

**Zum Farbwechsel bei heimischen Heteropteren  
unter besonderer Berücksichtigung  
von *Palomena Muls. & Rey***

VON HANS SCHIEMENZ

Zoologisches Museum der Humboldt-Universität, Berlin

(Mit 4 Textfiguren)

Der Farbwechsel vieler Insekten ist ohne Zweifel ein interessanter Vorgang, mit dem sich schon viele Entomologen beschäftigt haben. Generell zu unterscheiden ist der physiologische Farbwechsel vom morphologischen. Der physiologische Farbwechsel, wie er unter den Insekten z. B. bei der Stabschrecke *Carausius morosus* Brunner vorkommt, beruht auf Pigmentwanderung innerhalb der Epidermiszellen, woraus eine reversible, vorübergehende Änderung der Färbung resultiert. Da die Epidermiszellen nicht innerviert sind, nimmt WEBER (1933, 1949) an, daß dieser Farbwechsel wahrscheinlich durch Hormone der Corpora allata bewirkt wird. Dieser Vorgang ist also dem physiologischen Farbwechsel verschiedener Wirbeltiere (Reptilien, Amphibien, Fische) und Cephalopoden völlig analog, wenn er dort auch teilweise nervöser Natur ist. Er kommt ferner bei einigen Meerasseln, Garneelen und Spinnen (z. B. *Misumena Latr.*) vor.

Dagegen stellt der morphologische Farbwechsel eine Änderung der Färbung und Zeichnung durch Zerstörung oder Neubildung von Farbstoffen, durch vermehrte oder verminderte Pigmentbildung dar, die allmählich im Laufe der Entwicklung vor sich geht und meistens irreversibel ist. Der morphologische Farbwechsel kommt sowohl bei Larven als auch bei Imagines vor. Er ist unter den Insekten weit verbreitet und besonders bei den Heteropteren von mehreren Seiten untersucht worden. Nach WEBER kann es bei längerer Einwirkung der gleichen Reize, die den physiologischen Farbwechsel verursachen, u. U. zu morphologischem Farbwechsel kommen.

Aus dieser Begriffserklärung geht hervor, daß wir es bei Heteropteren ausschließlich mit morphologischem Farbwechsel zu tun haben und ferner, daß es sich dabei nur um Pigmentfarben handelt, wenn Färbungsänderungen auftreten; Strukturfarben scheiden hier völlig aus. Ihrer Lokalisation nach kann man den cuticularen Pigmenten die epidermalen und subepidermalen Pigmente gegenüberstellen.

Mit Ausnahme einiger blauer und blaugrüner Pigmente bei manchen Lepidopteren sind in der Cuticula nur Melanine vorhanden. Sie spielen bei Insekten die Hauptrolle, da das Chitin in 75 % aller Fälle Träger der Pigmentfarbe ist. Nach dem Tode sind die Melanine sehr beständig.

Epidermale Pigmente liegen als Granula in den Hypodermiszellen, wo sie die „Grundfarbe“ bei mehrfarbigen Insekten bilden, auf der dann die „Zeichnungen“ der Cuticularpigmente erscheinen. Subepidermale Pigmente finden sich in der Hämolymphe, im Fettkörper und können selbst im Darm auftreten. Sie sind wenig beständig und bleichen nach dem Tode meist aus. Die Pigmente werden z. T. vom Tier selbst aufgebaut, indem sie Zwischenglieder oder Endprodukte des Stoffwechsels sind. Andere werden aus der Nahrung entnommen. Ihre chemische Zusammensetzung ist außerordentlich verschieden. Wie schon oben erwähnt, bezeichne ich mit „Grundfarbe“ hier stets die epidermalen und subepidermalen Farben, auf denen dann die „Zeichnung“ von den Cuticularfarben gebildet wird, selbst wenn letztere bei weitem im Erscheinungsbild überwiegen. So werden, dem Aufbau des Integuments entsprechend, Pigmente gleichen Ablagerungsortes mit gleichen Termini benannt.

Wer sich mit Farbwechselfvorgängen bei Insekten befaßt, muß zunächst die Ausfärbung der Imago — KULLENBERG (1944) teilt sie unter in Ausfärbung, Nachfärbung und Altersfärbung — streng von der eigentlichen Umfärbung unterscheiden. „Ausfärbung“ kommt bei vielen, wenn nicht allen Insekten vor. Sie ist nur in der Dauer und graduell unterschiedlich, daher z. T. für uns kaum wahrnehmbar. Sie verläuft stets in gradlinigem Weg auf ihren endgültigen Zustand hin, den sie in mehr oder weniger kurzer Zeit erreicht und dann, von Alterstrübungen abgesehen, beibehält. Daß auf diesem Weg u.U. verschieden gefärbte Stadien durchlaufen werden liegt nur an der zunehmenden Konzentration des Pigments. So wird z. B. aus Gelb über Orange → Rot, aus Hellbraun über Dunkelbraun → Schwarz, aus Hellgrün → Dunkelgrün usw. Wirken mehrere Pigmente zusammen, so können sich natürlich noch mehr Farbzwischenstufen ergeben. Diese Erscheinungen sind aber sämtlich sekundärer Art und nur Begleiterscheinungen der Ausfärbung, die durch Pigmentanreicherung oder -ausbreitung, wie eigene Untersuchungen ergaben (s. u.), vor sich geht.

Etwas grundsätzlich anderes ist die „Umfärbung“ bereits ausgefärbter Imagines. Sie kommt nur bei relativ wenigen Arten vor, wenn auch weit verbreitet. Sie unterscheidet sich von der „Ausfärbung“ dadurch, daß die Farbänderung nicht geradlinig dem Endzustand zustrebt, sondern daß nach Erreichen eines bestimmten Färbungsgrades ein Kurswechsel in ganz anderer Färbungsrichtung vor sich geht. Was auch immer die Ursachen dieser Umfärbungen sein mögen — Pigmentresorption während der nahrungsarmen Jahreszeit, Pigmentwanderung, chemische Pigmentveränderungen o. a. —, stets sind dieselben jahreszeitlich bedingt.

Nur von dieser Umfärbung soll hier die Rede sein, da ich die Ausfärbung, wie oben angeführt, als ganz normalen Vorgang ansehe. Es erübrigt sich wohl beinahe zu erwähnen, daß bei Wanzen (und anderen Insekten) auch Farben-Saisondimorphismus (*Notostera erratica* L., *Stenodema trispinosa* Reut. und *Stenodema calcarata* Fall.) vorkommt, wobei die beiden Generationen verschieden gefärbt sind. Die eigentliche Umfärbung findet aber stest am selben Individuum, also bei einer Generation statt. Aus der heimischen Heteropteren-Fauna hat man eine derartige Umfärbung bisher bei folgenden Arten festgestellt: *Stenodema laevigata* L., *St. virens* L., *St. holsata* L., *Lygus campestris* L., *L. kalmi* L., *L. pubescens* Reut., *L. pratensis* L., *L. gemellatus* H. S., *Eurydema ornata* L., *Eu. oleracea* L., *Palomena prasina* L., *P. viridissima* Poda. Bei *Acanthosoma haemorrhoidale* L., *Chlorochroa juniperina* L., *Chl. pinicola* Müll. & Rey, *Cyphostethus tristriatus* F., *Elasmotethus interstinctus* L., *Piezodorus lituratus* F. und *Ploiariola vagabunda* L. ist eine Umfärbung zwar ebenfalls zu beobachten, aber sie ist weniger auffällig, als bei den vorerwähnten Arten. Auf diese letzteren soll daher hier nicht weiter eingegangen werden.

Im einzelnen verläuft der Farbwechsel spezifisch verschieden. Bei *Stenodema laevigata* L. verläuft die Ausfärbung der Grundfarbe von Hellgelb über Strohgelb zu Braun im Spätherbst. Nach der Überwinterung werden die ♂♂ noch dunkler (grauschwarz), wogegen bei den ♀♀ eine Umfärbung über rötliche Töne in Grün erfolgt, wobei das Braun völlig verschwindet.

Bei *St. virens* L. geht die Ausfärbung bis zum Herbst in ähnlicher Weise vor sich — Endfarbe Rotbraun bei ♀♀, Dunkelbraun bei ♂♂ —, während im Frühjahr sich beide Geschlechter über Graugelb in Grün umfärben. Hierbei verschwindet oft auch die dunkle Zeichnung, die im Spätherbst in Form dunkelbrauner bis schwarzer Längsbinden vorhanden ist. Ganz ähnlich verhält es sich mit dem Farbwechsel bei *St. holsata* L., bei der jedoch im Frühjahr nur die ♀♀ grün werden. Im Gegensatz zu *St. virens* bleibt bei dieser Art die dunkle Längsbinden-Zeichnung stets erhalten. Die spätherbstliche Ausfärbung ist nach KULLENBERG (1944) bei allen Wanzen eine Anpassungserscheinung an den Aufenthalt in den Winterlagern; die nachwinterliche Grünfärbung speziell bei *Stenodema* eine Anpassung an die Eiablagepflanzen, da sich die ♂♂ von *Stenodema* i. a. nicht grün färben.

Bei den *Lygus*-Arten verläuft der Farbwechsel einfacher. Es handelt sich hier um ein Ausbleichen oder Trüberwerden der im Sommer hell- oder gelbgrünen Ventralseite während der Winterruhe, während im Frühjahr, vorwiegend bei den ♀♀, die leuchtendgrünen Farben wieder auftreten (Näheres siehe bei KULLENBERG, 1944).

Die wirklichen Färbungsverhältnisse bei *Eurydema ornata* L. und *E. oleracea* L. sind erst von MICHALK (1938) aufgeklärt worden. Noch 1934 beschrieb GULDE von *E. ornata* L. 11 Färbungsformen, die er als Farbvarietäten ansah. Eine davon, *decorata* H. S., wurde auch von HORVATH (1888) und v. LENGERKEN (1930) als Varietät angesprochen, aber von STICHEL (1925) als eigene Art abgetrennt. v. LENGERKEN vertritt dabei die Ansicht, daß die Gesamtfärbung der *Eurydema*-Arten von klimatischen Einflüssen abhängig und je nach der Jahreszeit, in der die Entwicklung stattfindet, verschieden ist. MICHALK fiel nun auf, daß die Funddaten seiner Sammlung von *ornata* L. Ende Juli bis Oktober, von *decorata* H. S. März bis Mitte Juli lauteten. Das gleiche Bild ergab sich auch bei der Untersuchung anderer Sammlungen. Daraus zog MICHALK zunächst den Schluß, daß es sich hier um 2 saison-dimorphe Generationen derselben

Art handelt. Unerklärlich erschien ihm nur das zeitige Auftreten von Imagines der Frühjahrs-Generation. Er brachte daher einige Individuen der *ornata*-Form zur Überwinterung und stellte im Frühjahr, Anfang März, im Zimmer die in 5 Tagen erfolgende Umfärbung in die Form *decorata* fest. Die Annahme von Saisondimorphismus war also falsch; es findet vielmehr eine Umfärbung nach der Überwinterung beim gleichen Tier statt (nur ausnahmsweise kann unter günstigen Bedingungen im Spätsommer eine 2. Generation zustande kommen, die sich genau so umfärbt, wie die normale einfache Generation). Weitere Untersuchungen bestätigten diesen Befund, wobei sich herausstellte, daß stets noch ein weiteres Färbungsstadium, GULDE'S „Farbvarietät“ *picta* H. S., durchlaufen wird, so daß schließlich der gesamte Färbungsverlauf geklärt werden konnte. Nachstehende Tabelle charakterisiert die 3 Färbungsstadien:

	Grundfarbe dorsal u. ventral	Kopfoberseite	Zeichnung des Ventrums	Tibien
<i>picta</i> H. S.	gelborange	gelborange, Hinterrand schwarz	Kl. dkl. Makeln, am Vorderrand der Sternite, keilförm. angeordnet	größtenteils gelborange
	↓	↓	↓	↓
<i>ornata</i> L.	rot	rot, Hinterrand schwarz	desgl.	größtenteils rot
Überwinterung	↓	↓	↓	↓
<i>decorata</i> H. S.	rot	schwarz, nur schmaler roter Saum lateral und vorn	Gr. schw. Keil über viele Sternite hinweg	schwarz

Diese 3 Färbungsformen sind nach MICHALK obligatorische Wandlungsstadien, die übrigen 8 Farbformen GULDE'S sind individuelle Variationen, die jedoch dem gleichen Färbungswechsel unterliegen.

Die zweite heimische *Eurydema*-Art mit Farbwechsel, *E. steracea* L., weist noch wesentlich mehr verschiedene Farbformen auf als *E. ornata*. MICHALK stellte hier die gleichen Umfärbungserscheinungen bei einer Generation fest, auf die näher einzugehen, hier verzichtet werden kann, indem ich auf die bildliche Darstellung der Farbwan- dung dieser Art bei MICHALK (1938) — reproduziert in WEBER 1949, p. 123 — verweise.

Etwas näher soll nun auf den Farbwechsel von *Palomena Muls. & Rey* eingegangen werden, da sich meine eigenen Untersuchungen vorwiegend mit dieser Gattung befaßten. Die beiden heimischen Arten *P. prasina* L. und *P. viridissima* Poda zeigen einen völlig gleichen Farbwechsel, so daß es sich erübrigt, sie getrennt zu behandeln.

Obwohl die Umfärbung dieser Gattung schon seit mindestens 1892 bekannt ist, sind die physiolog. Vorgänge derselben und die Natur

der Pigmentveränderung bis heute unbekannt geblieben. Wie jetzt feststeht, färben sich die als Embryo, Larve und Jungimago grünen Tiere im Spätherbst braun, um nach der Überwinterung wieder die grüne Farbe anzunehmen.

Die zahlreichen Versuche von O. NICKERL (1892, 1896, 1905) mit mehreren hundert Tieren von *P. prasina* L. ergaben, daß die bis dato als var. *subrubescens* Gorski benannte Form dieser Art, genau wie die var. *simulans* Put. von *P. viridissima* Poda nur die braunen Winterformen der betr. Arten sind. NICKERL betont, daß grüne Individuen nicht überwintern, und daß die überwinterten braunen Tiere im Frühjahr die grüne Farbe nicht wieder annehmen. Letztere Behauptung erscheint merkwürdig, da viele andere Autoren, die sich in späterer Zeit mit *Palomena* befaßten, übereinstimmend eine nach der Überwinterung eintretende Grünfärbung feststellten. R. HEYMONS, der in der 4. Aufl. von „Brehms-Tierleben“ die spätherbstliche Braunfärbung von *Palomena* anführt, läßt allerdings die Frage nach der Grünrückfärbung im Frühjahr offen. Er gibt aber an, daß auch grüne Tiere überwintern. Als möglichen Grund der herbstlichen Braunfärbung sieht er die Umfärbung des beim Saugen an Pflanzen aufgenommenen grünen Chlorophylls in braunes Erythrophyll an, analog dem natürlichen Vorgang bei der Herbstfärbung des Laubes.

Auch GULDE zieht als Ursache der Herbstfärbung bei *P. viridissima* Poda die im Herbst eintretende Änderung der Zusammensetzung des Chlorophylls in den der Wanze zur Nahrung dienenden Pflanzen in Betracht. Eine zweite Möglichkeit liegt nach ihm im Einfluß der kühlen Herbstwitterung. GULDE weist auf die bei manchen Stücken sehr früh eintretende Braunfärbung hin und darauf, daß manche Individuen die grüne Farbe im Winter behalten. Da überwinterte und im Frühjahr gefangene Stücke eine grüne Färbung zeigen, muß nach der Überwinterung eine Rückfärbung stattfinden. H. HEDICKE (in Brohmer: „Die Tierwelt Mitteleuropas“) gibt nur an, daß sich die saftgrünen Tiere im Herbst braun färben, läßt also ebenfalls die Frage der Rückfärbung offen.

In neuerer Zeit hat sich W. TISCHLER (1937/38) u. a. mit *P. prasina* L. befaßt. Er unterscheidet 1937 4 Farbvarietäten:

1. ganz grüne Tiere,
2. grüne Tiere mit rötlichbrauner Ventralseite,
3. ganz braune Tiere,
4. braune Tiere mit grüner Ventralseite.

Er bezweifelt, daß es sich bei den braunen Tieren um eine Herbstfärbung handelt und beruft sich dabei auf STICHEL (1925), der die braunen Stücke als eigene Form (*P. prasina subrubescens*) aufstellt. Wegen des gleichzeitigen Vorkommens der grünen und braunen Formen nebeneinander glaubt TISCHLER, die Frage einer evtl. Rassenbildung erneut aufwerfen zu können. Die Tatsachen, daß bereits die Jungimagoes in allen vier angegebenen Farbvarietäten auftreten können, und daß im Winter-

lager grüne Tiere gefunden wurden, sind nach ihm ein Beweis gegen eine phänotypische Braunfärbung im Herbst.

Ein Jahr später (1938) ist TISCHLER ganz anderer Meinung. Er spricht direkt von „Herbstfärbung“ und „Fühjahrsfärbung“ und hegt keinen Zweifel mehr an dem jahreszeitlichen Farbwechsel bei *Palomena*, wenn er auch angibt, daß einzelne Tiere während der Winterstarre grün bleiben. Die ersten Tiere, bei denen die nachwinterliche Grünfärbung gerade begann, wurden im Freien von TISCHLER am 20. April gefunden, zu welcher Zeit die Laubentfaltung der Roßkastanie anfang. Das letzte braune Individuum im gleichen Jahr fand er am 29. April. Diese Altwanzen sterben nach erfolgter Kopulation und Eiablage zur Zeit des 2. Larvenstadiums ihrer Nachkommen, d. i. Mitte Juni/Juli (Extrem: 9. August). Jungimagines der neuen Generation treten ab Mitte August auf, das erste erwachsene Jungtier wurde am 7. August festgestellt. Diese Beobachtungen sind von Bedeutung, denn es ist für Umfärbungsstudien wichtig zu wissen, ob man es bei gesammelten Tieren mit bereits rückgefärbten Altwanzen oder mit eben erst ausgefärbten Jungwanzen zu tun hat.

Nach TISCHLER'S Beobachtungen entsteht mit der letzten Häutung neben der grünen z. T. gleichzeitig die braune Form. Bei manchen Stücken sind dabei nur Kopf, Pronotum und Scutellum braun, bei anderen nur die Ober- oder Unterseite. Viele sollen sich erst im Winterlager umfärben. Der größte Teil wechselt die Farbe aber vor der Überwinterung, wobei der Umfärbungsprozeß etwa im Laufe einer Woche vor sich geht.

TISCHLER deutet den Farbwechsel als Anpassung an das Winterquartier unter trockenem Laub. Als auslösenden Faktor sieht er hormonale Vorgänge an. Für das Grünbleiben weniger Tiere im Winter weiß er zunächst keine Erklärung. Nachdem ihm MICHALK'S Arbeit über *Eurydema* bekannt wurde, hält er es für möglich, daß das Grünbleiben bei *Palomena* im Winter — analog den Farbstörungen bei einem Individuum von *Eurydema oleracea* L. durch eine Tachinenlarve — in Larven der Tachine *Gymnosoma rotundata* L., die er in überwinternden grünen Tieren fand, seine Ursache haben kann.

Eigene Untersuchungen dienten der Feststellung des Pigmentbildungsvorganges, der Pigmentlokalisation, des Umfärbungsverlaufs sowie des Temperatureinflusses auf den Farbwechsel. Zunächst sollte die Frage geklärt werden, ob die Grünfärbung von *Palomena* direkt oder indirekt durch Chlorophyll bewirkt werde. Angeregt durch die Feststellung von MEYER und HERING, daß Raupen das mit den Blättern aufgenommene Chlorophyll im Darm nicht resorbieren, suchte ich zunächst durch Messungen zu klären, ob die Chloroplasten überhaupt in den Körper von *Palomena* gelangen können, oder ob das Saugrohr des Rostrums etwa enger ist als der Durchmesser der Chloroplasten. Sollte letzteres der Fall sein, so wäre weiterhin festzustellen gewesen, ob der von der Wanze abgesonderte Speichel im Stande ist, das Chlorophyll in den Chloroplasten zu lösen. Die Messungen

ergaben eine Weite des Wanzensaugrohres von  $12\ \mu$  und eine Größe der Chloroplasten von  $3\text{--}4\ \mu$  (in Brombeerblättern — bevorzugte Nahrungspflanze!). Das Einsaugen von Chloroplasten in den tierischen Körper wäre also theoretisch ohne weiteres möglich. Ich setzte nunmehr Larven des 2. Stadiums in eine Dunkelkammer, in der Roggenpflänzchen völlig im Dunkeln herangewachsen waren. Diese Pflanzen hatten blaßgelbe Farbe und waren, zumindest weitgehend, chlorophyllfrei. Die in dieser Dunkelkammer bis zur Imago gezogenen Larven, die an den Roggenpflanzen saugten, zeigten sämtlich einen ganz normalen Verlauf der Grünanfärbung. Man kann dem entgegenhalten, daß bereits die Embryonen grün sind, also evtl. schon Chlorophyll im Körper enthalten. Dann hätten aber, da eine laufende Zufuhr des letzteren in der Dunkelkammer unterbunden war, die betreffenden Tiere mit zunehmendem Wachstum blasser werden müssen. Daß dies nicht geschah, spricht dafür, daß die grüne Farbe von *Palomena* nichts mit Chlorophyll zu tun hat. Durch tagelanges Einlegen grüner Körperteile oder ganzer Tiere in 96%-igen Alkohol wurde das grüne Pigment nicht extrahiert. Es ist also hiernach auch kein — leicht alkohollösliches — Chlorophyll.

Als Sitz des grünen Pigments, der bisher unbekannt war, stellte ich durch Mikrotomschnitte bei Larven des 5. Stadiums und an Hemielytren von Imagines ausschließlich die Hypodermis fest. In der Cuticula dagegen, wie Schnitte und untersuchte Exuvien zeigten, sind dunkelbraune bis schwarze runde Melaninkörner eingelagert (Fig. 1), woraus sich die makroskopisch sichtbare rauchgraue Farbe der Exuvien ergibt. Sie treten vom 2. Larvenstadium an

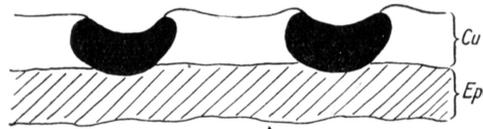


Fig. 1. Querschnitt durch das Integument einer *Palomena*-Larve (5. Stadium). Schwarz: Melaninkörner, weiß: Cuticula; schraffiert: Grünes Pigment in der Epidermis

auf und sind auch bei den Imagines auf der gesamten freiliegenden Oberseite vorhanden, während sie auf der Ventralseite fehlen. Diese Melaninkörner haben eine Größe von  $15\text{--}20\ \mu$  und eine Dichte von  $80\text{--}120$  Körnern pro  $\text{mm}^2$ , sowohl auf dem dorsalen Abdomen der Larven, als auch auf den Hemielytren der Vollkerfe. Sie sitzen stets am Grunde kleiner Grübchen der Integumentskulptur. Solche Grübchen sind auch auf der Ventralseite vorhanden, jedoch weniger ausgeprägt und ohne Melaninkörner.

Die Ausfärbung der Imago, die von Hellgrün zu Dunkelgrün führt und 3–5 Tage dauert, wurde an den Hemielytren mikroskopisch untersucht. Unausgefärbte, hellgrüne Halbdecken zeigten alle das gleiche Bild (Fig. 2): Das grüne Pigment hat eine scharf begrenzte Ausbreitung. Nur in seinem Bereich liegen die schwarzen Melaninkörner. In den farblosen Stellen dazwischen ist bei manchen Objekten ein ganz schwaches, diffus verteiltes Grün sichtbar. Bei ausgefärbten, dunkelgrünen Exemplaren vor der Über-

winterung ist das grüne Pigment in den Halbdecken gleichmäßig über die gesamte Fläche ausgebreitet (Fig. 3).

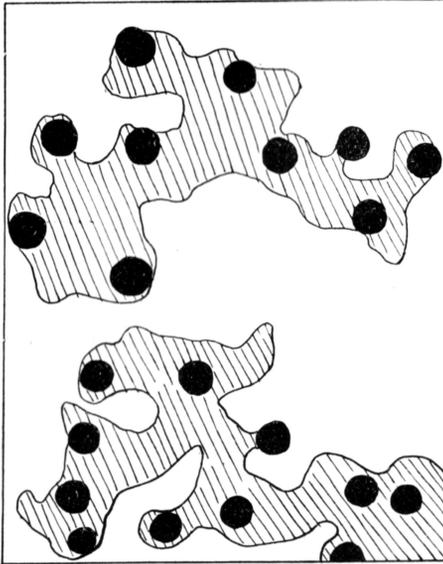
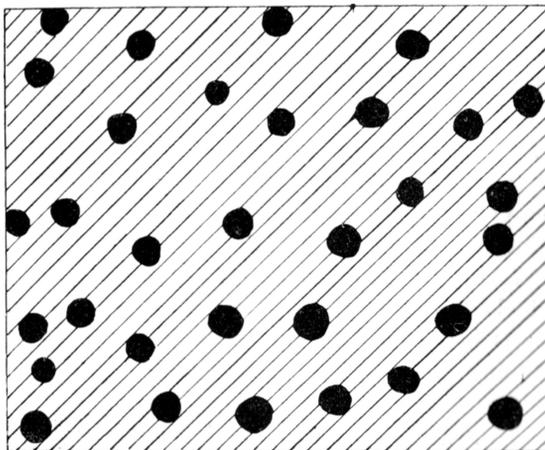


Fig. 2. Mikroskop. Bild (Aufsicht) der Hemielytren frisch geschlüpfter (hellgrüner) Imagines von *Palomena prasina* L. Schwarz: Melaninkörner; schraffiert: scharf begrenzte Grünpigmentzone; weiß: pigmentlose Zone

imagines im Hochsommer auf. — Soweit die mikroskopischen Untersuchungen.



Anfang Mai sammelte ich *Palomena prasina*-Imagines, um sie zur Zucht zu bringen. Drei am 3. 5. eingefangene Tiere waren dorsal dunkelgrün, zwei ventral **rot**, eines am ventralen Abdomen medial grün, lateral

Fig. 3. Mikroskop. Bild (Aufsicht) der Hemielytren ausgefärbter (dunkelgrüner) Imagines von *Palomena prasina* L. Schwarz: Melaninkörner; schraffiert: Grünes Pigment

In Braun umgefärbte Tiere vom Spätherbst weisen ebenfalls eine gleichmäßige Verteilung des grünen Pigments auf. Dazwischen ist deutlich eine weinrote Farbe feststellbar, die sich besonders stark um die Melaninkörnchen herum konzentriert (Fig. 4). Besonders intensiv ist das weinrote Pigment im Embolium und im Clavus vorhanden. In den Gebieten stärkster Rotfärbung sind die Melaninkörner in besonders großer Zahl anwesend, andererseits aber erscheinen sie korrodiert und deutlich heller. Das ventrale Abdomen braungefärbter Individuen zeigt unter dem Mikroskop im Bereich flacher Grübchen weinrote Farbflecken unbestimmter Gestalt. Außerhalb dieser Flecken hat das Pigment die normale olivgrüne Farbe.

Die Hemielytren der in Grün rückgefärbten Tiere im Frühling weisen das gleiche Pigmentierungsbild wie die ausgefärbten Jung-

rot; Antennen und Beine sämtlich rot. Am 5. 5. war das Ventrum bei 2 Exemplaren medial grün und lateral rot, also in Umfärbung begriffen. Am 10. 5. waren bei 2 Tieren Antennen und Tarsen rot, Femur und Tibia grün, Ventrum grün mit Ausnahme der beiden letzten Segmente, Thorax ventral blaßrot. Wenige Tage später waren diese beiden Individuen völlig grün. Von 17 am 13. 5. eingebrachten Tieren, die dorsal alle grün waren, hatten verschiedene ein grünes, manche ein rotes und andere ein in Umfärbung (grün + rot) begriffenes Ventrum.

Aber nicht alle färbten sich ventral völlig grün, denn ca.  $\frac{1}{3}$  aller Exemplare behielten bis zu ihrem Tode nach erfolgter Eiablage (Ende Mai) ein rotes Ventrum. Aus den von diesen Tieren abgelegten Eiern zog ich die Larven bis zur Imago, um die schon früher erwähnten Dunkelkammerversuche, noch zu besprechende Kälteversuche und Beobachtungen über die Umfärbung der Imagines vom Schlüpfen bis zur Winterruhe anzustellen. An dieser Stelle seien kurz die dabei notierten Daten der Entwicklungsdauer angegeben: Copulation ab Anfang Mai, Eiablage ab Mitte Mai, Absterben der alten Imagines bis Ende Juli. Eizahl je Gelege: 14; Embryonalentwicklung 9—11 Tage. Schlüpfdauer der Embryonen: 15 Minuten vom Anlüften des Eideckels bis zur Loslösung von der Eihülle. Erste Larvenstadien nach

3 Stunden ausgefärbt; sitzen 3 Tage noch dicht beisammen, laufen dann erst auseinander und beginnen zu saugen. Dauer des 1. Stadiums 6—8 Tage, des 2. Stadiums 8—9 Tage, des 3. Stadiums 9 Tage, des 4. Stadiums 11 Tage, des 5. Stadiums 12—14 Tage und mehr. Sämtliche Angaben beziehen sich auf Zuchten unter Zimmertemperatur.

Die frisch geschlüpften Imagines, die ab Mitte Juli erschienen, hatten zu  $\frac{2}{3}$  ventral grüne Abdomina, während das restliche Drittel bereits unmittelbar nach der Ecdysis rote Bäuche aufwies. Im Laufe der folgenden Wochen färbten sich viele „Grünbäuche“ in „Rotbäuche“ um, so daß am 10. 9. das Verhältnis von „Grünbäuchen“ zu „Rotbäuchen“ gerade umgekehrt war ( $\frac{1}{3}:\frac{2}{3}$ ). Mitte September, noch ehe eine dorsale Braunfärbung in Erscheinung getreten war, stieg die Mortalitätsziffer derart, daß

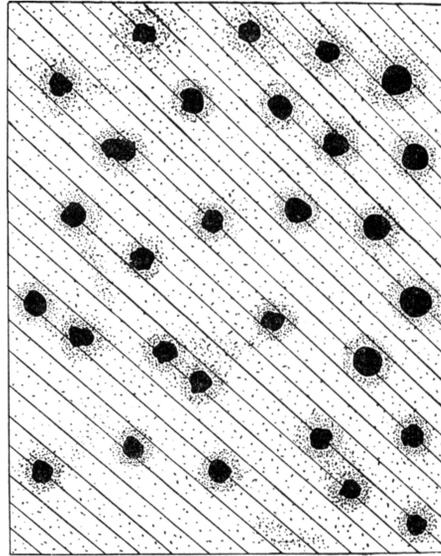


Fig. 4. Mikroskop. Bild (Aufsicht) der Hemielytren umgefärbter (brauner) Imagines von *Palomena prasina* L. Schwarz: Melaninkörner, z. T. korrodiert; schraffiert: Grünes Pigment; punktiert: Weinrotes Pigment

die geringe Zahl der überlebenden Tiere nicht ausreichend erschien, um als eine genügend breit fundamentierte Basis für weitere Beobachtungen zu gelten. Die restlichen Exemplare wurden zur Überwinterung ins Freie gebracht und starben gleichfalls im Laufe des Winters, nachdem sie sich Ende Oktober dorsal und ventral braun gefärbt hatten. Es wäre von Interesse gewesen festzustellen, ob die Tiere, die bereits als frischgeschlüpfte Imagines ein weinrotes Ventrum zeigten, auch im Frühjahr bei der Grünrückfärbung dieses behielten. Das Zahlenverhältnis (s. oben!) macht diese Annahme zumindest sehr wahrscheinlich. Artunterschiede scheiden hier vollkommen aus, da ich nur *P. prasina* züchtete und „Rotbäuche“ und „Grünbäuche“ aus ein und demselben Eigelege erhielt, beide zusammen auch kopulieren sah. Sollte also diese Vermutung zutreffen, so hätten wir es mit 2 Farbvarietäten zu tun — „Rotbäuchen“ und „Grünbäuchen“ —, die aus einem einzigen Gelege hervorgehen können, analog beispielsweise der braunen und grauen Varietät beim Waldkauz. Unabhängig davon unterliegen beide den gleichen Umfärbungsvorgängen, nur daß bei der einen die Ausgangsstufe im Hochsommer und die Endstufe im Frühling — nämlich das grüne Ventrum — fehlen.

Versuche, durch Kälteeinwirkung ein frühzeitiges Braunwerden zu erzielen, verliefen negativ. Es wurden sowohl Larven des 5. Stadiums als auch Imagines stunden- bis wochenlang in einen elektrischen Kühlschrank gesetzt, dessen Temperatur allmählich bis auf  $-2^{\circ}\text{C}$  gebracht wurde. Die Imagines zeigten auch nach wochenlangem Kühlschrankaufenthalt keine Braunfärbung, weder in der Kälte selbst noch anschließend in der normalen Zimmertemperatur. Die Larven überstanden die Kälte ebenfalls, waren aber, nachdem sie Ende Oktober in normale Außentemperatur zurückverbracht wurden, nicht in der Lage, sich in Imagines zu verwandeln. Sie starben Anfang November als grügefärbte Tiere.

Die Färbung von *Palomena* wird demnach durch 3 Komponenten bewirkt:

1. Durch dunkelbraune bis schwarze Melaninkörner in der dorsalen Cuticula, mit Ausnahme der Tergite der Imagines.
2. Durch ein hypodermales grünes Pigment, das bei Larven das gesamte Integument einnimmt, bei Imagines im dorsalen Abdomen und in den häutigen Teilen der Flügel fehlt.
3. Durch ein gleichfalls hypodermales weinrotes Pigment, das bei Larven nie vorkommt, bei Imagines die gleiche Verbreitung hat wie der grüne Farbstoff. Inwieweit die beiden letztgenannten Pigmente etwa identisch sind, ist weiter unten zu erörtern.

Die Flügel-Ausfärbung von *Palomena*, die, wie auch bei den übrigen Körperteilen innerhalb weniger Tage nach der letzten Häutung verläuft, geht nicht in der gesamten Hypodermis gleichzeitig vor sich. Das grüne Pigment tritt anscheinend anfangs in der Hypodermis diffus auf, verdichtet sich und nimmt scharfbegrenzte Bezirke ein, während andere Zo-

nen noch mehr oder weniger pigmentlos sind (Fig. 2). In diesem Stadium erscheint das Tier hellgrün. Die Pigmentbezirke erweitern sich immer mehr, bis sie die gesamte Hypodermis einnehmen. Das Tier hat dann eine dunkelgrüne Farbe angenommen. Zuerst ist der Vorderrand der Hemielytren, das Embolium, voll ausgefärbt, zuletzt die Basis des Coriums.

Zur Braunfärbung ergab sich, daß Vollkerfe z. T. mit rötlichem Abdomen aus der Larvenhaut schlüpfen, oder ein solches kurz darauf bekamen. Die Angabe TISCHLER's, daß auch braune Imagines direkt nach der Häutung auftreten, fand ich nicht bestätigt. Falls wirklich braune Imagines gleich nach der Häutung vorkommen, dürfte deren Prozentsatz auf alle Fälle sehr gering sein, im Gegensatz zu denen, die als frischgeschlüpfte Vollkerfe ein rötliches Abdomen haben.

Der wichtigste und umstrittenste Punkt des Farbwechsels ist der Vorgang der Umfärbung von Grün in Braun. Daß dieser Prozeß irgendwie mit der Umbildung aufgenommenen Chlorophylls in Erythrophyll in Beziehung zu bringen ist, wie früher angenommen wurde, ist unwahrscheinlich. Wie schon erwähnt, tauchen in neuerer Zeit begründete Zweifel an der Natur der sog. „Chlorophylloide“ auf, besonders seit nachgewiesen wurde, daß die häufig grüngefärbten Raupen mit ihrem Darm kein Chlorophyll aufnehmen. Außerdem sprechen auch meine Dunkelkammerversuche dagegen.

Untersuchen wir nunmehr den mikroskopischen Befund an den Halbdecken in Winterfärbung. Wie aus Fig. 4 hervorgeht, resultiert die winterliche Braunfärbung aus dem Zusammenwirken des noch vorhandenen grünen Pigments und eines neu auftretenden weinroten Pigments. Man kann sich des Eindrucks nicht erwehren, daß dieses rötliche Pigment in irgendwelcher Beziehung zu den Melaninkörnchen steht. Es ist jedenfalls im Umkreis der Melaninkörner stärker angereichert. An manchen Stellen erscheinen diese Körner kleiner und mehr oder weniger deformiert, das rote Pigment dort besonders intensiv. Im Connexivum, das stark rot gefärbt ist, stellte ich Melaninkörnchen fest, die nur noch schwach braun angedeutet waren. Andererseits aber sind im Connexivum, sowie im stark rot gefärbten Embolium die Melaninkörner besonders zahlreich und dichtstehend. Auf der Ventralseite des Abdomens, wo die Melaninkörner vollkommen fehlen, liegen im Bereich kleiner Grübchen Pigmentkleckse der gleichen weinroten Farbe. Berücksichtigt man fernerhin den Zusammenhang der Grünpigment-Ausbreitung mit der Anordnung der Melaninkörnchen bei der unausgefärbten Jungimago (s. Fig. 2) sowie den engen Kontakt zwischen den dunklen Pigmentkörnern und dem grünen Pigment (s. Fig. 1), muß man zu der Folgerung kommen, daß zwischen allen drei Farben — dunklen Melaninkörner, grünem Pigment, weinrotem Pigment — irgendwelche Korrelationen bestehen. Es ergeben sich folgende Theorien:

1. Das dunkle Pigment in der Cuticula geht aus dem grünen hervor und ist ein stark konzentriertes Weinrot, das fast schwarz erscheint. Bei

der Braunfärbung im Herbst geht ein Teil des in den Melaninkörnchen konzentrierten roten Pigments in Lösung und mischt sich unter das grüne Pigment. Über die Faktoren, die diesen Vorgang bewirken, kann nichts Näheres ausgesagt werden.

2. Die dunklen Melaninkörner sind nicht direkt, sondern nur mittelbar an der Bildung des roten Pigments beteiligt, indem sie unter bestimmten Bedingungen eine auslösende Wirkung auf die Umfärbung des grünen in das rote Pigment haben.
3. An den Stellen, wo die Melaninkörnchen sitzen, werden bestimmte Lichtwellen absorbiert. In diesem Falle wäre der Farbwechsel ein photochemischer Vorgang, der jedoch nur bei bestimmter physiologischer Konstitution des Tieres einsetzen würde.

Bei der Rückfärbung in Grün im Frühjahr würden diese Vorgänge rückläufig abrollen.

Man könnte noch weitere Möglichkeiten erörtern über die Art der Beziehungen der Pigmentkörner zu dem weinroten Pigment.

Die Annahme solcher Beziehungen überhaupt erschien mir trotz der mikroskopischen Befunde als ziemlich gewagt. Noch während ich mich bemühte, zu einer kritischen objektiven Stellungnahme zu kommen, fand ich bei KULLENBERG (1944) in der Beschreibung der Farbveränderung von *Lygus pratensis* wörtlich folgenden Satz: „Den schwarzen Flecken auf den Hemielytren geht eine rotbraune Farbe voraus, die mitunter nach der Ausfärbung als eine Ränderung der schwarzen schwach sichtbar ist“. Es handelt sich dort um einen Farbwechsel von rotbräunlich-grünlicher Grundfarbe in eine grüngelbliche, wobei die schwachrotbraunen Töne verschwinden. Setzt man diesen Vorgang bei *Lygus pratensis* in Parallele zur Umfärbung vom winterlichen Braun ins Grün des Vorsommers bei *Palomena*, so finden die oben angeführten Theorien hierin eine wesentliche Stütze. Bevor jedoch etwas Abschließendes zu diesen Theorien gesagt werden kann, müssen weitere Untersuchungen, besonders solche physiolog.-chemischer Art, in der Zeit der Umfärbungen vorgenommen werden, was jedoch technisch auf große Schwierigkeiten stoßen dürfte.

Zu untersuchen wäre weiterhin, ob Individuen die während der Hibernation grün bleiben, stets von Tachinenlarven parasitiert sind.

### Zusammenfassung

Nach einem Überblick über den morphologischen Farbwechsel bei verschiedenen heimischen Heteropteren wird eingehender die Umfärbung bei *Palomena Muls. & Rey* geschildert. Diese Gattung ist bis zum Spätherbst grün, während der Überwinterung braun und färbt sich im Frühjahr zu Beginn der Fortpflanzungszeit wieder grün. Durch eigene Untersuchungen an *Palomena* wurde folgendes festgestellt:

1. Das grüne Pigment hat mit aufgenommenem Chlorophyll, das sich im Spätherbst in braunes Erythrophyll umbilden soll — analog dem natürlichen Vorgang bei der Herbstfärbung des Laubes, wie HEYMONS und GULDE annehmen —, nichts zu tun. *Palomena*-Larven wurden vom 2. Stadium bis zur Imago in Dunkelkammern mit

chlorophyllfreiem Roggen aufgezogen, wobei die Imagines das grüne Pigment in gleicher Intensität aufwiesen.

2. Die Braunfärbung wird direkt oder indirekt bewirkt durch schwarze Melaninkörner, die dorsal überall in der Cuticula vorhanden sind. Die schwarzen Melaninkörner stehen mit dem grünem Pigment in enger Beziehung; von ihnen ausgehend mischt sich bei braunen Tieren ein weinrotes Pigment unter das grüne, während die Melaninkörner an vielen Stellen gleichzeitig heller (dunkel weinrot) und korrodiert erscheinen. Sie sind demnach entweder ein sehr stark konzentriertes weinrotes Pigment, das bei bestimmter physiologischer Konstitution der Tiere (im Spätherbst) in Lösung geht, oder sie bewirken indirekt — chemisch oder photochemisch — die Umfärbung des grünen in weinrotes Pigment. Im Frühjahr verläuft dieser Vorgang rückläufig.

3. Kälteeinwirkungs-Versuche im Sommer auf Larven und grüne Imagines zeigten kein Resultat, die Tiere blieben grün.

4. Ca.  $\frac{2}{3}$  aller Versuchstiere schlüpfen als Jungimagines mit ventral grünem,  $\frac{1}{3}$  mit bereits ventral weinrotem Abdomen. Solche „Rotbäuche“ und „Grünbäuche“ kommen im gleichen Gelege vor. Beide Formen färben sich gleichartig in Braun um. Es ist sehr wahrscheinlich, daß nach der Grünrückfärbung im Frühjahr die „Rotbäuche“ das rote Ventrum behalten, da  $\frac{1}{3}$  der überwinterten Versuchstiere noch bei ihrem Tode nach der Eiablage (Ende Mai) ein weinrotes Abdomen zeigten. Demnach kämen bei *Palomena prasina* L. 2 Farbvarietäten — „Grünbäuche“ und „Rotbäuche“ — vor.

### Literaturverzeichnis

- HEYMONS, R., In: Brehms Tierleben, 4. Aufl., **2**, 141, 1913.
- HORVATH, G., Matériaux pour servir à l'étude des Hémiptères de la faune paléarctique. Rev. Ent. **7**, 168—189, 1888.
- KULLENBERG, B., Studien über die Biologie der Capsiden. Zool. Bidr. Uppsala, **23**, (1944), 1946. [Auch Inauguraldissertation Uppsala, 1944.]
- , Über Farbenveränderungen unter den Wanzen. Ark. Zool., **33** B, No. 7, 1941.
- v. LEMBERGEN, H., Über die Artabgrenzung u. Modifikabilität der Gemüswanzen a. d. Gattung *Eurydema* Lap. Ztschr. angew. Ent., **16**, 206—221, 1930.
- MICHALK, O., Über Färbungswandlungen einiger Heteropteren *Eurydema ornatum* L. u. *E. oleraceum* L. Verh. VII. Int. Kongr. Ent., **2**, 1243—1276, 1939.
- PROCHNOW, O., Die Färbung d. Insekten. In: Schroeder, Handbuch der Entomologie, **2**, 430—572, Jena, 1929.
- REUTER, O. M., Studien über die paläarktischen Formen der Hemipteren-Gattung *Notostira* Fieb., (Hemipt., Miridae). Rev. Russe Ent., **11**, 319—327, 1911.
- STICHEL, W., Illustrierte Bestimmungstabellen der deutschen Wanzen. Berlin, 1925 bis 1938.
- TISCHLER, W., Untersuchungen über Wanzen an Getreide. Arb. physiol. angew. Ent., **4**, 193—231, 1937.
- , Zur Ökologie der wichtigsten in Deutschland an Getreide schädlichen Pentatomiden. Ztschr. Morphol. Ökol., **34**, 317—366, 1938.
- WAGNER, E., Umfärbungen von Imagines u. Saisondimorphismus bei Arten d. Gattung *Stenodema* Lap. und Verwandten (Heteropt. Miridae). Entomon, **1**, 30—36, 1949.
- , Reihenuntersuchungen bei der Untergattung *Exolygus* E. Wagn. (Hem. Het. Miridae). Mitt. Naturw. Ver. Steiermark, **77/78**, 1—6, 1949.
- WEBER, H., Lehrbuch der Entomologie, p. 13—17, 585—86, 618. Jena, 1933.
- , Grundriß der Insektenkunde, p. 34, 122—25, 161—166, Jena, 1949.