch Neigung der oberen Wand, das von vorn einfallende Licht eine allmähliche Abnahme erfährt, je tiefer es in die Schlucht gelangt. Hintereinander in der Schlucht aufgestellte Glaskästchen, die als Raupenbehälter dienen, weisen daher in bezug auf die darin herrschende Lichtintensität eine Gradation bis zu fast vollständiger Dunkelheit auf.

Für den vorliegenden Versuch wurde die Schlucht mit schwarzem Papier ausgekleidet und in einem Gang zwischen zwei schrägen Oberlichtern aufgestellt. Der Neigungswinkel des schiefen Deckels betrug wie vor zwei Jahren bei dem Versuch für Weiß, $4^{\circ}20'$.

Außer den elf Kästchen, die in der Schlucht Platz fanden (wobei mit Nr. 1 das rückwärtigste, mit Nr. 11 das vorderste Kästchen bezeichnet wurde), wurde noch ein ganz mit schwarzem Papier umgebenes und mit einem Dunkelsturz bedecktes Kästchen (Nr. 0) zur Herstellung vollkommener Finsternis aufgestellt.

Die zu diesem Versuche verwendeten verpuppungsreifen Raupen stammten alle aus einem Gelege.

Versuchsergebnisse.

Wenn man die bei dieser Versuchsanordnung entstandenen Puppen betrachtet und untereinander vergleicht (siehe hierzu auch Tabelle A), so zeigt es sich, daß die dunkelsten Puppen der Reihe im vordersten Kästchen der Schlucht (Nr. 11), also bei dem höchsten Lichtintensitätsgrade unserer Versuchsanordnung entstanden sind. Es sind Puppen, die zwischen dem mittleren und dem dunklen Färbungstypus stehen, *d/f* (Taf. IX, Abb. 13 gibt die Färbung annähernd gut wieder), also nicht ganz so dunkle wie sonst im schwarzen Kasten, wo eine noch größere Lichtintensität herrschte, immer auftraten.

Mit abnehmender Lichtintensität, und zwar bereits vom zweiten Kästchen der Schlucht (Nr. 10) ab, bis zur vollständigen Finsternis, bemerken wir eine Aufhellung der Puppen. Ihre Zugehörigkeit zum mittleren Typus, sowie auch das Auftreten einiger grünlichen, ist ganz analog den Ergebnissen aus der Finsternis, wie sie uns auch aus früheren Versuchen bekannt ist.

Wir sehen, daß die Wirkung schwarzer Umgebung bei dieser Versuchsanordnung überhaupt nicht sehr gut zum Ausdruck gekommen ist und sich jedenfalls nur auf das vorderste Kästchen der Schlucht, wo die größte Lichtintensität herrschte, beschränkt hat. Beim zweiten Kästchen (Nr. 10) beginnt bereits die Dunkelwirkung: es treten Puppen auf, wie sie für die Finsternis charakteristisch sind.

Wenn auch durch die ungünstige Versuchsanordnung, und zwar durch die zu geringe Öffnung des Winkels, unter welchem das Licht einfiel, und die Hintereinanderschaltung so vieler Glaskästchen die Totalreflexion bewirkten, und zu einer jähen Herabminderung des Lichtintensität beitrugen, keine sehr befriedigenden Resultate erzielt worden sind (ich werde auf die Erklärung der durch diese Versuchsanordnung bedingten Resultate später zurückkommen), so können wir doch daraus und aus früheren Versuchen, bei welchen wir immer nur dann Puppen von dem ganz dunklen Typus erhalten haben, wenn der schwarze Kasten starkem Lichte ausgesetzt worden war, ersehen, daß Erniedrigung der Lichtintensität in Schwarz zu helleren Puppen führt. Dies steht in Übereinstimmung mit den Angaben anderer Autoren (Poulton, 1887), wonach stärkere Beleuchtung die Wirksamkeit schwarzer Umgebung erhöhe, also schwächere erniedrigt.

3. Kontrastwirkung.

Es muß zunächst auffallen, daß Schwarz, welches nach der üblichen Definition Licht völlig absorbieren soll, dennoch anders wirkt als Finsternis, ja sogar bei erhöhter Lichtintensität noch dunklere Puppen hervorbringt, als weniger gut belichtetes Schwarz.

Diese Erscheinung ist auch an anderen Formen beobachtet worden; bei Tieren mit physiologischem Farbwechsel, und zwar bei manchen Krebsen und Fischen, wo der Lichteinfluß auf den Zustand der Chromatophoren vorwiegend indirekt durch Reizung der Augen erfolgt (Tiere mit lackierten Augen zeigen nicht mehr dieselbe Reaktion wie sehende), haben die betreffenden Autoren (vgl. hierüber Keeble und Gamble, 1904; Bauer, 1905; v. Frisch, 1912) sie als eine Kontrastwirkung aufgefaßt. Dieselbe Wirkung wie auf schwarzem Grunde, also das Dunkelwerden der Tiere konnte auch durch teilweises Lackieren der Augen erzielt werden, wobei es für die Krebse, wie Bauer an *Idothea tricuspidata* zeigte, ganz gleichgültig ist, ob die unteren oder die oberen Hälften der Augen lackiert worden waren, während nach v. Frisch bei Forellen die Wirkung nur bei Verklebung der unteren Augenhälften eintrat.

Es lag nahe, auch bei den Puppen die Ursache der positiven Wirksamkeit von Schwarz in einer Kontrastwirkung zu suchen.

Um diese Frage zu entscheiden, mußte geprüft werden, ob der Lichteinfluß auf die verpuppungsreifen Raupen durch das Auge erfolge: es müßte sodann bei Ausschaltung der Gesichtsempfindung die charakteristische Wirksamkeit der verschiedenen Untergrundfarben ausbleiben und nur mehr Puppen, wie sie für die Finsternis charakteristisch sind, entstehen.

Poulton (1887) hatte bereits an Vanessen die Frage über den Weg des Lichteinflusses durch Lackieren der Augen geprüft, wobei es sich gezeigt hatte, daß dies ohne Einfluß auf die Färbung der Puppe sei; doch waren die von ihm benutzten Vanessenpuppen wegen des Fehlens der rein grünen Farbmodifikation wenig für entscheidende Versuche geeignet.

Um aber die Wirkung des Schwarz nach allen Richtungen zu analysieren, schien es doch wichtig, diese Frage auch in eigenen Versuchsreihen noch einmal zu prüfen und namentlich auch für eine vollständige Sehunfähigkeit des Auges Sorge zu tragen, was Poulton nicht gemacht hatte.

Zur Ausschaltung der Gesichtsempfindung wurden sowohl Lackierungs- als auch Exstierpierungsversuche angestellt.

a) Lackierungsversuche.

Die Lackierung geschah durch Überstreichen der Augen der verpuppungsreifen Raupen mit einer dicklichen schwarzen Ölfarbe (Beinschwarz) mittelst eines Pinsels. Sodann wurde mit einer Lupe geprüft, ob die Augen ganz überstrichen worden waren: der ganze überzogene Teil des Raupenkopfes erschien glänzend schwarz.

Die so behandelten Raupen reagierten nicht mehr auf Licht: beim Nahebringen einer elektrischen Glühlampe am Abend machten sie gar keine Bewegungen, während eine normale Raupe erst den Kopf wie suchend umherbewegt und sich dann von der starken Lichtquelle wendet.

Als Raupenbehälter dienten sowohl bei diesem wie auch bei den Blendungsversuchen die im zweiten Teile meiner Arbeit (1917, S. 106) beschriebenen großen prismatischen, innen mit farbigem Papier ausgekleideten Holzkästen, die sowohl von vorn (durch eine Müllergazewand) als auch von oben (durch eine Glasplatte) Licht erhielten. Eine beiderseits mit dem farbigem Papier überklebte Glaswand teilt den Kasten in zwei gleichgroße Abteilungen. Der damals verwendete, mit farbigem Papier überzogene, geneigte Holzaufsatz, zur Verstärkung des reflektierten Lichtes, wurde bei dieser Versuchsreihe weggelassen.

Die Kästen wurden in einem mit Oberlicht versehenen Gang, auf einem Tische unter einem Oberlichte aufgestellt. Als Farben kamen Weiß, Gelb, Blau, Grau und Schwarz zur Anwendung. Ferner wurden Behälter für vollkommene Finsternis aufgestellt, welche in einen im gleichen Versuchsraume befindlichen großen, lichtdicht abschließbaren Kasten hineingestellt wurden.

Die zum Lackierungsversuch verwendeten Raupen stammten alle aus einer Zucht.

Als Kontrollversuch waren eine gleiche Anzahl nicht behandelter Raupen unter den analogen Lichtbedingungen aufgestellt worden.

Versuchsergebnisse.

Die aus den Raupen mit lackierten Augen entstandenen Puppen zeigen genau dieselbe Einwirkungsweise der Umgebungsfarben, wie die aus sehenden Raupen entstandenen; sowohl bei den »Lackierten«, als auch bei dem Kontrollversuch, ohne Eingriff ins Auge, entstanden in Weiß die hellsten, in Blau, Grau und Finsternis mittlere, in Schwarz dunkle, und in Gelb typische gelbgrüne Puppen. (Siehe Tabelle B, 1. Vers., vgl. auch auf Taf. VII in den beiden ersten Kolonnen die Puppen je einer Horizontalreihe miteinander: man wird bemerken, daß zwischen den »Lackierten« und »Nichtlackierten« unterhalb derselben Farbmarke kein Unterschied besteht.)

Dieser Versuch mit Lackierung der Augen hat also in Übereinstimmung mit den Befunden Poultons an Vanessen ergeben, daß das Überstreichen der Augen, also die Ausschaltung der Gesichtsempfindung, den Einfluß der Umgebungsfarbe auf die Färbung der Puppen nicht aufhebe, was namentlich bei der Wirkung des Gelb hätte deutlich zum Ausdrucke kommen müssen, und daß folglich die Farbeneinwirkung unabhängig von der Gesichtsempfindung zustande komme.

Wenn wir auch annehmen wollten, daß doch etwas Licht in die Augen gedrungen wäre, so mußte jedenfalls durch die Überstreichung eine so bedeutende Intensitätsverminderung entstanden sein, daß die verschiedenen Farben nicht mehr als solche hätten wirken können, sondern erst recht überall die für Finsternis typischen mittleren Färbungen hätten auftreten müssen.

Das gleiche Argument gilt auch für den Fall, daß wirksames Licht von rückwärts durch den Raupenkörper hindurch auf das Auge hätte einwirken können, was zwar bei den bisherigen Versuchen nicht ausgeschlossen war, aber doch eine Suchbewegung bei Prüfung der lackierten Raupen mit dem Strahle einer Lampe hätte auslösen müssen, falls die Intensität des einfallenden Lichtes die Empfindungsschwelle überschreiten würde.

(Immerhin wird auch diese entfernte Möglichkeit einer Mitwirkung der Augenempfindung bei Bestrahlung von rückwärts in weiteren Versuchen auszuschalten sein.)

b) Exstirpierungsversuche.

Versuche mit beiderseitiger Blendung.

Da es wünschenswert war, die Wirkung des Lichtes auf die Puppenfärbung auch nach vollständiger Entfernung der Augen bei den verpuppungsreifen Raupen kennen zu lernen, mußte ein radikalerer Eingriff ins Auge vorgenommen werden. Zu diesem Zwecke wurden eine Reihe von Versuchen angestellt, in welchen Raupen im verpuppungsreifen Stadium durch Elektrokauterisation total geblendet und so-

dann in die verschiedenfarbigen Kästen zur Verpuppung hineingegeben wurden. Da ich keine Übung in dieser Operationstechnik hatte, wurde die Blendung von Herrn Prof. Prziham vorgenommen; dies geschah durch Ausbrennen beider Augen mittelst eines Elektrokaustors. (Rollabstand 2 cm). Hernach wurde mit einer Lupe kontrolliert ob auch alle Fazetten zerstört worden waren. Solche geblendete Raupen reagierten auch nicht mehr auf Licht, was ebenso geprüft wurde wie bei den Lackierten. Infolge der Operation erlitten die Raupen mitunter einen starken Blutverlust.

Bei der ersten dieser Versuchsreihen, die parallel mit dem Lackierungsversuch, und zwar mit den Raupen aus derselben Zucht, angestellt wurde, wurden wie bei jenem als Umgebungsfarben Weiß, Gelb, Blau, Grau, Schwarz, ferner Finsternis angewendet, indem die eine Abteilung jedes Kastens für die geblendeten, die andere für die lackierten Raupen verwendet wurde.

Als Kontrollversuch diente derselbe, wie für den Lackierungsversuch.

Bei der zweiten Serie von Blendungsversuchen wurden als Umgebungsfarben nur Weiß und Gelb, außerdem vollkommene Finsternis verwendet, dafür aber mehrere Kästen aus jeder Farbe aufgestellt, um eine möglichst große Anzahl Raupen gleichzeitig sich verpuppen zu lassen, die einerseits nach ihrem Ursprung (es wurden zwei Zuchten zu diesem Versuch verwendet) und andererseits auch nach einem anderen Kriterium gesondert, den Versuchsbedingungen ausgesetzt wurden. Es wurden nämlich die Raupen jeder Zucht gesondert in solche, die vollkommen verpuppungsreif waren und sich bereits zur Fixierung anschickten, und die sich durch Absonderung von roten Fäzes kennzeichnen (vgl. v. Linden, 1903¹), und in solche, die noch nicht so weit waren, die noch grüne Fäzes absondern. Die Unterscheidung dieser Stadien hat für die Färbung der Puppe des Kohlweißlings gar keine Bedeutung, wie es sich bei den Versuchen wiederholt gezeigt hat. Ich habe nur im Laufe der Versuche die Erfahrung gemacht, daß es viel günstiger sei, die Raupen erst im rotdefäkierenden Stadium in die Versuchsbedingungen zu bringen, weil sie sich bald darauf fixieren und in 2—3 Tagen große schöne Puppen ergeben, wogegen die im gründefäkierenden Stadium eingebrachten im Kasten tagelang ruhelos umherwandern und schließlich viel kleinere Puppen — Hungerformen — ergeben, die aber in der angenommenen Färbung gar keinen Unterschied gegenüber den ersteren zeigen. Ich habe daher in den weiteren Versuchen immer nur Raupen, sobald sie in das »rote« Stadium getreten waren, für die Versuche verwendet. Bei den Blendungsversuchen war durch diese Sonderung der

¹) Die Angaben der Gräfin Linden beziehen sich auf den Darminhalt der *Vanessa*-Raupen, der bei den noch fressenden Raupen grün, bei den sich zur Verpuppung anschickenden aber rot ist.

Stadien, die Auffindung des für den Operationsverlauf und der damit zusammenhängenden Verpuppungsfähigkeit günstigeren Stadiums bezweckt.

Für jede Versuchsvariation wurde die entsprechende Anzahl nicht operierter Raupen als »Kontrolltiere« aus denselben Zuchten unter den analogen Lichtbedingungen aufgestellt.

Versuchsergebnisse.

Bei den elektrokaustisch geblendeten Raupen ist mit einer großen Sterblichkeitszahl zu rechnen. Mit der Operation geht mitunter ein starker, stets ein gewisser Blutverlust einher, dann können sie sich auch nur mangelhaft fixieren, und so trocknen sie schließlich ein, ohne sich zu verpuppen. Diejenigen, denen es gelingt, sich zu verpuppen, haben beim Abstreifen der Raupenhaut mit Schwierigkeiten zu kämpfen, weil diese an den Augen angeklebt ist, und so krümmen sich die meisten beim Verpuppen ein bei den Bewegungen, die sie machen, um aus der Raupenhaut zu schlüpfen (vgl. Taf. VII, sowie auch gemalte Puppe Taf. IX, Abb. 7; man sieht auch deutlich, daß den geblendeten die Augen fehlen). Man kann aber ihre Färbung ebensogut beurteilen, wie die der normalen.

Daher haben die Blendungsversuche, obwohl mit sehr viel Material angestellt (für beide Blendungsversuche waren 82 Raupen verwendet worden, und eine ebenso große Anzahl für die Kontrollversuche), nur wenige Puppen ergeben. Sie erfordern daher eine Wiederholung mit viel mehr Material, die in diesem Jahre nicht mehr angestellt werden konnte.

Die diesmaligen Versuchsergebnisse sind also leider im Gegensatz zu den anderen Versuchen bloß aus einer geringen Anzahl von Puppen erschlossen:

Es zeigte sich hierbei, daß bei totaler Entfernung der Augen durch elektrokaustische Blendung die entstandenen Puppen, im Gegensatz zu den Normalen und »Lackierten«, nicht mehr eine Wirkung des verschiedenfarbigen Untergrundes erkennen lassen, sondern sich alle wie die in der Finsternis verhalten (mittlere Puppen *c/d*, wie Abb. 7, Taf. IX), indem sie namentlich auf Gelb keine grünen pigmentlosen Puppen ergaben. [Vgl. Tabelle B 1.¹⁾ u. 2.; vgl. auch Taf. VII, die in der dritten Kolonne die geblendeten Puppen darstellt.] Bei den geblendeten Puppen aus Gelb kann man ganz deutlich erkennen, daß sie ebenfalls pigmentiert sind, im Gegensatz zum Mangel an Fleckenzeichnung bei den Puppen aus derselben Horizontalreihe, die die Normalen und

¹⁾ Bei dem Verweisen auf die Tabellen ist immer zur leichteren Orientierung neben der Bezeichnung der Tabelle auch die Ordnungszahl der beschriebenen Versuche angeführt.

»Lackierten«, die sich auf gelbem Untergrund verpuppt haben, darstellt. Da sonst im Gelb immer nur grüne unpigmentierte Puppen entstehen, ist es selbst bei aller Vorsicht vor übereilten Schlüssen immerhin bemerkenswert, daß die geblendeten Puppen aus Gelb pigmentiert sind. Es trat übrigens auch einmal unter den total geblendeten eine grüne, allerdings nicht typische, sondern opake weißlich grüne auf, die aber gerade nicht im gelben, sondern im weißen Kasten zustande kam.

Versuche mit einseitiger (rechtsseitiger) Blendung.

Um zu sehen, ob nicht das verschiedene Verhalten der durch Elektrokauterisation total geblendeten Raupen gegenüber den Normalen eine Folge der an ihnen vorgenommenen Operation und nicht auf die Abwesenheit der Augen zurückzuführen sei, wurde ein Kontrollversuch mit nur einseitiger Blendung vorgenommen.

Es wurden hierzu zehn erwachsene, noch nicht ganz verpuppungsreife Raupen (»grünes« Fäkalstadium) von der II. Zucht, die auch die Raupen für den zweiten Blendungsversuch geliefert hatte, von Herrn Prof. Przi Bram rechtsseitig geblendet und die Nadel des Elektrokaustors so weit angelegt, daß sie das rechte Auge und das erste hinter demselben liegende Segment (wo sich ein schwarzer Fleck befindet), bis zum zweiten Segment (ebenfalls mit schwarzem Fleck) ausbrannte. Die linke Seite wurde intakt gelassen. Diese einseitig weiter ausgedehnte Verletzung war zu dem Zweck erfolgt, um eine analoge Verletzungsgröße wie bei der beiderseitigen Blendung hervorzurufen.

Die auf diese Art operierten Raupen wurden zu je fünf in je eine Abteilung eines gelben und eines weißen Kastens hineingegeben, bei gleicher Aufstellung der Kästen wie beim Blendungsversuch.

Versuchsergebnisse. (Vgl. Tabelle B 3. Vers.)

In Gelb hat sich nur eine verpuppt: sie zeigt den Mangel an schwarzer Pigmentierung wie die Grünen und auch die Grundfarbe ist grün. Diese Puppe ist deutlich verschieden von den beiderseits geblendeten aus Gelb, die typisch mittlere sind. In Weiß hat sich keine verpuppt.

Aus einer Puppe lassen sich natürlich keine Schlüsse ziehen.

Erst die Wiederholung der einseitigen und beiderseitigen Blendung wird ergeben müssen, ob für das Ausbleiben der Farbanpassung bei den total geblendeten Raupen die Operation als solche oder die damit erreichte Entfernung des Auges maßgebend sind.

Diese Versuche haben also gezeigt, daß:

a) das Ausschalten der Gesichtsempfindung durch Lackieren der Augen bei den verpuppungsreifen Raupen keinen Unterschied in der Einwirkung der Umgebungsfarbe macht, daß also die Lichteinwirkung unabhängig von der Gesichtsempfindung der Raupe erfolgt;

b) das Ausschalten der Augen hingegen durch totale elektrokaustische Blendung die Einwirkung der Farben aufhebt und alle Puppen so aussehen, wie die aus der Finsternis (mittlere), was namentlich in Gelb zum Ausdruck kommt, wo ebenfalls Puppen mit mittlerer Fleckenzeichnung entstanden sind und nicht grüne.

Wenn wir also nach diesen Versuchen noch nicht genau wissen können, was für eine Rolle die Gegenwart des Auges spielt, so kann doch keinesfalls eine Kontrastempfindung für die Erklärung der positiven Wirksamkeit des Schwarz herangezogen werden, da die Lackierung des Auges jede Kontrastwirkung auf dasselbe aufheben muß, die Wirkung der Untergrundfarben auf die Puppenfärbung aber aufrecht erhalten bleibt.

4. Additionsversuche.

(Gelbe und blaue Beleuchtung.)

Können wir mithin nicht in der Gesichtsempfindung die unterschiedliche Wirkung von Schwarz und Finsternis erkennen, so müssen wir sie in den physikalischen Verschiedenheiten der Finsternis und des schwarzen Untergrundes selbst suchen: also entweder in Intensitäts- oder in Qualitätsunterschieden.

Fassen wir zunächst die erste Alternative ins Auge, wonach die Wirkung des Schwarz die einer bestimmten geringen Lichtintensität wäre. (Daß wir hierbei eine Schwelle nach unten gegen die Finsternis haben, ist ja durch den »Schlucht« versuch gezeigt worden.)

Für die Wirkung des Gelb auf die Entstehung grüner Puppen war durch einen »Schlucht« versuch (1917, S. 130) erwiesen worden, daß es sich hierbei nicht um die Wirkung einer bestimmten Intensität handle, da Weiß in keiner, Gelb in allen noch als solche wirksamen Intensitätsabstufungen grüne Puppen ergeben hatte.

Ferner hatte sich bereits bei Betrachtung der auf verschiedenen Untergrundfarben entstandenen Puppen (vgl. Arbeit 1917: I. Versuchsreihe, sowie Taf. VII) gezeigt, daß diese, mit Ausnahme der Puppen aus der Weißschwarz-Reihe, sich nicht mit den Helligkeitsgraden der Farben in Einklang bringen lassen; vielmehr war ein Gegensatz der Wirkung einerseits der gelbreflektierenden und andererseits der blau-reflektierenden, sowie der tonlosen Farben aufgefallen, durch das Vorkommen von grünen in den ersteren und das Fehlen derselben und das Auftreten der nichtgrünen, schwarzpigmentierten Typen in den letzteren. Dies legte die Vermutung nahe, daß wir es bei der Ausbildung der Puppenpigmente ähnlich wie bei manchen anderen chemischen Reaktionen (Wo. Ostwald, 1908; Stobbe, 1908) mit einer gegensinnigen Wirkung des gelben und blauen (bzw. violetten) Teiles des Spektrums zu tun hätten.

Es wurden daher weitere Versuche im Hinblick auf diese Frage, die den Gegenstand einer lebhaften Kontroverse unter den Forschern bildet, ob wir es mit Wirkungen der Intensität oder der Qualität des Lichtes zu tun hätten, unter Variierung der Versuchsanordnung sowohl für gelb-, als auch für blau-, beziehungsweise violettreflektierende Flächen, ebenso auch für Schwarz angestellt. 1. Durch Anwendung von Farbpapieren von verschiedenen Helligkeitsgraden, unter gewöhnlichen Lichtbedingungen; 2. einerseits durch Erhöhung der Intensität gelber und blauer Strahlen (Additionsversuche), andererseits durch Herabsetzung der Lichtintensität.

Versuche mit Gelb und Violett von verschiedenen Helligkeiten.

Es wurden hierzu helles weißliches Gelb und Braun, Lila und Dunkelviolett verwendet und die damit ausgekleideten großen Kästen mit den geeigneten Aufsätzen im diffusen Lichte des Oberlichtganges aufgestellt. Für Hellgelb und Lila wurden die Raupen einer Zucht verwendet, ebenso für Braun und Dunkelviolett.

Versuchsergebnisse (vgl. Tabelle C, 1. Vers.).

Helles Weißgelb ergab keine einzige typisch grüne Puppe, wie sie in dem sonst verwendeten gesättigten Gelb immer aufgetreten waren. Es sind vielmehr helle Puppen mit Fleckenzeichnung, ähnlich den Puppen aus Weiß. Immerhin weisen sie aber auch einen dezidiert grünlichen Ton auf.

Braun ergab mittlere Puppen, bis auf eine, die den Typus der grünen zeigt, aber ganz dunkelgrün ist (*i/g*).

Lila ergab mittlere Puppen, wie sie auch in Blau und Perlgrau entstehen; und

Dunkelviolett viel dunklere Puppen.

Die nach den gehegten Erwartungen nicht ganz genügenden Versuchsergebnisse, besonders die Reihe des Gelb betreffend, die zugunsten einer Intensitätswirkung zu sprechen scheinen, wären so zu erklären, daß die verwendeten Farben Hellgelb und Braun eigentlich kein gesättigtes Gelb darstellen, sondern eine starke Beimengung von Weiß, bzw. Schwarz aufweisen, und diese Weißvalenz dürfte dafür verantwortlich zu machen sein, daß die reine Gelbwirkung nicht zum Ausdruck kommen konnte, und im Hellgelb eine Annäherung zu den hellsten Puppen, in Braun zur Entstehung der mittleren Puppen führte. (Für dieses Nebeneinanderwirken beider Komponenten auf die Färbung der Puppen, ist die dunkelgrüne Puppe in Braun ein instruktives Beispiel: man sieht hier nebeneinander den Einfluß des gelben Anteils, der sich im Fehlen der Fleckenzeichnung, in der starken Ausbildung des grünen Farbstoffs und in der Durchsichtigkeit dokumentiert, anderer-

seits doch auch den Einfluß von Schwarz durch die starke Ausbildung schwarzen Pigments in der Grundfarbe, was zusammen den dunkelgrünen Ton ergibt.)

Ebenso hatte Lila eine bedeutende Weißvalenz, es entstanden daher hier nur mittlere Puppen.

War diese Überlegung richtig, so mußte eine Erhöhung der Intensität gelber Strahlen im hellgelben Kasten zur Entstehung grüner Puppen führen, wie sie im gesättigten Gelb sogar bei schwacher Beleuchtung vorkommen, eine Erhöhung der Intensität blauer Strahlen dagegen in diesem letzteren Kasten, die Wirkung des Gelb zum Teile aufheben und die Ergebnisse gegen die des Hellgelben konvergieren lassen; Erhöhung der blauen Intensität in Lila hingegen zu dunkleren Puppen führen.

Dies gab Veranlassung zu den im folgenden beschriebenen Additionsversuchen.

Das Prinzip dieser Versuche bestand (analog den von v. Frisch und Kuppelwieser zur Prüfung des Farbensinnes der Daphnien 1913 angestellten Versuchen) darin, bei den im natürlichen diffusen Lichte aufgestellten Farbkästen zu den von den farbigen Wänden reflektierten Strahlen gelbe bzw. blaue Strahlen hinzuzusaddieren, so daß dadurch gleichzeitig Erhöhung der Lichtintensität eintrat.

Derartige Versuche wurden in zwei Versuchsreihen angestellt; bei der ersten wurde die Addition von farbigen Strahlen durch Zuschaltung farbiger Metallfadenlampen erreicht, bei der zweiten Versuchsreihe durch weißes Licht und Vorschaltung farbiger Gelatineplatten.

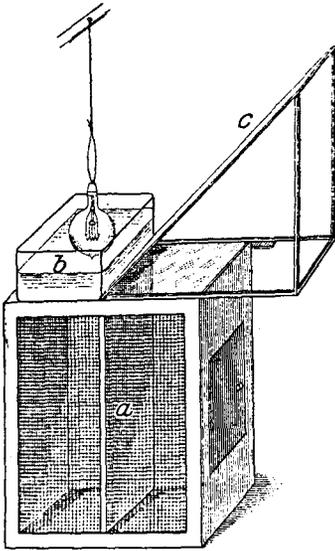
a) Versuche mit Addition von gelbem und blauem Lichte mittelst gefärbter Metallfadenlampen.

Zu den im diffusen Tageslichte aufgestellten farbigen Kästen, helles Weißgelb, gesättigtes Gelb und Helllila, wurde durch die oberseitige Zuschaltung farbigen Lichtes mittelst je einer mit durchsichtigem Lack gefärbten 160kerzigen Osram-Metallfadenlampe, die über der Mitte einer Abteilung jedes Kastens in einer Entfernung von 8 cm von der Glasdecke angebracht wurde (Textabb. 1), eine Intensitätserhöhung der einen Farbkomponente erzielt: bei Hellgelb durch eine intensiv gelb gefärbte Lampe (Farbe des Kaliumbichromats) wurde die Intensität gelber Strahlen, beim gesättigten Gelb und Lila durch blaue Lampen, die der blauen Strahlen erhöht. Um eine Temperaturerhöhung im Kasten infolge der von der Lampe ausgestrahlten Wärme zu verhindern, wurde über der Glasdecke eine Glaswanne mit einer 1 cm hohen Wasserschicht vorgeschaltet und diese oft erneuert, sobald sie die Zimmertemperatur überstieg.

Als Kontrollversuch wurde die andere Abteilung jedes Kastens

unter den natürlichen Lichtbedingungen belassen. Durch Aufstellen des geneigten Aufsatzes mit der Rückenseite gegen die Lampe der beleuchteten Abteilung wurde das Eindringen von Licht von dieser Seite verhindert.

Durch diese Versuchsanordnung wurde erreicht, daß Hellgelb + gelbes Licht infolge der Erhöhung der Gelbvalenz im Tone dem des unveränderten gesättigten Gelb gleichkam, jedoch mit einer viel höheren Lichtintensität als dieses; gesättigtes Gelb + blaues Licht hingegen weißlichgelb erschien und sich dadurch im Tone dem unveränderten Hellgelb näherte, ebenfalls unter bedeutendem Unterschiede der Lichtstärke. Lila + blaues Licht zeigte eine Vertiefung des Tones gegen Blau, unter gleichzeitiger Erhöhung der Intensität im Vergleich zur unverändert gelassenen Abteilung.



Textabb. 1 ($\frac{1}{10}$ nat. Gr.). *a* vertikale Zweiteilungswand des vorn mit Gaze, oben mit Glas geschlossenen Holzkastens. *b* Glaswanne mit Wasser zur Verhinderung zu starker Wärmewirkung durch die darüberhängende Glühlampe. *c* schräger Aufsatzschirm zur Herabsetzung der allgemeinen Lichtintensität unter Verstärkung der Reflexion jener Strahlengattungen, mit deren Farbe die Unterseite des schiefen Daches bekleidet ist.

Jedoch waren diese Bedingungen nicht ganz vollkommen erreicht: die beleuchteten Abteilungen schienen nicht in allen Teilen gleichmäßig leuchtend; nur in der oberen Hälfte der Wände und am Boden mischte sich das zugeschaltete farbige Licht gleichmäßig zu dem natürlichen weißen Lichte und die reflektierende Fläche erschien in dem oben erwähnten Ton. An der unteren Seite der Wände nahm der Ton ab und näherte sich dem des unveränderten.

Um ein Überwiegen des Einflusses des künstlichen farbigen Lichtes gegenüber dem des natürlichen weißen Lichtes zu verhindern, da ja nur eine Addition von farbigen Strahlen zu den einfallenden Strahlen gemischten Lichtes bezweckt war und um keinen Unterschied in der Belichtungsdauer zwischen den beleuchteten und nicht künstlich beleuchteten Abteilungen zu erhalten, da konstante Belichtung anders als periodische wirken mag, wurde der Periodizität des natürlichen Lichtes Rechnung getragen, indem die Lampen bei Eintritt der Dämmerung abgedreht und in der Frühe wieder aufgedreht wurden.

Nachstehend sind die Belichtungszeiten während des ganzen Versuchsverlaufs angeführt.

Die Lampen haben gebrannt vom

- Beginn d. Versuches: 21. IX. von 10^h a. m. — 5^h p. m.
22. IX. von 9^h15 a. m. — 6^h30 p. m.
23. IX. von 9^h15 a. m. — 5^h45 p. m.
24. IX. von 7^h30 a. m. — 7^h p. m. (bereits dunkel)
25. IX. von 7^h30 a. m. — 5^h45 p. m.
26. IX. von 8^h30 a. m. — 6^h p. m.
27. IX. von 8^h45 a. m. — 6^h p. m.
28. IX. von 8^h30 a. m. — 6^h p. m.
29. IX. von 8^h30 a. m. — 6^h p. m.
30. IX. von 8^h30 a. m. — 6^h p. m.
1. X. von 8^h a. m. — 5^h30 p. m.*
bis Ende d. Versuches 2. X. von 8^h30 a. m. — 5^h p. m.*

(* Zeit um eine Stunde verschoben, von Sommerzeit auf Winterzeit.)

Am Ende des Versuches wurde die in den verschiedenen Abteilungen und an verschiedenen Stellen derselben herrschende Lichtintensität mittelst Schwärzung von photographischem Papier (Zelloidinpapier) gemessen. Es zeigt sich hierbei deutlich die bedeutende Erhöhung der Lichtintensität in den Abteilungen mit zugeschalteten Lampen, gegenüber den anderen.

Es wurden zu diesem Versuch Raupen derselben Zucht wie für Violett und für Braun verwendet.

Versuchsergebnisse (siehe hierzu Tabelle C, 2).

Die Addition von gelben Strahlen zu dem hellen weißlichen Gelb hatte trotz Intensitätserhöhung eine Zunahme an Grün bei den Puppen zur Folge. (Eine davon ist sogar eine typische gelbgrüne, diese hatte sich am Boden verpuppt, wo die Wirkung des reflektierten gelben Lichtes am stärksten war.)

Die Addition blauer Strahlen zu dem für die Entstehung der typisch grünen Puppen charakteristischen, gesättigten Gelb bewirkte eine teilweise Aufhebung seiner Wirkung, indem Puppen mit schwarzer Fleckenzeichnung auftraten.

In dem einen Falle (gelbe Strahlen) führte also Intensitätserhöhung von dem hellen zum grünen Puppentypus, in dem anderen Falle (blaue Strahlen) aber von diesem Typus weg, zu den hellen schwarzpigmentierten Puppen. Es kann hiernach das Auftreten von hellen Puppen im Hellgelb (vgl. Kontrollversuch, sowie auch I. Versuchsreihe) nicht mit einer Intensitätserhöhung zusammenhängen, sondern auf ein Vorwiegen der Weißvalenz gegenüber dem Gelb zurückzuführen sein.

Was die Ergebnisse für den Lila-Kasten betrifft, so hat Lila + blaues Licht hellere Puppen als die Kontrollabteilung ergeben. Es

hatten sich aber dort die Raupen gerade an der oberen Glasdecke fixiert, also gar nicht unter dem Einflusse der lilareflektierenden Fläche, während sie bei analogen Verpuppungsstellen in Lila unverändert die von dem geneigten Aufsatz reflektierten Strahlen erhielten.

b) Versuche mit Addition von gelbem und blauem Lichte mittelst weißer Lampen und farbiger Gelatine.

Bei der Wiederholung der Additionsversuche wurde die Versuchsanordnung in der Weise variiert, daß die Addition farbiger Strahlen durch Zuschaltung von weißem Licht erfolgte, indem dasselbe durch farbige Gelatineplatten, die die obere Glasdecke ganz bedeckten, hindurchgeschickt wurde. Damit die Gesamtintensität keine Verminderung gegenüber der früheren Versuchsanordnung erfahre, infolge der vollkommenen Bedeckung mit der Gelatineplatte, wurde je eine 200kerzige Azo-Osramlampe benützt. Durch Ausspannen einer Decke aus Müllergaze im Kasten in geeigneter Höhe, wurde verhindert, daß die Raupen sich unmittelbar unter der farbigen Gelatine fixierten.

Bei der zweiten Abteilung jedes Kastens wurde durch oberseitige Bedeckung eine Herabsetzung der Lichtintensität im Vergleiche zu den Kontrollversuchen des ersten Additionsversuches bewirkt.

Als Farben kamen außer den auch beim ersten Versuche verwendeten auch Schwarz zur Anwendung, und zwar wurde bei diesem letzteren sowohl die Wirkung der Intensitätserhöhung blauer als auch der gelber Strahlen (mittelst 160kerziger Osramlampen und Vorschaltung farbiger Gelatine), ferner der Intensitätserhöhung weißen Lichtes (durch eine 160kerzige Osramlampe ohne Vorschaltung von Gelatine) geprüft. Außerdem wurde ein schwarzer Kasten unter den gewöhnlichen natürlichen Lichtbedingungen aufgestellt (zweiseitig durch diffuses Licht beleuchtet) und ein anderer oberseits bedeckt. Ein ganz verdunkeltes Schwarz mußte leider aus Mangel an Raupen aus dieser Versuchsserie ausgeschaltet werden. Doch kennen wir ja den Einfluß der Finsternis aus anderen Versuchen.

Bei dieser Versuchsanordnung wurde eine viel gleichmäßigere Beleuchtung des Kastens erzielt, nur mehr beim unteren $\frac{1}{5}$ der Wände nahm der Einfluß des addierten Lichtes ab; dagegen war der gewünschte Farbton in der ersten Versuchsreihe besser erreicht. Unserem Auge erschienen bei dem zweiten Versuche die Abteilungen hellgelb + orangegelbes Licht (durch zwei Schichten orangegelber Gelatine) mehr rötlichgelb im Vergleiche zu unserem gewöhnlichen Gelb, Gelb + grünblaues Licht (durch zwei Lagen grünblauer Gelatine) erschien grüngelb. Lila + blaues Licht (blaue Gelatine) zeigte eine wunderschöne Vertiefung zu blauviolett.

Wie beim vorigen Versuch, wurde auch diesmal das künstliche Licht

nur während des Tages verwendet. Nachstehend sind dessen Belichtungszeiten während des ganzen Versuchsverlaufs, also von der Einbringung der Raupen in die Versuchsbedingungen bis zwei Tage nach deren Verpuppung angeführt.

Belichtet:

1. Tag 4. X. ab 9^h a. m.—6^h p. m.
2. Tag 5. X. ab 6^h30 a. m.—5^h p. m.
3. Tag 6. X. ab 6^h45 a. m.—5^h p. m.
4. Tag 7. X. ab 6^h30 a. m.—5^h30 p. m.
5. Tag 8. X. ab 7^h a. m.—5^h15 p. m.
6. Tag 9. X. ab 7^h a. m.—5^h p. m.

Am Ende des Versuches wurden Intensitätsmessungen in den verschiedenen Abteilungen mittelst Schwärzung von photographischem Papier vorgenommen. Leider erlaubt uns diese Methode keine Schätzung der Gesamtintensität, sondern nur die der chemisch wirksamen Strahlen. Es zeigt daher (bei einer Exponierung von zwei Stunden um die Mittagszeit) das photographische Papier aus den Abteilungen mit Zuschaltung von gelbem Licht gar keine Schwärzung, während das aus den Abteilungen mit vorwiegendem blauen Lichte eine starke Schwärzung erfahren hat. Interessant ist die Beobachtung, daß in den bedeckten Abteilungen, Hellgelb, Gelb und Lila das Papier vollkommen ungeschwärzt blieb, während es in Schwarz, wo die Gesamtintensität ja noch mehr vermindert ist, eine deutliche Schwärzung zeigt.

Die zu diesem Versuch verwendeten Raupen entstammten, bis auf die aus Schwarz bedeckt und Schwarz unverändert, die diversen Ursprungs waren, einer Zucht.

Versuchsergebnisse.

Die Ergebnisse dieser Versuchsreihe schließen sich an die des vorigen an:

Die Erhöhung der Intensität gelber Strahlen hatte auf allen Untergrundfarben ein stärkeres Grünwerden und Verminderung des schwarzen Pigmentes, Erhöhung der Intensität blauer Strahlen hingegen eine Vertiefung des schwärzlichen Tones zur Folge.

Um zu zeigen, wie sich dieses Verhalten im einzelnen äußerte, will ich der Reihe nach die Ergebnisse bei den verschiedenen Untergrundfarben etwas ausführlicher besprechen. (Vgl. auch hierzu Tabelle C, 3).

Was die beiden Gelb betrifft, so ist bei dieser Versuchsanordnung zwar keine vollständige Umkehr ihrer Wirkungen, durch die Zuschaltung von orangegelbem Licht zu Hellgelb und von grünblauem Licht zum gesättigten Gelb erzielt worden; doch sind in ersterem grünliche Puppen, die einen Übergangstypus bilden (halbgrüne, *k*), entstanden, in letzterem ist keine einzige typische grüne vorgekommen, sondern

mittlere (*d/e*) und halbgrüne. Also hat die Zuschaltung von gelbem Licht zum hellgelben Kasten eine Annäherung zum grünen Typus durch Zunahme des Grün und Abnahme der Fleckenzeichnung bewirkt, die Zuschaltung von grünblauem Lichte zu Gelb die Entstehung der typisch grünen Puppen verhindert, durch Ausbildung der schwarzen Zeichnung; was in beiden Versuchen zu ähnlichen Puppen geführt hat.

Bei den Abteilungen mit oberseitiger Bedeckung war eine zu starke Herabsetzung der Lichtintensität durch dieselbe bewirkt worden, so daß hier die Farbeinwirkung nicht ganz zur Geltung kommen konnte, so sind in Hellgelb, oberseits bedeckt, keine hellen, etwas grünlichen, wie in den früheren Versuchen, sondern Puppen, die zwischen den mittleren und halbgrünen stehen, entstanden; also eigentlich den Puppen aus Hellgelb + orangegelbem Licht ziemlich ähnlich sind. In Gelb bedeckt sind, mit einigen Ausnahmen (Puppen, die an besser belichteten Stellen fixiert waren), keine typisch grünen entstanden. Man sieht hieraus wieder, daß eine gewisse Schwelle der Lichtintensität, bei welcher die Farben noch als solche wirken können, nicht unterschritten werden darf.

Bei Lila hatte Erhöhung der Intensität blauer Strahlen eine starke Verdunkelung der Puppen zur Folge: Wenn auch im Durchschnitt nicht alle ganz so dunkel sind, wie die weiter zu besprechenden aus Schwarz + blauem Licht, so sind sie doch in der Reihe der Versuche mit Lila (vgl. diese aus allen drei Versuchen, Tabelle C) die dunkelsten. Außer dem stärkeren Grade der Melanisierung, sind sie auch durch das Fehlen des grünlichen Tones gegenüber den anderen ausgezeichnet.

Herabsetzung der Lichtintensität durch die oberseitige Bedeckung ergab hingegen viel hellere Puppen.

In Schwarz hat die Erhöhung der Intensität blauer Strahlen die allerdunkelsten Puppen überhaupt ergeben. Es fehlt ihnen auch jede Spur eines grünen Tones.

Erhöhung der Intensität gelber Strahlen hatte nicht ganz so dunkle Puppen zur Folge. Was sie aber von den anderen auszeichnet, ist das Auftreten eines grünen Tones in der Grundfarbe. Sogar eine typisch blaugrüne Puppe ist hier entstanden.

Gleichzeitige Erhöhung beider Strahlengattungen durch weißes Licht hatte das Entstehen hellerer Puppen zur Folge.

Leider hatte diesmal der Kontrollversuch mit dem schwarzen Kasten unter den gewöhnlichen Lichtbedingungen (zweiseitige Belichtung durch diffuses Tageslicht) keine genügenden Resultate ergeben, so daß sie für die Vergleichung mit den anderen nicht verwendbar sind.

Bei Herabsetzung der Lichtintensität durch oberseitige Bedeckung entstanden durchweg dunkle Puppen (*f*), die aber heller sind, als die aus Schwarz + blauem Lichte (*g*) und mit grünlichem Ton.

Zunächst könnte es bei Betrachtung der Ergebnisse der Versuchsvariationen mit Schwarz den Anschein haben, als ob die Zunahme der Schwärzung tatsächlich mit der Intensitätsabnahme zusammenhängen würde: bei der höchsten Intensität in Schwarz + weißem Licht sind die hellsten Puppen der Schwarz-Reihe, bei abnehmender Intensität durch Vorschaltung der gelben Gelatine vor der zugeschalteten Lichtquelle, dunklere Puppen, bei noch geringerer Intensität infolge der Vorschaltung der dunkelblauen Gelatine vor der Lampe, die dunkelsten Puppen entstanden¹⁾. Bei einer weiteren Stufe der Intensitätsverminderung durch die oberseitige Bedeckung war jedenfalls das Maximum der Wirksamkeit für die Dunkelfärbung der Puppen schon überschritten, es erfolgt wieder die Aufhellung derselben, und würde bei vollkommener Finsternis (ein Versuch, der leider in dieser Reihe fehlt, dessen Ergebnisse wir aber aus anderen Versuchen kennen), eine noch weitere Aufhellung bis zum mittleren Typus ergeben. Diese Übereinstimmung würde dafür sprechen, daß eine bestimmte geringe Lichtintensität (vielleicht gerade die Intensität wie sie in Schwarz mit Zuschaltung von blauem Licht war, oder in der Nähe derselben) für das Maximum der Schwärzung bei den Puppen verantwortlich sei.

Wenden wir uns nun aber wieder den Ergebnissen bei Lila zu, so sehen wir, daß in Lila und blauem Lichte trotz Intensitätserhöhung (gegenüber dem Lila unverändert der ersten Versuche) die dunkelsten Puppen entstehen, die nur um eine Spur heller als die aus Schwarz + Blau sind: bis nun stimmt es auch mit der Intensitätsabnahme, da in Schwarz + Blau jedenfalls eine geringere Intensität als Lila + Blau herrschte; in Lila bedeckt, bei der geringsten Intensität von Lila aber entstehen viel hellere, also die hellsten Puppen der Reihe. Ist die Entstehung der dunklen Puppen auf eine Wirkung der Intensität allein zurückzuführen, so wäre zu erwarten, daß in Lila eher bei Abnahme der Lichtintensität dunklere Puppen entstehen würden, weil es sich doch dann den in Schwarz herrschenden Helligkeitsbedingungen nähert, und nicht umgekehrt bei Erhöhung der Lichtintensität durch die Zuschaltung blauer Strahlen.

Eine Wirkung der Intensität allein kann es also nicht sein, was die dunkle Färbung der Puppen in Schwarz hervorruft.

Vielmehr geht aus allen Versuchen mit Addition von gelbem und blauem Lichte hervor, daß es sich bei dem Einfluß der verschiedenen Untergrundfarben auf die Puppenfärbung nicht um Intensitätswirkungen handelt, sondern daß die Qualität des Lichtes hierbei maßgebend ist, indem eine spezifische Wirkung der sichtbaren Strahlen vor-

¹⁾ Jedoch auch nur dann, wenn wir die optische Intensität für unser Auge in Betracht ziehen; in bezug auf chemisch wirksame Strahlen herrscht in dem blaubeckten Kasten größere Helligkeit als im gelbbeckten.

handen ist, einerseits der gelben in der Unterdrückung des schwarzen und Begünstigung des grünen Farbstoffs, andererseits der blauen (und violetten) in der Förderung des schwarzen und Unterdrückung des grünen Pigmentes.

Es kann demnach nach diesen Versuchen auch für die Wirkung schwarzer Umgebung nicht die Intensität allein hierbei maßgebend sein, sondern es muß die Qualität des Lichtes auch die Wirkung des Schwarz bedingen.

5. Subtraktionsversuche.

a) Versuche über die Rolle der ultravioletten Strahlen.

(Ausschaltung durch Chininsulfat.)

Es blieb nunmehr die andere Alternative zur Erklärung der positiven Wirksamkeit schwarzer Umgebung auf die dunkle Färbung der Puppen übrig, nämlich, daß sie als Qualität, nicht aber als eine bestimmte geringe Lichtintensität wirken müsse. Die vorige Versuchsreihe konnte uns aber nicht erklären, worin diese Qualität des Schwarz eigentlich bestand, und gab uns ein neues Rätsel auf: denn wenn die blauen Strahlen es sind, die die Vermehrung des schwarzen Pigmentes verursachen, wie kommt es denn, daß gerade in Schwarz, das sich durch Abwesenheit aller sichtbaren Strahlen definieren läßt, die dunkelsten Puppen, noch dunklere als in Blau entstehen?

Wir mußten uns daher von den sichtbaren zu den für unser Auge nicht sichtbaren Strahlen des Spektrums wenden.

Wiener (1895) hatte bei der Körperfarbenphotographie gefunden, daß die ultravioletten Strahlen die für die Wiedergabe des Schwarz notwendige Schwärzung hervorbringen, und er stellte einen Versuch mit Poitevinschen farbenempfindlichen Blättchen an: es wurde heller, wenn von dem beleuchtenden unzerlegten elektrischen Licht die ultravioletten Strahlen durch eine Chininlösung zurückgehalten wurden, dagegen dunkler, wenn diese ungehindert hinzutraten. Er spricht auch die Vermutung aus, daß »die stärkere Entwicklung des dunklen Pigmentes in der Puppenhaut bei dunkler Umgebung in starkem Lichte im Vergleich zu vollkommener Dunkelheit, vielleicht mit der Wirkung der äußersten violetten und ultravioletten Strahlen zusammenhängen könne«.

Sollten also die ultravioletten Strahlen es sein, die die Wirksamkeit des Schwarz bedingen, mußten unter sonstigen gleichen Bedingungen hellere Puppen in Schwarz entstehen, wenn für Ausschaltung der ultravioletten Strahlen gesorgt würde. Dies geschah in meinen Versuchen durch Vorschalten einer Chininsulfatlösung.

Eine gesättigte Chininsulfatlösung in Wasser (1 g in 800 cm³ kalten

Wassers) erhält bei Zusatz einiger Tropfen konzentrierter Schwefelsäure (ich habe auf 15 cm³ der Lösung je einen Tropfen konzentrierte Schwefelsäure gegeben), ohne ihre Wasserhelle zu verlieren, eine schöne blaue Fluoreszenz im auffallenden Lichte und hat die Fähigkeit bekommen, die ultravioletten Strahlen zu absorbieren, wie man sich leicht mittelst photographischen Papiers überzeugen kann: dieses bleibt wenig geschwärzt unter der Chininsulfatschicht, während es sich unter einer Wanne mit Wasser von der gleichen Schichtdicke oder unter einer Glasplatte sofort schwärzt.

Derartige Versuche zur Prüfung der Rolle der ultravioletten Strahlen mittelst Vorschaltung der Chininsulfatlösung wurden in mehreren Versuchsreihen angestellt.

a) Große Kästen mit nur oberseitiger Vorschaltung.

Versuchsordnung.

Es wurden hierzu die großen prismatischen Kästen verwendet in den Farben Schwarz, Lila, Gelb und Weiß, mit oberseitiger Vorschaltung je einer Glaswanne mit einer 4 cm hohen Schicht Chininsulfatlösung vor die eine Abteilung jedes Kastens. Als Kontrolle wurde der anderen Abteilung eine Wanne mit einer ebenso hohen Wasserschicht vorgeschaltet. Von vorn drang jedoch in beide Abteilungen unvermindertes gemischtes Licht durch die Müllergazewand ein.

Versuchsergebnisse.

Dieser erste Versuch ist in bezug auf die Frage nach der Rolle der ultravioletten Strahlen auf die Puppenfärbung vollkommen ergebnislos gewesen. Die Puppen der beiden Abteilungen jedes Kastens sind vollkommen gleich in ihrer Färbung, die der bekannten Einwirkungsweise der verwendeten Farben entspricht (vgl. Tabelle D, 1), bis auf einen ganz geringen Unterschied bei den Puppen aus Gelb, die bei der Vorschaltung von Chininsulfat ein etwas blasserer Grün zeigen.

Es mußte die Versuchsordnung dahin abgeändert werden, daß für eine vollständige Ausschaltung der ultravioletten Strahlen gesorgt wurde. Dies geschah in allen folgenden Versuchen.

β) Kleine Kästchen mit einseitigem (oberseitigem) Lichtzutritt und Vorschaltung.

Versuchsordnung.

Bei diesen Versuchen wurden die verpuppungsreifen Raupen in kleine, innen mit farbigem Papier ausgekleidete, auch bei der Bestrahlung der Fermentextrakte (vgl. Prziбрам-Brecher, in diesem Heft) verwendete Holzkästchen von 25 cm Länge, 10 cm Breite, 17 cm Höhe, gegeben, in welche nur von oben Licht einfiel. Es wurden solche Kästchen 1. mit Vorschaltung einer Glaswanne mit einer 4 cm hohen Schicht

der Chininsulfatlösung, 2. mit Vorschaltung einer Glaswanne mit einer ebenso hohen Wasserschicht, 3. ohne Vorschaltung (nur mit einer dünnen Glasplatte bedeckt) aufgestellt. Als Farben wurden Schwarz, Blau und Rot mit jeder der drei Vorschaltungsarten geprüft. Ferner wurden noch als Vergleich nur je ein Kästchen mit weißer, gelber und gelbgrüner Auskleidung »ohne Vorschaltung« verwendet. Die Kästchen waren in einer Reihe nebeneinander auf einem Tisch im Oberlichtgang unter einem Oberlichte aufgestellt.

Bei einer Wiederholung des Versuches für Schwarz und Rot wurde, um einem etwaigen Einwande vorzubeugen, der Grund für das Auftreten hellerer Puppen in Schwarz bei Vorschaltung von Chininsulfat sei der einer Intensitätsverminderung durch die Vorschaltung einer so hohen Flüssigkeitsschicht, noch je ein viertes Kästchen mit einer passenden Vorschaltung, welche die darin herrschende Lichtintensität um ein Bedeutendes herabsetzen und doch nach unseren bisherigen Erfahrungen dunklere Puppen ergeben sollte, aufgestellt. Dies wurde durch Vorschalten einer blauen bzw. violetten Gelatine vor das schwarze bzw. rote Kästchen erreicht. Die uns sichtbare Lichtintensität war durch diese Vorschaltung ganz bedeutend vermindert.

Als Kontrollversuch wurde ein Kästchen in vollkommener Finsternis aufgestellt. Zu diesem Zwecke wurde ein schwarz ausgekleidetes Kästchen mit einer Kappe aus lichtundurchlässigem schwarzen (in der Photographie verwendetem) Papier und außerdem mit einem Dunkelsturz bedeckt, auf dem Tische neben die anderen Kästchen aufgestellt.

Versuchsergebnisse.

Die Ergebnisse dieser Versuche sind durchaus eindeutig: In allen Fällen sind, bei Vorschaltung von Chininsulfatlösung, also bei Ausschluß der ultravioletten Strahlen, hellere Puppen entstanden, als unter den sonst gleichen Bedingungen des uns sichtbaren Lichtes, jedoch mit ungehindertem Zutritt derselben.

Wir können hierbei eine graduelle Abnahme der schwarzen Pigmentierung parallel mit der Abnahme der ultravioletten Strahlen beobachten:

In den Kästchen »ohne Vorschaltung« sind die dunkelsten Puppen der Versuchsreihe entstanden. Entsprechend dem Einflusse der verwendeten Umgebungsfarben haben wir sehr dunkle Puppen in Schwarz (bei dem ersten Versuch war die Schwarzwirkung nicht sehr deutlich infolge einer allgemein schwachen Lichtintensität während des Versuches), dunkle, bzw. dunkle mittlere in Rot und Blau.

Bei Vorschaltung von Wasser sind die Puppen etwas heller als die »ohne Vorschaltung«, da ja auch Glas und Wasser die ultravioletten Strahlen etwas absorbieren.

Bei Vorschaltung von Chininsulfat, also bei Ausschluß der ultravioletten Strahlen, sind die Puppen am hellsten; der schwärzliche Ton in der Grundfarbe ist verschwunden, es sind helle bis mittlere Puppen, die unter diesen Versuchsbedingungen entstanden sind. Also hat das Fehlen der ultravioletten Strahlen die Puppen trotz schwarzer Umgebung und gleicher Intensität des uns sichtbaren Lichtes, hell werden lassen.

Man könnte vielleicht einwenden, daß die Vorschaltung einer so hohen Flüssigkeitsschicht eine, wenn auch geringe Lichtintensitäts-herabsetzung zur Folge hatte, und damit die Aufhebung der Schwarzwirkung in Zusammenhang bringen. Dagegen spricht aber der Versuch mit Vorschaltung farbiger Gelatine. Hier sind, trotzdem die uns sichtbare Lichtintensität ganz bedeutend vermindert war, ganz dunkle Puppen, fast ebenso dunkle wie in den Kästchen ohne Vorschaltung entstanden. Dieser Versuch bildet eigentlich eine Ergänzung zu den im vorigen Kapitel beschriebenen Additionsversuchen. Im Gegensatz zu diesen wurde hier durch die Vorschaltung von blauer bzw. violetter Gelatine ein Teil des Lichtes weggenommen und doch wirkt dies nicht wie eine Herabsetzung der Intensität in Schwarz, da eben die für die Melaninbildung wirksamen Strahlen, die blauen, violetten und ultravioletten allein übrig geblieben sind. Auffallend ist bei diesem Versuch, und zwar hauptsächlich bei Rot und violetter Gelatine, das Auftreten von einigen dunkelgrünen Puppen (*i/g*). Diese sind sowohl durch eine starke Ausbildung des grünen Farbstoffs und des diffus in der Grundfarbe verteilten schwarzen Pigments (daher der dunkelgrüne Ton derselben), nicht aber der Fleckenzeichnung oder nur geringer Ausbildung derselben ausgezeichnet, und hauptsächlich durch das Fehlen des Weiß (der Opazität) in der Grundfarbe. Ich will vorläufig von einer Erklärung dieser Erscheinung absehen, wahrscheinlich dürfte sie mit dem Fehlen eines Faktors der das Weiß in der Hülle hervorruft, zusammenhängen.

Vollkommene Finsternis hat viel hellere Puppen als die aus Schwarz und Rot ohne Vorschaltung oder mit Vorschaltung von Gelatine, ja sogar hellere als die aus Vorschaltung von Wasser ergeben. Es sind mittlere Puppen, im Grade der Melanisierung den Puppen mit Vorschaltung von Chininsulfat ähnlich. Während aber die Puppen jedes dieser Versuche untereinander die gleiche Färbung zeigen, weisen die Puppen aus der Finsternis die übliche Variabilität im Tone der Grundfarbe auf: es treten hier grünlichere, sogenannte halbgrüne, und nichtgrüne Puppen mit bräunlicher oder gelblicher Grundfarbe auf. Es scheint, als ob hier Vererbungstendenzen zum Ausdruck kommen würden, da ja in der Finsternis keine sonstige Einwirkung vorhanden ist¹⁾.

¹⁾ Versuche hierüber sind 1918 im Gange.

Ich möchte bei dieser Gelegenheit auf einen Unterschied zwischen den Puppen, die in der Finsternis entstehen, und allen am Licht entstandenen Puppentypen aufmerksam machen. Ich hatte schon früher den »wärmeren« (mehr grünlichen oder gelblichen) Ton der Grundfarbe bei den Puppen aus der Finsternis im Gegensatz zu dem kälteren (weißlichen, kreidigen) Ton der am Licht entstandenen Puppen bemerkt, jedoch diesem Unterschiede keine Bedeutung bei der Zuordnung der Typen beigemessen, da ja der Ton der Grundfarbe innerhalb desselben Puppentypus variieren kann, und die Einteilung der Typen lediglich nach dem Grade der Ausbildung des schwarzen Pigments, sowie auch des grünen Farbstoffs vorgenommen worden war. Danach gehören die Puppen aus der Finsternis ebenso wie die aus grauer oder neutraler Umgebung zu den mittleren Puppen. Erst bei dem Chininsulfatversuch, durch Vergleichen der bei Vorschaltung von Chininsulfat entstandenen Puppen, sowie auch aller anderen ganz dunklen bis hellen am Licht gebildeten Puppen mit den Puppen aus vollständiger Finsternis lernte ich das charakteristische Merkmal unterscheiden: Bei den am Licht entstandenen Puppen hat die Grundfarbe einen weißlichen kreidigen Ton, eine stärkere Opazität, und eine Stelle ist hierbei besonders ausgezeichnet; es ist dies die Querbinde zwischen Thorakal- und Abdominalhälfte, die sich sowohl bei den dunklen als auch bei den mittleren und hellen Puppen als »weißer Sattel« von der übrigen Puppe abhebt, während bei den Puppen der Finsternis eine geringere Ausbildung des Weiß in der Grundfarbe (daher das Durchschimmern des Grün aus dem Innern) vorhanden zu sein scheint, und sogar der »Sattel« verschwindet, so daß die Puppe eine uniforme Grundfärbung aufweist. Die mutmaßliche Ursache der Ausbildung von Weiß in der Hülle wird uns aber erst im nächsten Abschnitt beschäftigen.

Wenn wir von diesem Unterschiede vorläufig absehen, der in keinem Zusammenhang mit den ultravioletten Strahlen steht, da ja auch bei Ausschaltung derselben die Puppen das weißliche Aussehen und den weißen »Sattel« deutlich erkennen lassen, so können wir aus den Ergebnissen dieser Versuche ersehen, daß die positive Wirksamkeit schwarzer Umgebung auf die Dunkelfärbung der Puppen, im Gegensatz zur Finsternis, durch die ultravioletten Strahlen bedingt ist, die von schwarzer Umgebung reflektiert werden. Bei Ausschaltung derselben durch Chininsulfat entstehen auch in schwarzer Umgebung helle Puppen.

Die analogen Resultate bei Vorschaltung von Chininsulfat vor roter und blauer Umgebung läßt die Wirksamkeit der ultravioletten Strahlen auch bei diesen Umgebungen auf die Melanisierung der Puppen erkennen. Hierbei war die Aufhellung der Puppen bei Vorschaltung von Chininsulfat vor blauer Umgebung begreiflicherweise eine geringere, da ja hier auch durch die Gegenwart der blauen Strahlen,

die ungehindert hindurchgehen konnten, die Melaninbildung gefördert wurde.

Für die Beurteilung der einzelnen Versuche möchte ich noch auf die Tabelle D, 2 u. 3 verweisen. Ferner ist zur Illustration dieser Versuchsergebnisse die Taf. VIII beigegeben, welche die Puppen des zweiten der Versuche mit schwarzer Umgebung darstellt. Man sieht hierbei sehr schön den Kontrast zwischen den ganz dunklen Puppen aus Schwarz ohne Vorschaltung (obere Reihe, Mitte) und den hellen Puppen bei Vorschaltung von Chininsulfat (obere Reihe, links). Auf der anderen Seite der Puppen »ohne Vorschaltung« sind die ebenfalls viel helleren aus der Finsternis, bei welchen man auch deutlich das Fehlen des »Sattels« im Gegensatz zu den anderen wahrnehmen kann. In der unteren Reihe sieht man die ziemlich dunklen Puppen bei Vorschaltung von Wasser und die noch dunkleren bei Vorschaltung von blauer Gelatine.

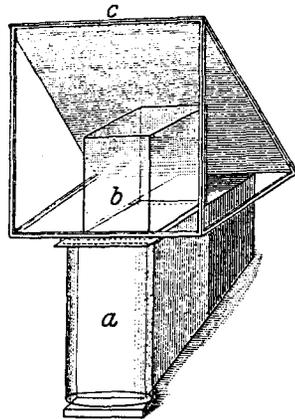
γ) Versuch mit zweiseitiger Vorschaltung von Chininsulfat.

Versuchsordnung.

Gleichzeitig mit dem vorhin beschriebenen Versuch wurde ein weiterer Versuch zur Prüfung schwarzer Umgebung aufgestellt, in welchem zwecks Erhöhung der im Kästchen herrschenden Lichtintensität und folglich auch der Wirksamkeit des Schwarz für zweiseitigen Lichtzutritt mit beiderseitiger Vorschaltung und für eine Verstärkung des reflektierten ultravioletten Lichtes durch oberseitiges Aufstellen eines schwarz überzogenen geneigten Aufsatzes gesorgt wurde.

Hierzu wurden die kleinen Kästchen mit schwarzer Auskleidung verwendet und nach Analogie mit den sonst immer verwendeten großen prismatischen Holzkästen, bei welchen das Licht sowohl von vorn als von oben einfällt, aufgestellt. Es wurde zu diesem Zwecke die offene Seite (25 × 10 cm) durch eine Glasplatte verschlossen und noch eine zweite (kleine) Seite durch einen 7½ cm breiten, 13½ cm langen Ausschnitt geöffnet und das Kästchen mit der länglichen Glaswand nach vorn und der ausgeschnittenen Seite nach oben gerichtet, aufgestellt und ein nach vorn gerichteter, schwarz ausgekleideter, geneigter Aufsatz darüber gegeben.

Die Vorschaltung bestand für vorn in einer 5½ cm breiten, 15 cm



Textabb. 2 (1/1 nat. Gr.). a Kuvette von der vorderen, b Glaswanne über der oberen Kästchenseite, c schräger, rückwärts auf ein zweites, sonst unbenütztes Kästchen aufgestützter, unten schwarzer Schirm.

langen und 25 cm hohen, mit der Chininsulfatlösung gefüllten Glasküvette, die ganz dicht vor die Glaswand gestellt wurde, und in einer Glaswanne mit 2 cm hoher Schicht der Chininsulfatlösung, zur Bedeckung der oberseitigen Öffnung (Textabb. 2).

Bei dieser Versuchsanordnung war daher trotz Intensitätserhöhung ein vollkommener Ausschluß der ultravioletten Strahlen durch die beiderseitige Vorschaltung erzielt (was durch die Prüfung mittelst photographischen Papiers erwiesen werden konnte).

Bei dem Kontrollversuch wurden eine Küvette und eine Glaswanne ohne Chininsulfatlösung (leer) vorgeschaltet.

Versuchsergebnisse.

(Vgl. hierzu auch Tabelle D, 4.)

Wenn die Wirkung des Schwarz durch die ultravioletten Strahlen noch eines weiteren Beweises bedarf, so ist er durch die Ergebnisse des letzten Versuches vollkommen erbracht. Wir hatten bei einseitiger Vorschaltung von Chininsulfat schon eine bedeutende Aufhellung der Puppen erhalten; bei zweiseitiger Vorschaltung, also stärkerem Lichte, und ebenfalls vollkommener Ausschaltung der ultravioletten Strahlen sehen wir in schwarzer Umgebung die hellsten Puppen entstehen, wie sie in Weiß vorkommen (sogar noch etwas hellere als die in diesem Jahre in Weiß vorgekommenen; vgl. Taf. VIII obere Reihe, äußerste linke Gruppe von Puppen aus Schwarz mit zweiseitiger Vorschaltung von Chininsulfat mit der äußersten rechten Gruppe von Puppen aus Weiß ohne Vorschaltung). Dagegen bei zweiseitiger Vorschaltung ohne Chininsulfat erhielten wir, an ganz analogen Stellen starkem Lichte ausgesetzt, dunkle Puppen, aber nicht ganz so dunkle, wie die aus dem vorigen Versuch ohne Vorschaltung, wohl weil trotz des zweiseitigen Lichtzutrittes durch die dreifache Glasvorschaltung, ein Teil der ultravioletten Strahlen absorbiert wurde. Sie entsprechen nach den Lichtbedingungen jedenfalls eher den Bedingungen bei oberseitiger Vorschaltung von Wasser des vorigen Versuches. Sie sind sogar etwas dunkler als diese (vgl. Taf. VIII, äußerste linke Gruppe der unteren Reihe).

Ferner ist interessant, daß die bei schwächerer Belichtung (unter den Leisten) entstandenen Puppen aus ganz analogen Stellen in beiden Kästen im Färbungsgrad einander ähnlich werden: Die aus dem Kasten ohne Chininsulfat zeigen eine Aufhellung gegenüber den anderen aus demselben Kasten, es sind mittlere Puppen, und den Puppen aus der Finsternis ähnlich (eine ist sogar ohne Sattel). Die bei Vorschaltung von Chininsulfat weniger dem Lichte ausgesetzten sind dunkler als die anderen in demselben Kasten entstandenen und erreichen ebenfalls den mittleren Typus. Es konvergieren also beide von den beiden ex-

tremen Typen, dem hellen und dunklen zu dem mittleren Typus als Wirkung der Finsternis.

In allen in diesem Kapitel besprochenen Versuchen (Chininsulfatversuchen) sehen wir überall bei Vorschaltung von Chininsulfat, also bei Abhaltung der ultravioletten Strahlen, eine Aufhellung der Puppen.

Das vollkommen einheitliche Resultat aller dieser Versuche gibt uns ganz unzweideutig Antwort auf die Frage, was die positive Wirksamkeit schwarzer Umgebung auf die Schwärzung der Puppen im Gegensatz zur Finsternis bedinge: die ultravioletten Strahlen sind es, die, von Schwarz reflektiert, die positive Wirksamkeit desselben im Gegensatz zur Finsternis bedingen.

Nun erscheint auch die größere Wirksamkeit des Schwarz bei größerer Lichtintensität (was zunächst etwas paradox schien, solange die Wirkung des Schwarz als die einer geringen Lichtintensität angesehen wurde) erklärt: es sind ja sodann auch die ultravioletten Strahlen verstärkt.

Auch das Resultat des früher angeführten Schluchtversuches erscheint uns nun verständlich; durch die Hintereinanderschaltung so vieler Glaskästchen erfolgte eine sehr rasch zunehmende Absorption der ultravioletten Strahlen, es konnten daher vom zweiten Kästchen an nur mehr hellere Puppen ähnlich denen aus der Finsternis entstehen.

Der große Unterschied zwischen der Wirkung der Finsternis und der schwarzer Umgebung, der befremdlich erschien solange man eine Intensitätswirkung vermuten mußte und der weder durch die Kontrastwirkung beim belichteten Schwarz (da die Gesichtsempfindung nach den bisher angestellten Versuchen bei der Ausfärbung der Puppen keine Rolle zu spielen scheint), noch durch die Wirkung einer bestimmten geringen Lichtintensität gegenüber der absoluten Finsternis erklärt werden konnte, erscheint nun erklärt, da ja die Finsternis durch das Fehlen jeglicher Strahlen, auch der ultravioletten, ausgezeichnet ist.

Die somit bewiesene Erklärung der positiven Wirksamkeit des Schwarz durch die ultravioletten Strahlen, läßt aber noch eine Frage offen, die auch vom physikalischen und sinnespsychologischen Standpunkte von Interesse wäre. Ist das Schwarz vor allen anderen Körperfarben dadurch ausgezeichnet, daß es alle uns sichtbaren Lichtstrahlen absorbiert, die ultravioletten Strahlen aber reflektiert?¹⁾

Oder reflektieren auch die anderen Umgebungsfarben in demselben Maße die ultravioletten Strahlen, die aber in ihrer Wirksamkeit durch das Vorhandensein von gegensinnig wirkenden Strahlen neutralisiert werden?

¹⁾ Wie mir nachträglich bekannt wurde, liegt eine physikalische positive Untersuchung vor, daß von schwarzen Flächen ultraviolette Strahlen reflektiert werden.

Vergleichende Messungen der Schwärzung von photographischem Papier bei allen Farben mit und ohne Vorschaltung von Chininsulfat müßte es erlauben, diese Frage aufzuklären, ob Schwarz die meisten ultravioletten Strahlen reflektiert.

b) Versuche über die Rolle der ultraroten Strahlen.

Wir haben nun so ziemlich die Wirkungen aller Untergrundfarben analysiert und sie auf spezifische Wirkungen einzelner Lichtstrahlengattungen zurückführen können, und haben auch somit jedem Spektralbezirk seine Wirkungsweise in der Ausfärbung der Puppen zuerkannt: Gelb und gelbreflektierende Umgebung wirken durch die gelben Strahlen ein, und zwar grünvermehrend und melaninerschöpfend, so daß grüne Puppen mit sehr geringer Melaninbildung entstehen. Blau und blaureflektierende Umgebung wirken durch die blauen Strahlen auf eine Vermehrung des dunklen Farbstoffs und Zurücktreten des Grün ein, so daß dunkle Puppen entstehen. Schwarz wirkt noch mehr schwärzend durch die chemisch wirksameren ultravioletten Strahlen. Der mittlere Typus, durch eine mittlere Grünfärbung und mittleren Melanisierungsgrad ausgezeichnet, entsteht dort, wo alle diese Faktoren in gleichem Maße einwirken, also in neutraler Umgebung, in Grau oder wo überhaupt gar kein Lichtfaktor einwirken kann, also in vollständiger Finsternis.

Es bleibt uns nur noch das Entstehen der weißen¹⁾ Puppen in weißer Umgebung zu erklären übrig und zu sehen, ob wir dafür nicht auch eine Strahlengattung verantwortlich machen können, und es bleibt uns nur noch ein Spektralbezirk, den wir bis nun hoch nicht herangezogen haben, nämlich das andere Ende des Spektrums, die ultraroten Strahlen, welche durch ihre Wärmewirkung charakterisiert sind. Es lag die Vermutung nahe, ob nicht diese eine Rolle bei der Entstehung der weißen Puppen in weißer Umgebung hätten.

Diese Annahme war durch einige Tatsachen, sowohl aus eigenen Erfahrungen, als auch durch einige Literaturangaben bezüglich der Wirkung der Wärme auf die Puppenfärbung gestützt.

1. Die gleichsinnige Veränderung der Tyrosinase in tyrosinosa-
verfärbende Tyrosinase durch die Einwirkung höherer Temperaturen,
wie auch durch die Einwirkung von weiß reflektierender Umgebung in
starkem Lichte (Tyrosinase der hellsten Puppen; vgl. Arbeit 1917),
was auf eine gleichsinnige Wirkung sowohl des Temperatur-, als auch
des Lichtfaktors beruhen könnte, sobald diese das Optimum über-

¹⁾ Das weiße Aussehen ist bedingt: 1. durch die sehr geringe Ausbildung einer nur auf einer Vorstufe stehengebliebenen Melaninbildung in der Grundfarbe, 2. durch das Verschwinden des Grün und 3. durch die starke Ausbildung von Weiß in der Hülle, was ihr das weiße opake Aussehen verleiht, besonders am »Sattel«.

schritten haben, oder aber mit einem Vorwiegen der ultraroten Strahlen in weißer Umgebung in Zusammenhang zu bringen sein könnte.

2. Die Angaben einiger Autoren:

Standfuß (1896) ließ Raupen von *Vanessa cardui* und *Vanessa urticae* sich bei Temperaturen von 40° C bzw. 37° C auf weißem Untergrund verpuppen und erhielt nahezu weiße Puppen. Dagegen hatte dieselbe Temperaturerhöhung auf Raupen, die sich unter blauen, gelben oder roten Scheiben verpuppten, keinen Einfluß: sie erhielten ihr natürliches Kolorit. Ebenso hatte auch weiße Umgebung bei Zimmertemperatur (18–23°) keine weißen Puppen zur Folge.

Gräfin Linden (1905) erhielt bei Haltung der verpuppungsreifen Raupen von *Vanessa urticae* bei erhöhter Temperatur von 32–35° C Puppen, die sich durch gänzliches Fehlen dunkler Pigmentierung auszeichneten.

Ich konnte leider bis nun keine genauen Versuche mit Haltung der verpuppungsreifen Raupen bei erhöhter Temperatur anstellen, da die konstanten Temperaturkammern der Anstalt infolge des Krieges nicht in Gang sind. Dieser noch nachzutragende Versuch hätte wohl zweifellos weiße Puppen ergeben, wodurch aber doch nicht der Beweis erbracht worden wäre, daß der in Weiß wirkende Faktor derselbe sein müßte. Vielmehr müßte die Frage beantwortet werden können, wenn für Ausschaltung des Wärmefaktors in Weiß gesorgt würde.

Dies geschah auf zweierlei Art:

a) durch Haltung der verpuppungsreifen Raupen in niedrigeren Temperaturen in weißer Umgebung.

β) Durch Ausschaltung der Wärmestrahlen mittelst Vorschaltung einer ultrarot absorbierenden Flüssigkeit.

α) Prüfung der Wirkung weißer Umgebung bei verschiedenen Temperaturen.

Versuchsordnung.

Es wurden zu diesem Zwecke je einer der weiß ausgekleideten großen Kästen mit den geeigneten Aufsätzen in folgender Weise zur Aufstellung gebracht:

Als Kontrollversuch bei gewöhnlicher Zimmertemperatur in dem Raum der jetzt nicht in Betrieb stehenden Kühlkammeranlage vor einem Fenster. Die Temperatur wurde während des ganzen Versuchsverlaufs mittelst eines Thermographen registriert. Die Temperaturkurve zeigt die Minima über 10°, die Maxima über 20°, und zwar so, daß eine mittlere Tagestemperatur von 15° daraus resultiert.

In niedrigerer Temperatur, auf dasselbe Fenster, aber außerhalb des Gebäudes. Die Temperaturkurve zeigt hier die Minima unter 10°, ungefähr bei 2°, also fast bei 0° und die Maxima bei 20°, was eine

mittlere Tagestemperatur von 10° , also eine um 5° niedrigere als die im Zimmer, ergibt.

Beide Kulturen genossen dasselbe Tageslicht, das von Osten einfiel.

Versuchsergebnisse.

Wenn man die Puppen aus beiden Versuchsbedingungen nebeneinander betrachtet (vgl. hierzu auch Tabelle D, 6), so sind alle jedenfalls helle Puppen, doch erscheinen die im Zimmer verpuppten opaker, weißlicher, machen also eigentlich einen etwas helleren Eindruck, und zeigen kaum eine Spur grünen Tones. Der weiße »Sattel« in der Mitte hebt sich sehr deutlich ab. Die bei der niedrigeren Temperatur entstandenen Puppen zeigen einen etwas grünlicheren Ton der Grundfarbe: es fehlt ihnen das Weiß, was sich besonders im Verschwinden des »Sattels« kundgibt, ähnlich wie bei den Puppen aus der Finsternis.

β) Versuch mit Ausschluß der ultraroten Strahlen.

Versuchsordnung.

Als ultrarot absorbierendes Medium wurde eine Lösung von je einem Tropfen Rhodankalium und Eisenvitriol auf 100 cm^3 Wasser verwendet. Diese Flüssigkeit hat eine schwach gelbliche Färbung.

Die Versuchsordnung war ganz analog wie bei den Versuchen mit Ausschluß der ultravioletten Strahlen: es wurden die kleinen Kästchen mit nur oberseitigem Lichtzutritt verwendet und je eine Wanne mit einer 3 cm hohen Schicht der Eisenvitriol-Rhodankaliumlösung vorgeschaltet.

Als Farben wurden hierbei Weiß, Rot und Schwarz geprüft.

Versuchsergebnisse (vgl. Tabelle D, 5.).

Die Ausschaltung der ultraroten Strahlen hatte bei Weiß denselben Effekt wie die Herabsetzung der Temperatur, indem auch hier die Puppen grünlicher im Ton als die ohne Vorschaltung sind. Die eine (Taf. VIII, untere Reihe, letzte Puppe rechts) zeigt das Verschwinden des Sattels besonders deutlich. Sie ist den Puppen aus der Finsternis ähnlich, nur etwas heller als diese.

Es haben also beide Versuche mit Ausschluß der Wärmestrahlen in Weiß genau dieselben Unterschiede im Vergleiche zu dem Weiß ohne Ausschluß derselben ergeben, nämlich den grünlichen Ton, also ein weniger weißliches Aussehen und das Verschwinden des weißen Sattels.

Was die anderen Farben (Rot und Schwarz) betrifft, so hat die Vorschaltung der Eisenvitriol-Rhodankaliumlösung dunkle Puppen ergeben, wie bei der Vorschaltung von Wasser, also scheinen die ultraroten Strahlen jedenfalls keine besondere Wirkung auf die Schwärzung der Puppen hervorzurufen. Erwähnenswert ist wieder das Verschwinden

des weißen »Sattels«, was besonders bei einigen sehr deutlich zu bemerken ist (vgl. Taf. VIII).

Bei allen Versuchen mit Ausschluß der Wärmestrahlen sind die Puppen durch einen lebhafteren, weniger weißen Ton und durch das Fehlen des weißen »Sattels« ausgezeichnet.

Leider stand beim Anstellen aller dieser Versuchsreihen zur Prüfung der Rolle der ultraroten Strahlen auf die Puppenfärbung nur mehr sehr wenig Raupenmaterial zur Verfügung, so daß die Versuche nicht mehr wiederholt werden konnten und die angeführten Ergebnisse nur ein geringes Vergleichsmaterial als Basis hatten. Es ist noch die Aufgabe weiterer Untersuchungen, diese Frage ganz zu entscheiden, wie weit die ultraroten Strahlen eine Rolle bei der Entstehung der weißen Puppen in weißer Umgebung hätten. Die aus den bisherigen Versuchen sich ergebenden Unterschiede sind noch nicht deutlich genug, um etwas Sicheres darüber sagen zu können, sie lassen sich aber immerhin mit einigem Vorbehalt dahin deuten, daß vielleicht die ultraroten Strahlen es sind, die das Weiß in der Grundfarbe bedingen. Denn da, wo sie fehlen, also bei dem Versuch mit Weiß bei niedrigerer Temperatur, sowie auch bei Vorschaltung der ultrarot absorbierenden Flüssigkeit tritt das Weiß in der Grundfarbe nicht auf, auch nicht im mittleren Teil (»Sattel«), der hierin immer bevorzugt ist. Das Fehlen jeglicher Strahlen in der Finsternis, also auch der ultraroten, würde sodann auch den früher erwähnten Unterschied zwischen den Puppen aus der Finsternis und aller am Licht entstandenen Puppen, außer denjenigen mit Ausschaltung der ultraroten Strahlen, erklären. Bei der Wirkung weißer Umgebung wäre das Überwiegen der ultraroten Strahlen für die Entstehung der hellsten Puppen verantwortlich zu machen. Hier kommt ja außer dem Weiß in der Grundfarbe noch die sehr geringe Ausbildung des Melanins, das nur auf einer Vorstufe stehen geblieben ist (gelblichrosa) noch hinzu, was nach den Erfahrungen jedenfalls mit der Wärme zusammenhängen kann, ferner das Ausbleichen des Grün infolge des starken Lichtes, vielleicht aber auch als Folge der Wirkung der ultraroten Strahlen.

Im übrigen finden die Ergebnisse dieser Versuche eine Bestätigung:

Dürken (1917) hat in den vor zwei Jahren gleichzeitig mit mir angestellten Versuchen über die Färbung der Kohlweißlingspuppen auch den Temperaturfaktor geprüft, indem er Parallelversuche im Zimmer und außerhalb des Zimmers im Herbst aufstellte. Seine Temperaturkurve zeigt ähnliche Unterschiede wie unsere: bei der Zimmer-temperaturkurve ist die mittlere Tagestemperatur ungefähr bei 15°, außerhalb des Zimmers bei 10°, woraus sich ein Unterschied der beiden Temperaturen von ebenfalls 5° ergibt. In Weiß erhielt er bei Aufzucht

im Zimmer als »Hauptvariante« seine Färbungsklasse *b*, die wohl unsere hellen (*b*) Puppen darstellt und bei Aufzucht im Freien die Hauptvariante in seiner Färbungsklasse *c*. Das sind helle Puppen mit Zunahme des Grün. Also hatte er ganz dieselben Resultate wie ich.

Dürken selbst schließt aus diesen Ergebnissen, daß der Temperaturfaktor keinen Unterschied mache: er zieht die Resultate der beiden Versuche zusammen und nimmt als Variationsbreite für die Weißkultur die Klasse *a* bis *d* an, mit der Hauptvariante in *b*. Nun kommt aber tatsächlich die Klasse *b* bei seinem Versuch mit Weiß im Freien überhaupt nicht vor.

6. Positive Wirkung der unsichtbaren Strahlen.

(Wiederholung des Spektralversuches.)

Schließlich möchte ich noch Versuche anführen, die die positive Wirkung der unsichtbaren Strahlen direkt durch ihre Einwirkung zeigen. Es sind dies Spektralversuche, wie ich sie bereits im ersten Teil der Arbeit (1917, S. 122) angestellt und beschrieben habe (siehe daselbst Versuchsanordnung), die im vorigen Jahre wiederholt wurden.

In dem mittelst einer 1000kerzigen Bogenlampe durch ein Prisma in der Dunkelkammer entworfenen Spektrum, wurden Raupen sich verpuppen gelassen, wobei kleine Kästchen entsprechend den acht Spektralbezirken, als Raupenbehälter dienten. Es wurden zwei Kästchenreihen übereinander aufgestellt. Was das Ultrarot betrifft, so war es bei dieser Versuchsanordnung gar nicht möglich, daß die ultraroten Strahlen in die ganze Breite des letzten Kästchens fielen, es dürfte vielmehr hier nur eine Wirkung der Finsternis anzunehmen sein, so daß eigentlich diese Versuche von den unsichtbaren Strahlen nur die direkte Wirkung der ultravioletten zeigen können.

Versuchsergebnisse.

Die Ergebnisse dieses Versuches sind in der Tabelle E ersichtlich. Die obere Kästchenreihe ist vollständig bis auf das Fehlen von Ultrarot, wo aus obenerwähnten Gründen keine Raupen hineingegeben worden waren.

Dieser Versuch hat genau dasselbe ergeben, wie die Spektralversuche des ersten Jahres:

Man kann hierbei direkt die positive Wirkung der ultravioletten Strahlen sehen, indem die allerdunkelsten Puppen in Ultraviolet entstanden; sie stimmen in der Färbung mit den Puppen aus dem schwarzen Kasten überein.

Von da an stufenweise Aufhellung bei Violett und Blau, die aber noch immer dunkel sind, Grün hat gar keine besondere Wirkung, nur

daß sie schon etwas grünlich sind, dagegen ergab Gelb die grünen Puppen, von da werden sie wieder dunkler in Orange und Rot, sie sind aber auch grünlich in der Grundfarbe (in Orange kommen neben mittleren, die für Orange charakteristischen typisch blaugrünen vor), wogegen die aus Violett und Ultraviolett keine Spur von Grün aufweisen.

Wir sehen also auch aus den Spektralversuchen die spezifische Wirkung von Gelb einerseits, in der Erzeugung grüner Puppen mit wenig schwarzem Pigment, und des blauen, violetten und ultravioletten Spektralendes andererseits, in der Unterdrückung der grünen Färbung und in der Förderung des schwarzen Pigmentes.

7. Faktorenschema.

Alle bisherigen Versuche haben ergeben, daß die verschiedenen Umgebungsfarben durch die von ihnen reflektierten Lichtstrahlengattungen die Färbung der Kohlweißlingspuppen bedingen.

Die Intensität des Lichtes spielt hierbei nur insofern eine Rolle, als eine gewisse Schwelle nicht unterschritten werden darf, weil dann die wirksamen Strahlen nicht genügend vorhanden sind, um die charakteristische Wirkung hervorzurufen.

Die durchgeführte Analyse der Strahlenwirkungen auf die Färbung der Kohlweißlingspuppe gestattet uns nun jeden der Faktoren, die die Färbung der Puppe zusammensetzen, in kausalen Zusammenhang mit einem der Lichtfaktoren zu bringen.

Die Färbung der Kohlweißlingspuppe wird hervorgerufen durch die Ausbildung, die Menge und Verteilung folgender Faktoren, die ihr das für jeden Typus charakteristische Aussehen verleihen:

I. Die Verteilung der Grundfarbe.

I₀. Die Grundfarbe ist uniform über der ganzen Puppe verbreitet.
(Puppen aus der Finsternis und die ohne Ultrarot.)

I₁. Die Färbung auf der vorderen Hälfte ist gegenüber dem mittleren und hinteren Teile verschieden ausgebildet, die heller (weißlicher) und opaker erscheinen.

(Halbgrüne Puppen kommen vor in der Finsternis, in Grün und in Rot mit Vorschaltung der violetten Gelatine.)

I₂. Die Grundfarbe ist sowohl auf der vorderen, wie auf der hinteren Hälfte die gleiche und erscheint im mittleren Teil durch das Hervortreten eines weißen »Sattels« unterbrochen.

(Alle am Lichte verpuppten, ausgenommen die ohne Ultrarot.)

II. Die Ausbildung der Fleckenzeichnung.

II₀. Die Fleckenzeichnung ist fast gar nicht vorhanden.

(Grüne Puppen — Einfluß der gelben Strahlen.)

- II₁. Eine mittlere Ausbildung der Fleckenzeichnung.
(Dadurch sind ausgezeichnet die hellen, mittleren und die erste Stufe der dunklen Puppen, also alle bis auf die grünen; — entstehen auf allen Untergrundfarben bis auf Gelb.)
- II₂. Die Fleckenzeichnung erscheint verstärkt.
(Ganz dunkle Puppen, hervorgerufen durch blaue, violette und ultraviolette Strahlen.)
- III. Die Menge des in der Grundfarbe vorhandenen schwarzen Pigments, welche den helleren oder dunkleren Ton der Grundfarbe bedingt.
- III₀. Es ist bei Betrachtung mit freiem Auge nicht vorhanden; bei Betrachtung im Mikroskop nur im Umkreise der Porenkanälchen ausgebildet, und zwar:
in einer hellgelblichen oder bräunlichen Vorstufe
(bei den hellsten Puppen — Wirkung der weißen, roten und darin wirksam der ultraroten Strahlen);
oder dunkelbraun
(bei den grünen Puppen — Unterdrückung des Pigments durch die gelben Strahlen).
- III₁. Die Zunahme des schwarzen Pigments in der Grundfarbe läßt dieselbe grünlichgrau bis grau erscheinen.
(Mittlere Puppen — bei gleichmäßiger Einwirkung aller Faktoren, Grau, neutrale Umgebung oder Fehlen jeder Einwirkung, Finsternis.)
- III₂. Das schwarze Pigment bedeckt die Grundfarbe ganz, bis auf den weißen »Sattel«, so daß dieselbe ganz dunkelgrau, fast schwarz erscheint.
(Ganz dunkle Puppen in Schwarz — Wirkung der blauen, violetten und hauptsächlich der ultravioletten Strahlen.)
- IV. Die Ausbildung oder das Hervortreten des Grün in der Grundfarbe.
- IV₀. Die Grundfarbe ist nicht Grün, sondern eher rötlich oder bräunlich. Dies kommt sporadisch vor, aber auch bei den ganz dunklen Puppen ist das Grün ebenfalls ganz verdeckt oder verschwunden.
(Wirkung von blauen und ultravioletten Strahlen.)
- IV₁. Die Grundfarbe hat eine weißgrünliche Färbung.
(Fast alle Puppen von den hellsten bis zu den dunklen mit Ausnahme der in die obere Kategorie gehörenden.)
- IV₂. Ausbildung einer lebhaft grünen Grundfarbe (die meist mit Mangel an schwarzem Pigment und Durchsichtigkeit Hand in Hand geht).
(Grüne Puppen — Wirkung der gelben Strahlen.)

V. Die Ausbildung von Weiß in der Grundfarbe, die derselben ein undurchsichtiges kreidiges Aussehen verleiht, dessen Natur noch nicht untersucht ist.

V₀. Es ist kein Weiß in der Hülle ausgebildet (bis auf den »Sattel«), sie erscheint durchsichtig und das Grün tritt hervor.

(Bei den grünen Puppen — Wirkung der gelben Strahlen.)

V₁. Das Weiß ist im vorderen Teil wenig oder gar nicht ausgebildet, dieser Teil erscheint grün und durchsichtig, der Sattel und der untere Teil haben ein weißes oder gelblich opakes Aussehen.

(Puppen in stark belichtetem gelben Kasten, wo zum Gelb auch die Wirkung des weißen Lichtes hinzukommt, oder halbgrüne Puppen, die dort entstehen, wo einerseits gelbe Strahlen, andererseits Weiß einwirkt, z. B. in grüner Umgebung. Aber auch in Finsternis, vielleicht als erblich überlieferte Variante.) Oder die ganze Puppe läßt keinen weißlichen Ton erkennen, wobei sie aber durch diffuses Pigment mehr undurchsichtig erscheint. Diese Puppen haben einen wärmeren, grünlicheren oder gelblicheren Ton als die folgenden. (Puppen aus der Finsternis und ohne Ultrarot.)

V₂. Die ganze Puppe hat ein weißliches opakes Aussehen.

(Alle Puppen am Lichte, mit Ausnahme der oben bereits angeführten, typisch aber für die ganz weißen. — Wirkung der ultraroten Strahlen.)

Wenn wir also die positiven Wirkungen der Strahlen zusammenfassen, so ist:

1. das Weiß in der Grundfarbe, d. h. die Faktoren I und V, durch die ultraroten Strahlen;

2. die Ausbildung des dunklen Pigments, also der Faktoren II und III, durch die blauen, violetten, vorzüglich aber die ultravioletten Strahlen; und

3. die Verhinderung der Ausbildung des dunklen Pigments und das Hervortreten des Grün wahrscheinlich auch Vermehrung desselben (vgl. 1917, S. 164), also Faktor IV durch die gelben Strahlen bedingt.

Wir können also nach den Ergebnissen unserer Analyse direkt jeden Färbungsfaktor auf die Einwirkung einer bestimmten Strahlengattung zurückführen und die Variabilität der Färbung und die Entstehung des einen oder des anderen Färbungstypus, je nach dem gegenseitigen Verhältnis der Strahlenkomponenten des Lichtes in der influenzierenden Umgebungsfarbe erklären.

Wenn wir hierbei der Reihe nach die Spektralfarben betrachten, so ist:

vielleicht Ultrarot für das Weiß in der Grundfarbe verantwortlich zu machen.

Rot hat keinen besonderen Einfluß. Es wirken hier einerseits die ultravioletten auf die Ausbildung des dunklen Farbstoffs, andererseits die gelben auf die Ausbildung des Grün ein. (Grünliche dunkle Puppen.)

Orange. Hier wirken die gelben Strahlen auf die Förderung des Grün ein, es herrscht aber auch eine geringe Intensität der Weißvalenz, so daß kein Weiß ausgebildet wird, daher das Entstehen blaugrüner Puppen. Andererseits ergibt die geringe Intensität ohne Einwirkung der gelben Strahlen die mittleren Puppen.

Gelb verhindert die Melaninausbildung und begünstigt die Ausbildung des grünen Farbstoffs — grüne Puppen. Andererseits herrscht auch hier die größte Intensität der Weißvalenz, daher das Auftreten auch von weißen Exemplaren.

Gelbgrün wirkt ganz ähnlich wie Orange.

Bläulichgrün hat keine spezifische Wirkung. Ein Zusammenwirken von gelben und blauen Strahlen ergibt hier grünliche und mittlere Puppen und

Blau, Violett und besonders Ultraviolett wirken auf die Ausbildung des dunklen und die Unterdrückung des grünen Farbstoffs ein.

Daraus ergibt sich die Wirkung der einzelnen Umgebungsfarben: es wirkt Weiß durch die ultraroten Strahlen auf die Weißfärbung der Puppen ein. Das muß noch weitere Versuche bestätigt werden.

Gelb und die gelbreflektierenden Flächen durch das Überwiegen der gelben Strahlen auf die Entstehung von grünen (grünlichen) Puppen, Blau und blaureflektierende auf die Entstehung von nicht grünen, also mittleren bis dunklen Puppen.

Schwarz durch die Reflexion ultravioletter Strahlen auf die starke Schwärzung der Puppen ein;

während Grau, wo alle Lichtfaktoren gleich wirken, und Finsternis, wo gar kein Licht wirkt, eine gleiche Ausbildung aller Farbfaktoren bedingen. Bei Finsternis bedingt das Fehlen der ultraroten Strahlen die uniforme Ausfärbung ohne »Sattel« und den lebhafteren grünlicheren Ton. Überdies ist auch hier eine größere Variabilität in der Grundfarbe vorhanden, was vielleicht auf Rechnung von Vererbungstendenzen zu setzen wäre, die in der Finsternis, wo alle beeinflussbaren Lichtfaktoren fehlen, zum Ausdruck kommen würden. Doch ist diese Frage erst in Untersuchung begriffen.

Die Frage, wie diese Färbungen durch den Einfluß der verschiedenen Strahlengattungen in der Puppe zustande kommen, was für Prozesse unter deren Einflüsse in der Raupe (Puppe) erfolgen, die schließlich zu einer gewissen Übereinstimmung mit der Umgebung führt, und wie diese Einwirkung gerade in der Periode knapp vor der Verpuppung erfolgen kann, wird der Gegenstand eines nächsten, die photochemischen Prozesse in der Raupe und Puppe behandelnden Teiles, sein.

8. Zusammenfassung.

1. Schwarze Umgebung bringt viel dunklere Puppen hervor als vollständige Finsternis.

2. Erhöhung der Lichtintensität erhöht die Wirksamkeit schwarzer Umgebung.

3. Diese positive Wirksamkeit schwarzer Umgebung im Gegensatz zur Finsternis, kann nicht als eine Kontrastwirkung erklärt werden, da der Einfluß der Umgebungsfarben auf die verpuppungsreifen Raupen unabhängig von der Gesichtsempfindung zu sein scheint: es traten die für die verschiedenen Untergrundfarben charakteristischen Farbentypen der Puppen auch dann auf, wenn die Augen der verpuppungsreifen Raupen mit schwarzem Lack überstrichen worden waren.

Das Ausschalten der Augen hingegen durch elektrokaustische Blendung hebt die Wirkung der Farben auf: es treten in allen Farben Puppen auf, wie sie für die Finsternis charakteristisch sind. Doch ist die Frage, welche Rolle die Gegenwart des Auges für die Ausfärbung der Puppe spiele, noch nicht ganz aufgeklärt.

4. Die Wirkung des Schwarz kann aber auch nicht die einer bestimmten geringen Lichtintensität sein, da Erhöhung der Intensität gelber Strahlen auf jedem Hintergrund ein stärkeres Grünwerden und Verminderung des schwarzen Pigments, Erhöhung der Intensität blauer Strahlen hingegen eine Vermehrung des schwarzen Pigments hervorbrachte. Es muß also die Qualität des Lichtes für die Ausfärbung der Puppen maßgebend sein.

5. Es sind die ultravioletten Strahlen, die, von schwarzer Umgebung reflektiert, die positive Wirksamkeit des Schwarz im Gegensatz zur Finsternis bedingen: Bei Ausschaltung derselben entstanden in Schwarz helle Puppen.

6. Es läge nahe anzunehmen, ist aber noch nicht genügend erwiesen, daß das andere Ende des Spektrums, die ultraroten Strahlen, eine Rolle bei der Entstehung der weißen Puppen in weißer Umgebung hätten.

7. Die positive Wirksamkeit der unsichtbaren ultravioletten Strahlen auf die Puppen konnte auch durch die direkte Einwirkung derselben unter Ausschaltung der sichtbaren Strahlen im Spektrum erwiesen werden.

Schließlich sei es mir gestattet, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor Dr. Hans Przibram für die gütige Unterstützung und Förderung bei der Arbeit meinen wärmsten Dank auszusprechen.

9. Verzeichnis der Tabellen.

- Tabelle A. Maximalwirkung des Schwarz. (Schluchtversuch mit schwarzer Auskleidung.)
- » B. Lackierungs- und Exstirpierungsversuche.
 - » C. Additionsversuche. (Gelbe und blaue Beleuchtung.)
 - » D. Subtraktionsversuche: Ergebnisse der Versuche zur Prüfung der Rolle der unsichtbaren Strahlen Ultraviolett und Ultrarot durch Ausschaltung derselben.
 - » E. Direkte positive Wirkung der unsichtbaren Strahlen. (Wiederholung des Spektralversuchs.)
-

	22. VIII.		Finsternis	normal lackiert geblendet	J	je 12	6	2	4	1*		2
	>	>			J	12	12		8			1
	>	>			J	ϕ	ϕ					1
2. Vers.	27. VIII. bis 3. IX.	>	Gelb sehr vorgeschr. Raupen (rot defäkirend)	geblendet geblendet	I II	5 5	1 ϕ		1			
	>	>	Gelb noch nicht ganz verpupungsreif (grün defäk.)	normal geblendet normal geblendet	I II	5 5	2 ϕ				1	1
	>	>	Weiß noch nicht ganz verpupungsreif (grün defäk.)	normal geblendet normal geblendet	I II	5 5	1 1	4 eine etwas grünlich				1 aber opak
	>	>	Finsternis noch nicht ganz verpupungsreif (grün defäk.)	normal geblendet normal geblendet	I II	5 5	5 3		2	1*		2
	>	>				4	2	3	1			1
3. Vers.	1.-7. IX.	>	Gelb Weiß	einseitig (rechtsseitig) geblendet	II	je 5	1 ϕ				1	

* Ohne Sattel.

10. Literaturverzeichnis.

- Bauer, Viktor, Über einen objektiven Nachweis des Simultankontrastes bei Tieren. Zentralblatt f. Physiologie. XIX. 453. 1905.
- Brecher, Leonore, Die Puppenfärbungen des Kohlweißlings, *Pieris brassicae* L., I.—III. Teil. Arch. f. Entw.-Mech. der Organismen. XLIII. 88. 1917.
- Dürken, Bernhard, Über die Wirkung verschiedenfarbiger Umgebung auf die Variation von Schmetterlingspuppen. Versuche an *Pieris brassicae*. Zeitschr. f. wissensch. Zool. CXVI. 587. 1916.
- v. Frisch, Karl, Beiträge zur Physiologie der Pigmentzellen in der Fischhaut. Pflügers Archiv f. Physiologie. CXXXVIII. 319. 1911.
- und Kupelwieser, Hans, Über den Einfluß der Lichtfarbe auf die phototaktischen Reaktionen niederer Krebse. Biol. Zentralblatt. XXXIII. 517. 1913.
- Keeble and Gamble, The colour-physiology of higher Crustacea. Philosophical Transactions of the royal Society of London. Series B. Vol. 196. 295. 1904.
- v. Linden, Gräfin, Die gelben und roten Farbstoffe der Vanessen. Biologisches Zentralblatt. XXIII. 774. 1903.
- Physiologische Untersuchungen an Schmetterlingen. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie. LXXXII. 411. 1905.
- Ostwald, Wo., Über die Lichtempfindlichkeit tierischer Oxydasen und über die Beziehungen dieser Eigenschaft zu den Erscheinungen des tierischen Phototropismus. Biochemische Zeitschr. X. 1. 1908.
- Poulton, E. B., An enquiry into the cause and extent of a special colour-relation between certain exposed Lepidopterous pupae and the surfaces which immediately surround them. Philosophical Transaction. CLXXVIII. 311. 1887.
- Przibram, H., und Brecher, L., Ursachen tierischer Farbleidung. 1. Vorversuche an Extrakten. Arch. f. Entw.-Mech. XLV. 83. 1919.
- Standfuß, M., Handbuch der paläarktischen Großschmetterlinge. II. Aufl. Jena 1896.
- Stobbe, H., Phototropie-Erscheinungen bei Fulgiden und anderen Stoffen. Liebigs Annalen der Chemie. CCCLIX. 1. 1908.
- Wiener, O., Farbenphotographie durch Körperfarben und mechanische Farbenanpassung in der Natur. Annalen der Physik und Chemie, Neue Folge. LV. 225. 1895.

11. Verzeichnis der Tafeln.

Tafel VII.

Kolorierte orthochrome Photographie.

Puppen aus dem Lackierungs- und Exstirpierungsversuch¹⁾.

Die erste Kolonne stellt die Puppen aus Raupen ohne Eingriff ins Auge dar.

Die zweite Kolonne Puppen aus Raupen, denen die Augen lackiert worden waren.

Die dritte Kolonne stellt die Puppen aus Raupen, die mittels Elektrokaustors total geblendet worden waren, dar.

In je einer Horizontalreihe sind die Puppen aus derselben, durch die darüber befindliche Farbmarke bezeichnete, Umgebungsfarbe dargestellt.

1. Reihe: Puppen auf weißem Untergrund verpuppt.
2. Reihe: Puppen auf grauem Untergrund verpuppt.
3. Reihe: Puppen auf gelbem Untergrund verpuppt.
4. Reihe: Puppen auf schwarzem Untergrund verpuppt.
5. Reihe: Puppen in vollkommener Finsternis verpuppt.

Tafel VIII.

Kolorierte orthochrome Photographie.

Puppen aus den Versuchen zur Prüfung der Rolle der unsichtbaren Strahlen: der ultravioletten und ultraroten in schwarzer und weißer Umgebung auf die Puppenfärbung (Subtraktionsversuche).

Die Tafel stellt die Puppen eines Versuches mit Schwarz mit verschiedenen Vorschaltungen (zweiter Chininsulfatversuch mit oberseitiger Vorschaltung, und Versuch mit zweiseitiger Vorschaltung) und Weiß dar¹⁾.

In der oberen Reihe von links nach rechts:

1. Gruppe: zwei hellste Puppen aus Schwarz mit zweiseitiger Vorschaltung von Chininsulfat.
2. Gruppe: fünf helle bis mittlere Puppen aus Schwarz mit oberseitiger Vorschaltung von Chininsulfat.
3. Gruppe: fünf sehr dunkle Puppen aus Schwarz ohne Vorschaltung.
4. Gruppe: fünf mittlere Puppen aus der Finsternis. (Man kann das Fehlen des Sattels bemerken.)
5. Gruppe: zwei hellste Puppen aus Weiß, ohne Vorschaltung.

Untere Reihe:

1. Gruppe: zwei dunkle Puppen aus Schwarz mit zweiseitiger Vorschaltung von Glaswannen.
2. Gruppe: fünf dunkle Puppen aus Schwarz mit oberseitiger Vorschaltung von Wasser.

¹⁾ Die aus den lebenden Puppen bestehenden Originalvorlagen für diese Photographien wurden in der Weise hergestellt, daß die Puppen nach Analogie ihrer natürlichen Anheftungsart mittelst eines Seidenfadens auf einer weißen Kartonunterlage aufgezogen wurden.

In derselben Form, wie die beigegebenen Reproduktionen Taf. VII und VIII sie darstellen, wurden die auf zwei Kartonstücken aufgezogenen lebenden Puppen in der zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien am 14. Dezember 1917 demonstriert. [Vgl. Abhandlungen der zoologisch-botanischen Gesellschaft Wien. 68. Bd. S. (8). 1918. Bericht der Sektion für Zoologie.]

3. Gruppe: fünf dunkle Puppen aus Schwarz mit Vorschaltung blauer Gelatineplatte.
4. Gruppe: fünf dunkle Puppen aus Schwarz mit Vorschaltung von Eisenvitriol-Rhodankalium.
5. Gruppe: zwei helle Puppen aus Weiß mit Vorschaltung von Eisenvitriol-Rhodankalium.

Tafel IX.

Nach der Natur gemalte Puppenfarbtypen, wie sie in den verschiedenen Versuchen aufgetreten sind.

Die Bezeichnung derselben ist zweierlei: 1. die Bezeichnung mit Buchstaben, die sich auf die im ersten Teil der Arbeit (1917) beschriebenen Puppenfarbtypen bezieht, wie sie auch in den Tabellen der vorliegenden Arbeit angegeben werden, und 2. die Bezeichnung jedes Puppenfarbtypus mittels fünf Ziffern, nach dem Grad der Ausbildung der fünf Faktoren, die ihre Färbung bedingen, wie in den Schlußfolgerungen auseinandergesetzt wurde.

- Abb. 1. *Aa* hellste Puppe, $\begin{matrix} \text{I II III IV V} \\ 2 \ 1 \ 0 \ 1 \ 2 \end{matrix}$, aus Weiß.
- Abb. 2. *Aa* hellste Puppe, $\begin{matrix} \text{I II III IV V} \\ 2 \ 1 \ 0 \ 1 \ 2 \end{matrix}$, aus Schwarz mit zweiseitiger Vorschaltung von Chininsulfat. (Auf Taf. VIII¹⁾ ist es die zweite Puppe der entsprechenden Gruppe.) (Der Sattel müßte etwas mehr hervortreten.) (Die Grundfarbe erscheint auch zu grünlich, die Puppe war in der Tat dem in Fig. 1 dargestellten Typus ganz ähnlich.)
- Abb. 3. *Ab* helle Puppe, $\begin{matrix} \text{I II III IV V} \\ 2 \ 1 \ (0-1) \ 1 \ 2 \end{matrix}$, aus Schwarz mit oberseitiger Vorschaltung von Chininsulfat. (Auf Taf. VIII, 1. Puppe dieser Gruppe.)
- Abb. 4. *A \bar{b} ** helle Puppe, $\begin{matrix} \text{I II III IV V} \\ 0 \ 1 \ (0-1) \ 1 \ 1 \end{matrix}$, aus Weiß mit Vorschaltung von Rhodankalium-Eisenvitriol. Es ist hierbei der lebhaftere grünlichere Ton zu bemerken, ferner, daß der »Sattel« gar nicht hervortritt, ähnlich wie bei Puppen aus der Finsternis. (Die Puppe ist etwas zu dunkel ausgefallen, in Wirklichkeit war sie etwas heller.) (Auf Taf. VIII ist es die zweite Puppe dieser Gruppe.)
- Abb. 5. *Ac* helle Puppe mit geringerer Fleckenzeichnung, $\begin{matrix} \text{I II III IV V} \\ 2 \ 0 \ 0 \ 1 \ 2 \end{matrix}$, aus Schwarz, Schluchtversuch Kästchen Nr. 2. Diese Puppe bildet einen Übergang zwischen gelbgünen und hellen durch das Opakwerden der Hülle. Die Thorakalhälfte ist grünlich. Dieser Typus hat nur eine schwache Pigmentierung.
- Abb. 6. *Bc/d*, Übergang zu dem mittleren Typus, $\begin{matrix} \text{I II III IV V} \\ 0 \ 1 \ 1 \ 0 \ 2 \end{matrix}$, Puppe aus vollkommener Finsternis. (Taf. VIII, erste Puppe links der entsprechenden Gruppe.)
- Abb. 7. *Bc/d**, Übergang zum mittleren Typus, mit verschwindendem Sattel, $\begin{matrix} \text{I II III IV V} \\ 0 \ (1-0) \ 1 \ 1 \ 2 \end{matrix}$, geblendete Puppe aus vollkommener Finsternis. (Taf. VII, erste Puppe von links.)

¹⁾ Die Puppen, die als Vorlage gedient hatten, sind auch auf den anderen Tafeln dargestellt, daher wird hier darauf verwiesen.

- Abb. 8. *Bd*, mittlere Puppe, $\begin{matrix} \text{I II III IV V} \\ 2 \ 1 \ 1 \ 1 \ 2 \end{matrix}$, aus Grau. (Taf. VII, dritte Puppe.)
- Abb. 9. *Bd**, mittlere Puppe ohne Sattel, $\begin{matrix} \text{I II III IV V} \\ 0 \ 1 \ 1 \ 0 \ 2 \end{matrix}$, aus der Finsternis. (Taf. VII, vollkommene Finsternis, aus Raupen mit lackierten Augen, zweite Puppe von links.)
- Abb. 10. *Bd/e**, grünliche mittlere Puppe, $\begin{matrix} \text{I II III IV V} \\ 0 \ 1 \ 1 \ 1 \ 2 \end{matrix}$, aus der Finsternis. (Taf. VII, Finsternis — lackiert, erste Puppe von links.)
- Abb. 11. *Be**, mittlere Puppe mit grüner Grundfarbe, $\begin{matrix} \text{I II III IV V} \\ 0 \ 1 \ 1 \ 2 \ (0-1) \end{matrix}$, aus der Finsternis. (Die Puppe ist etwas zu dunkel ausgefallen.) (Taf. VIII, Finsternis, vierte Puppe von links gezählt.)
- Abb. 12. *(C)d/f*, Übergang zum dunklen Typus, $\begin{matrix} \text{I II III IV V} \\ 2 \ 1 \ 1-2 \ 1 \ 2 \end{matrix}$, aus Schwarz mit oberseitiger Vorschaltung ohne Chitinsulfat.
- Abb. 13. *Cf*, dunkle Puppe, $\begin{matrix} \text{I II III IV V} \\ 2 \ 1 \ 2 \ 1 \ 2 \end{matrix}$, aus Schwarz. (Auf Taf. VII eine der Puppen aus Schwarz »ohne Eingriff ins Auge«.)
- Abb. 14. *Cf**, dunkle Puppe ohne hervortretenden »Sattel«, $\begin{matrix} \text{I II III IV V} \\ 0 \ 1 \ 2 \ 0 \ 2 \end{matrix}$, aus Schwarz mit Vorschaltung einer Lösung von Eisenvitriol-Rhodankalium. (Taf. VIII, zweite Puppe von links aus dieser Gruppe.)
- Abb. 15. *(C)f/g*, noch dunklere Puppe, $\begin{matrix} \text{I II III IV V} \\ 2 \ 1-2 \ 2 \ 0 \ 2 \end{matrix}$, aus Schwarz mit Vorschaltung blauer Gelatine. (Taf. VIII, vierte Puppe von links.)
- Abb. 16. *Cg*, ganz dunkle Puppe, $\begin{matrix} \text{I II III IV V} \\ 2 \ 2 \ 2 \ 0 \ 2 \end{matrix}$, wie sie auf Schwarz bei guter Belichtung entstehen. Aus Schwarz ohne Vorschaltung. (Taf. VIII, erste Puppe von links.) (Infolge eines Mangels in der Reproduktion tritt hier wie auch bei Abb. 15 der weiße Sattel nicht hervor, wie es in Wirklichkeit und auch in der Originalvorlage der Fall ist. Auch sollte der Farbton der ganzen Puppe nicht so braun, sondern mehr schwärzlich sein.)
- Abb. 17. *Dh*, gelbgrüne Puppe, $\begin{matrix} \text{I II III IV V} \\ 2 \ 0 \ 0 \ 2 \ 1 \end{matrix}$, aus Gelb. (Auf Taf. VII. Verpuppung auf Gelb mit Schwärzung der Augen, zweite Puppe von links.)
- Abb. 18. *Di*, blaugrüne Puppe, $\begin{matrix} \text{I II III IV V} \\ 2 \ 0 \ 0 \ 2 \ 0 \end{matrix}$, aus Gelb (mit Lackierung der Augen, auf Taf. VII, vierte Puppe von links gezählt.)
- Abb. 19. *(D)g/k* oder *g/i*, dunkelgrüne Puppe, $\begin{matrix} \text{I II III IV V} \\ 1 \ 0 \ 2 \ 2 \ 1 \end{matrix}$, aus Schwarz mit Vorschaltung blauer Gelatine. (Taf. VIII.)
- Abb. 20. *Dk*, halbgrüne Puppe, $\begin{matrix} \text{I II III IV V} \\ 1 \ 1 \ 0 \ 2 \ 1 \end{matrix}$, aus vollständiger Finsternis. (Taf. VII, Finsternis ohne Eingriff ins Auge, dritte Puppe von links.)

Puppen des Kohlweiblings, *Pieris brassicae*.

Versuche ohne Eingriff ins Auge.

Versuche mit Schwärzung der Augen.

Versuche mit totaler Blindung.

Verpuppung auf den angegebenen Papier-Farben:



Verpuppung in vollständiger Finsternis:



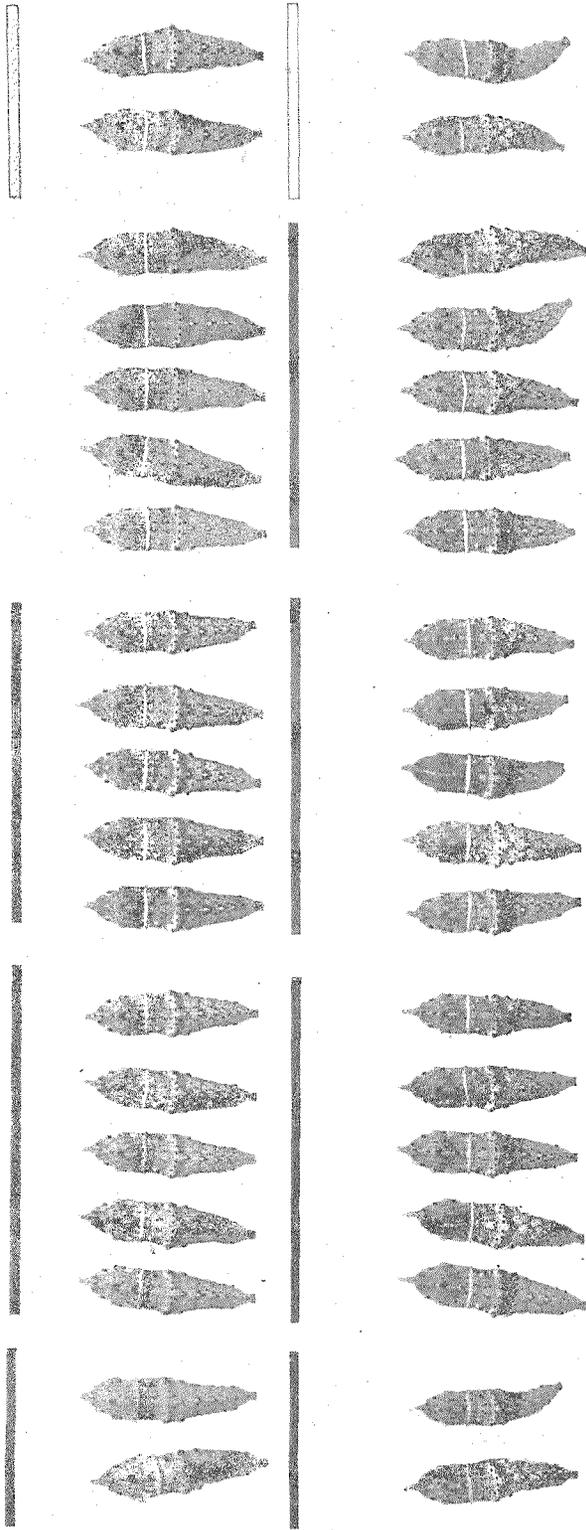
Puppen des Kohlweißlings, *Pieris brassicae*.

Zweiseitige
Vorschaltung von Chininsulfatlösung.

Ohne Vorschaltung.

Vollständige Finsternis.

Ohne Vorschaltung.



Zweiseitige
Vorschaltung ohne Chininsulfat.

Vorschaltung
blauer Gelatineplatte.

Vorschaltung einer Lösung von
Eisenvitriol-Rhodankalium.

Verpuppung auf den über den Puppen angedeuteten Farben.



1.

2.

3.

4.



5.

6.

7.

8.



9.

10.

11.

12.



13.

14.

15.

16.



17.

18.

19.

20.