© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Zur Stammesgeschichte der Papilioniden.

Von

Arnold Spuler in Freiburg i./B.

Hierzu Tafel 22—23.

Die Vorstudien dieser Arbeit reichen zurück in die Zeit, da ich mich noch in der Secunda des Karlsruher Gymnasiums befand. Damals begann ich die Varietäten der paläarctischen Schmetterlingsfauna zu studiren, namentlich in der herrlichen Sammlung des Baumeisters Daub zu Karlsruhe. Für das freundliche Entgegenkommen, mit dem derselbe mir die Benutzung seiner Sammlung jeder Zeit gestattete, spreche ich ihm auch an dieser Stelle meinen besten Dank aus. Geleitet wurde ich bei meinen Studien von Herrn Gerichtsnotar Karl Rentti und Herrn Adolph Meess, denen ich für die liebevolle Weise, wie sie den Knaben in die Entomologie einführten und sich mit seinen Ansichten, die wohl Anfangs oft recht abenteuerlich gewesen sein mögen, abgaben, Zeit Lebens zum grössten Danke verpflichtet bleibe. Wesentlich erweitert wurde mein Gesichtskreis durch meinen hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimen Rath Weismann, und durch seine Vorlesung über Descendenztheorie wurde mein Interesse für die Verwandtschaft der Schmetterlinge von neuem aufs lebhafteste erregt. Namentlich zogen mich die unter dem Namen Spinner zusammengefassten Falter und die Rhopaloceren an, letztere, weil mir hier in der Zeichnung ein hervorragendes Hülfsmittel zur Erkennung der Verwandtschaften gegeben schien. Nachdem ich mir meine Ansicht über die Stellung der Micropteryginen, dann der Psychiden und ihrer Verwandten gebildet hatte, war es mir eine grosse Freude, in

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dem Aufsatz von Dr. A. Speyer, Zur Genealogie der Schmetterlinge, in: Stett. Entom. Zeit. 1870, zu lesen, dass dieser Autor am Schlusse seiner ganz vorzüglichen, leider nur zu wenig bekannten Ausführungen über die Verwandtschaft von Trichopteren und Lepidopteren zu ganz den gleichen Resultaten gekommen war. Hierdurch werde ich in der Ueberzeugung bestärkt, dass ich mich bei meinen Untersuchungen auf dem rechten Wege befinde, und schreite deshalb zur Veröffentlichung.

Ich beginne mit den Papilioniden. Dazu veranlasst werde ich durch die vor einiger Zeit erschienene Arbeit Eimer's [1]), welche einen Theil dieser Faltergruppe behandelt.

Es scheint mir unerlässlich, zuerst zu der Eimer'schen Arbeit Stellung zu nehmen. Mit den Ausführungen Eimer's kann ich mich im Allgemeinen nicht einverstanden erklären.

Man durfte erwarten, in einer systematischen Darstellung einer so kleinen Gruppe von Schmetterlingen diese ziemlich vollständig berücksichtigt zu finden. Das ist aber bei weitem nicht der Fall. Auffallend ist es, dass gerade die und nur die Falter berücksichtigt sind, die in Kirby's [2]) Catalog der Tagfalter beisammen aufgeführt sind. Offenbar ging Eimer mit der Absicht an die Untersuchung der Papilioniden heran — vermuthlich ohne auch nur die nächsten Verwandten der *Papilio* vergleichend studirt zu haben, denn sonst wäre er wohl nicht zu der eigenthümlichen elfbindigen Stammform gekommen — den von ihm früher aufgestellten Hypothesen über Artentstehung und Abänderungsgesetze der Zeichnung einen neuen Beleg zu geben.

Die Segelfalter-ähnlichen Papilioniden haben vorwiegend „Längs"-Streifung (resp. Querstreifung!), und da Eimer die Längsstreifung im Thierreich überhaupt für die älteste Zeichnungsform ansieht, hielt er die Formen mit der ausgeprägtesten „Längs"-Streifung für die ältesten. Ein Beweis dafür, dass die Stammform aller Papilioniden (Eimer spricht p. 6 ausdrücklich von allen Papilioniden, nicht nur von denen der Segelfaltergruppe) elf „Längs"-Binden gehabt habe, ist meines Erachtens nicht erbracht. Eimer sieht als genügenden Beweis an, dass sich die Zeichnung der andern Arten in „überraschend einfacher Weise" auf das Elfbindenschema zurückführen liesse. Dem gegenüber sei mir nur die Bemerkung gestattet, dass p. 7 so ziemlich alle Arten von Abänderungen, die eine Zeichnung überhaupt erleiden kann, als vorkommend angeführt werden: ich muss es demnach lediglich als Geschmacksache ansehen, ob man dies „überraschend einfach" oder höchst complicirt finden will.

1) Th. Eimer, Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen. Eine systematische Darstellung der Abänderungen, Abarten und Arten der Segelfalter-ähnlichen Formen der Gattung Papilio, Jena, G. Fischer, 1889.

2) W. A. Kirby, A synonymic catalogue of diurnal Lepidoptera, London-Berlin 1871.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Jedenfalls scheint es absolut unzulässig, dies als Basis für die Ableitung von Verwandtschaften zu nehmen.

Fragen wir uns nun aber: Sind diese Binden wirklich „Längs"-Binden? Indem Eimer sie so bezeichnet, tritt er zu der herkömmlichen Bezeichnungsweise in Widerspruch.

Bisher hat man allgemein die den Längsadern parallel verlaufenden Binden als Längsbinden, die den Queradern parallelen als Querbinden bezeichnet. Weicht man von dieser doch wohl vollständig richtigen Bezeichnungsweise ab, so muss man einen triftigen Grund dafür haben. Eimer bezeichnet die Binden als Längsbinden, weil sie der Körperaxe des Thieres parallel verlaufen; bezeichnet er etwa aus demselben Grunde die Binden der Beine des Königstigers auch als Längsbinden? Wenn er aber einmal die zu Rippen und Schuppenaxen, also zur Flügelaxe vertical stehenden Binden „Längs"-Binden nennt, so sollte er in dieser einmal angenommenen Bezeichnungsweise consequent sein, aber p. 45 nennt er den am Afterwinkel gelegenen Theil seiner Prachtbinde Prachtquerbinde, und doch hat diese zu den Rippenaxen die gleiche Stellung wie die sogenannten „Längs"-Binden. Indessen, in gewissem Grade ist ja die Bezeichnung der Binden lediglich Sache der persönlichen Ansicht; ich halte es für richtiger, die bisher übliche Bezeichnungsweise beizubehalten.

Mit Recht betont Eimer, wie wichtig für die Beurtheilung der Zeichnung das Verhalten derselben zu den einzelnen Flügelzellen, resp. den Adern ist. Hat er sich nun selbst danach gerichtet? Das Verhalten der sogenannten Prachtbinde zum Discoidalfeld will ich nicht besprechen, da so vielerlei einzuwenden ist gegen die Eimer'schen Behauptungen, dass es uns zu viel Raum in Anspruch nähme; in meinen spätern Ausführungen werde ich diesen Bestandtheil ausführlicher behandeln.

Wie Eimer die Stellung der Zeichnung zu den Zellen bei Feststellung der Oberflügelzeichnung berücksichtigt hat, dies mögen folgende Beispiele zeigen. Für die Leser, denen das Eimer'sche Werk nicht näher bekannt ist, schicke ich voraus, dass Eimer die Binden vom Aussenrand zur Wurzel zu mit I bis XI bezeichnet. Auf p. 57 Punkt 13 heisst es bei Eimer: „Ueberall ausser bei *Alebion, Glycerion* und *Podalirius* ist die Binde IV vollständig geschwunden." Ferner heisst es p. 53, *Pap. bellerophon* Dalm. hätte auf den Vorderflügeln nur die Binden I, III, V/VI, IX und XI; von *agetes* wird gesagt, er hätte I, III, V/VI, VII oder VIII, IX, X und XI. Prüfen wir diese Angaben, indem wir die Bezeichnung der Binden, wie sie Eimer für *alebion* angiebt, zu Grunde legen!

Die Abbildung von *agetes* (bei Eimer tab. 1, fig. 8) zeigt zwischen Binde I und der als III bezeichneten die Andeutung von zwei Binden, die im Texte nicht erwähnt sind. Da Eimer die Abbildungen, die mit Ausnahme einer Incongruenz der Hinterflügel von *bellerophon* (tab. 1, fig. 12) als vorzüglich zu bezeichnen sind, controlirt haben muss, so muss er auch diese Bindenspuren gesehen haben und hätte sie erwähnen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

müssen, da er ja sonst Bindenspuren anführt, z. B. von *epidaus* (tab. 1, fig. 7); warum sind die von *agetes* nicht erwähnt?!

Da Elf die Maximalzahl der Binden ist, da es aber unter Beibehaltung der sonstigen Bezeichnung Eimer's bei *agetes*, die angedeuteten mitgerechnet, deren zwölf wären, so müsste entweder Binde II verdoppelt oder die mit III bezeichnete nicht III, sondern IV sein, diese letztere wäre also nicht ausgefallen! Betrachten wir die für die Bezeichnung maassgebende Form *alebion* (p. 36), so sehen wir, dass IV quer über die Gablungsstelle der Adern 7 und 8 zieht. Genau diese Lage hat die fragliche Binde von *agetes*, sie ist somit als IV zu bezeichnen, die angedeuteten sind demnach II und III. Aus dem gleichen Grunde ist bei *bellerophon* und vielen andern die mit III bezeichnete Binde nicht III, sondern IV!

Die Behauptung Eimer's, dass „überall ausser bei *Alebion, Glycerion* und *Podalirius* die Binde IV vollständig geschwunden ist", stellt sich somit als falsch heraus, indem IV gerade recht stark ausgebildet ist. Weiter, entspricht die von Eimer mit IX bezeichnete Binde von *bellerophon* und *agetes* der Binde IX von *alebion-glycerion?*

Die Binde von *bellerophon* und *agetes* läuft auswärts von der Abzweigungsstelle der Ader 2 auf die hintere Grenze des Discoidalfeldes. Diese Lage hat bei *alebion-glycerion* die Binde VIII. *Alebion-glycerion* ist nun nach Eimer der phyletisch älteste Typus, und die Lage der Binden zu den Rippen ist für die Bezeichnung derselben sehr wichtig, folglich ist die fragliche Binde von *bellerophon* und *agetes* nicht IX, sondern VIII! Durch diese Beispiele ist wohl genugsam gezeigt, dass Eimer nicht mit der wünschenswerthen und nöthigen Sorgfalt vorgegangen ist.

Was nun die im allgemeinen Theil der Arbeit stehenden Behauptungen anlangt — ich führe hier die Reihe der Capitelüberschriften an: „Rückschlag, unabhängige Entwicklungsgleichheit — Symmetrie — Posteroanteriore Entwicklung, Undulationsgesetz, biogenetisches Gesetz, männliche Präponderanz — Bedeutung äusserer Einflüsse für die Umbildung der Formen, Aenderung der Entwicklungsrichtung, sprungweise Entwicklung — Trennung in Arten, Genepistase — Kreuzung — Geringe Bedeutung des Darwin'schen Nützlichkeitsprincips für die Entstehung der Arten bei den Schmetterlingen, insbesondere Entstehung von Zierden bei Schmetterlingen ohne geschlechtliche oder allgemeine Auslese — Vererbung erworbener Eigenschaften — Gabelig verzweigter Stammbaum, Giltigkeit der von mir aufgestellten Entwicklungsgesetze nicht nur für die Zeichnung, sondern für den ganzen Aufbau der Lebewesen" — so muss ich gestehen, dass ich in den meisten Punkten den Ausführungen Eimer's nicht beipflichten kann.

Ein Eingehen auf die einzelnen Abschnitte dürfte sich nicht lohnen, da, soviel mir bekannt ist, die Eimer'schen Theorien sehr wenig Anklang gefunden haben; zudem sind die Ausführungen Eimer's so wenig klar abgefasst, dass eine präcise Widerlegung in Kürze zu geben kaum möglich wäre.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ich fühle mich hierzu auch gar nicht verpflichtet, da ich im Folgenden nur eine Darlegung meiner Ansicht über die Phylogenie der Papilioniden geben und nicht daraus Schlüsse ziehen will auf die bei der Umgestaltung der Lebewelt überhaupt wirksamen Factoren.

In meinen bisherigen Ausführungen glaube ich zur Genüge gezeigt zu haben, dass wir auf einer Basis, wie sie sich Eimer für seine Speculationen geschaffen hat, nicht solide bauen können, und will deshalb zunächst die Grundlage meiner Untersuchungen darstellen.

Verwandtschaft der Papilioniden.

I. Allgemeines.

Schon seit lange sind die Papilioniden mit den Parnassiern vereint zu der Abtheilung der Equitiden. Auch die Pieriden gehören genetisch zu diesen Faltern.

Herrich-Schäffer meint, die Verwandtschaft der Equitiden sei so gross, dass eine Scheidung in Familien und Genera kaum gerechtfertigt erscheine. Bekanntlich hat er neben den andern anatomischen Merkmalen namentlich das Geäder zur Eintheilung der Lepidopteren herangezogen. Die Wichtigkeit des Geäders ist in dem schon erwähnten Aufsatz A. Speyer's stark betont. Ebenso ist von paläontologischer Seite schon seit langer Zeit das Geäder zur Eruirung der Verwandtschaften von Insecten herangezogen worden. In neuerer Zeit sind unsere Kenntnisse sehr erweitert worden durch die Arbeiten Fr. Brauer's [1]) und J. Redtenbacher's [2]). Die genaue Kenntniss des Flügelgeäders wird uns wohl die sichersten Aufschlüsse über den genetischen Zusammenhang der Arten geben. Unser jetziges Schmetterlingssystem entspricht vielfach nicht der Verwandtschaft der Falter und wird, sowie die nöthigen Detailarbeiten vorliegen, in einzelnen Abtheilungen gänzlich umzugestalten sein.

Herrich-Schäffer meint, die an der Flügelbasis verlaufenden Adern seien systematisch wichtiger als die andern. Da er sich auf die Schmetterlinge beschränkt und den Zusammenhang mit andern

---

1) Fr. Brauer, Systematisch-zoologische Studien, in: Sitzungsberichte K. Acad. Wiss. Wien, Bd. 91, 1885. — Derselbe, Ansichten über die paläontologischen Insecten und deren Deutung, in: Annal. k. k. Naturhist. Hofmuseum Wien, 1886, Bd. 1.

2) J. Redtenbacher, Vergleichende Studien über das Flügelgeäder der Insecten, in: Annal. k. k. Naturhist. Hofmuseum Wien, 1886, Bd. 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Insectengruppen weniger ins Auge gefasst hat, so hat er nicht erörtert, welches die primitive Geäderform der Lepidopteren sei.

Wesentlich für die einzelnen Geäder sind nicht die Grössenverhältnisse und die Stärke und Verbreitung der Adern, sondern die Verzweigung derselben. Für die Identificirung der Adern ist, wie schon öfter betont wurde, die Kenntniss der Entwicklungsgeschichte des betreffenden Flügels von der grössten Wichtigkeit. Hinsichtlich des primitiven Flügelbaues der Insecten möchte ich Folgendes hervorheben: 1. Bei den primitiven Insecten sind Vorder- und Hinterflügel mehr oder weniger vollständig gleichgebaut, und 2. die Differenzirung des Insectenflügels findet meist, immer aber in dem Stamme, dem die Lepidopteren angehören, nicht durch Auftreten neuer Adern statt, sondern durch Veränderungen der Beziehungen der vorhandenen zu einander, resp. durch Ausfallen oder Verschmelzung solcher.

Natürlich kommen bei Eruirung des genetischen Zusammenhangs der Arten alle anatomischen Verhältnisse in Betracht und ausserdem die Biologie derselben. Leider ist das frische Material zu diesbezüglichen Untersuchungen mir nicht erreichbar gewesen. Die Equitiden stehen sich aber so nahe, dass an trockenem Material wenig herauszufinden ist. Da die Verhältnisse der Palpen etc. (ebenso der Verpuppungsmodus), soweit ich sie daraufhin betrachten konnte, in keiner Weise dem, was ich durch Vergleichung der Aderung, der Schuppen und der Zeichnung feststellen konnte, widersprechen, zudem die an trockenem Material gewonnenen Resultate keinen sichern Schluss auf die Verhältnisse beim lebenden Thier gestatten, so verzichte ich darauf, auf diese Punkte näher einzugehen.

Es wird wohl das Verständniss der folgenden Ausführungen erleichtern, wenn ich ganz kurz eine Uebersicht der Phylogenie vorausschicke. Zu dem Zwecke habe ich den Stammbaum der Papilioniden dargestellt, wie er mir nach allen mir bekannten Thatsachen am wahrscheinlichsten erscheint. Die Ringe bedeuten die Einheitsstadien, von denen die am Ende der daraus entspringenden kurzen Striche angegebenen Arten die den betreffenden Einheitsstadien nächststehenden lebenden Formen sind. Es sind nur sehr wenige Arten aufgeführt, und bei diesen ist theilweise durch ein angefügtes Gr. angedeutet, dass sie Repräsentanten sehr einheitlicher Gruppen sind. Durch Länge der Striche und deren Richtung habe ich mich bemüht, Grad der Verwandtschaft und Entwicklungsrichtung auszudrücken. Folgendes sind nun die Verwandtschaften, die wir an der Wurzel des Stammbaums verzeichnet sehen:

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Papilioniden gingen von einem Urstadium aus, das ihnen gemeinsam ist mit den Parnassiern und den Pieriden. Ich glaube, dass dieses Einheitsstadium in vielen Beziehungen den heutigen *Thais*-Arten sehr ähnlich war. Dies wird bewiesen durch die noch heutigen Tags bestehenden Uebergangstypen von *Thais* aus zu den Papilioniden, den Parnassiern und den Pieriden. Diese Uebergangsformen sind erhalten gebliebene Stationen des Weges, den die differenzirten Arten bei ihrer Entwicklung genommen haben. Dass die *Thais* wirklich die ursprünglichern Formen sind, werden wir aus ihrem Flügelbau ausführlich nachweisen. Von den Typen, die zu den Pieriden, die allerdings entfernter mit den andern verwandt sind, wie namentlich die Aderung der Hinterflügel beweist, überleiten, erwähne ich nur die Gattung *Archonias.* Eine Etappe des Entwicklungsganges der Parnassier ist *Doritis apollinus.* Von dem Parnassierstamm aus hat sich in Habitus und Zeichnung parallel den Pieriden entwickelt *Ismene helios,* parallel den Papilioniden *Luehdorfia puziloi;* dass diese Formen wirklich dem Parnassierstamme zugehören, ist durch viele Merkmale in ihrem Bau gesichert. Von den Papilioniden lässt sich nicht annehmen, dass sich alle in einheitlicher Weise von dem Urstadium weiter entwickelt hätten, sondern es scheint, dass die verschiedenen Stämme (im Aderbau einander ziemlich ähnlich, in Habitus und Zeichnung aber von Anfang an stark divergirend) von im *Thais*-Stadium schon getrennten, sich aber damals noch nahestehenden Arten ihren Ursprung genommen haben.

Sehr gut mit *Thais* verbunden ist der *euphrates*-Zweig, die Segler par excellence, durch *Thais cerisyi* und *Sericinus telamon.* Eine Form, die direct den Uebergang von *Thais* zum *machaon*-Zweig bildet, ist mir nicht bekannt, doch ist bei der evidenten Verbindung der *Thais* mit dem *euphrates*-Zweig und der unzweifelhaften Zugehörigkeit des *machaon*-Zweiges zu den Papilioniden nicht daran zu zweifeln, dass er ebenfalls von den gleichgebauten Vorfahren, wie die übrigen, abstammt; das Gleiche gilt für den Randaugenzweig. In welcher Weise die Zeichnung des *thymbraeus-laodocus*-Zweiges auf diejenige der *Thais* zurückzuführen ist, wird durch die Aberration *honnoratii* von *Thais rumina* sichergestellt; dass speciell auch die *vertumnus*-Gruppe in Zeichnung von dem Schema der Urzeichnung, wie wir es im Folgenden festlegen werden, abzuleiten ist, wird gesichert durch die von *thymbraeus* zu *branchus* überleitenden Formen wie *caudius* und durch die Parallele, die *Archonias critias* zu dieser Gruppe bildet. Denn dieser ist unzweifelhaft ein ächter *Archonias,* und an der Identität der Zeichnungs-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

elemente von *Thais* und den andern *Archonias* ist nicht zu zweifeln. Die Beweise für das hier Behauptete werden in den folgenden Spalten beigebracht werden, und damit wäre dann unserm Stammbaum eine solide Wurzel gegeben.

II. Flügelgeäder[1]) und Schuppen.

Das Flügelgeäder ist bei den *Thais*-Arten folgendermaassen beschaffen (Taf. 22, Fig. 1).

Von der Wurzel des Vorderflügels gehen vier Hauptäste aus, die beiden ersten und die beiden letzten gegen die Basis convergirend. Der zweite (vom Vorderrand aus gezählt) und der dritte Hauptstamm werden ausserhalb der Flügelmitte durch die Discocellularader verbunden, wodurch das sogenannte Discoidalfeld auf Vorder- wie auch auf Hinterflügel abgegrenzt wird.

Die vierte Hauptader giebt bald einen kurzen, gebogenen Ast zum Innenrand und verläuft dann ungetheilt zum Aussenrande als Rippe 1.

Aus dem Winkel zwischen ihrer Ursprungsstelle und der dritten entspringt eine mehr oder weniger obliterirte Ader, die in der Ontogenie aller Schmetterlinge, soweit ich sie daraufhin beobachtet habe, wiederholt wird. Der dritte Hauptast giebt vier sich scharf abbiegende Aeste, deren Intervalle nach vorn kleiner sind, zum Aussenrande. Der letzte Ast entspringt an der Ursprungsstelle der Discocellularader. Es sind dies die Adern 2 bis 5.

Der vorderste Hauptstamm verläuft ungetheilt zum Vorderrande, der zweite entsendet ungefähr in der Mitte des Vorderrandes dicht bei einander zwei Adern, die zum Vorderrand resp. der Spitze des Flügels verlaufen (Ader 10 und 11). An der Einmündungsstelle der Querader ist der Hauptstamm etwas nach vorn abgebogen; er verläuft (als Ader 7) zum Aussenrande und schickt während dessen zwei Aeste (die Adern 9 und 8) im Bogen zur Spitze resp. dem Aussenrande.

Nahe der Einmündung der Querader entspringt eine zum Aussenrand ziehende Ader (Ader 6). Unterhalb springt die Discocellularader in einem Winkel gegen die Flügelbasis vor.

Um die Möglichkeit zu gewinnen, bei der Vergleichung dieser

1) Siehe hierüber auch meine inzwischen erschienene ausführliche Arbeit: Zur Phylogenie und Ontogenie des Flügelgeäders der Schmetterlinge, Zeitschr. f. w. Zool. Bd. 53, 4.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Aderconfiguration mit denen der Verwandten zu entscheiden, welche Verhältnisse die primitivern sind, müssen wir den phyletischen Ursprung dieser Aderung kennen lernen.

Zum Verständniss ist es nöthig, auf die Trichopteren zurückzugreifen; ich wähle *Hydropsyche* (Taf. 22, Fig. 7).

Wir sehen in dem basalen Theil des Vorderflügels derselben 6 Längsadern, die sich peripher folgendermaassen verhalten: Der vorderste Stamm (I) verläuft, abgesehen von einem kleinen Spross, zum Vorderrand ungetheilt. Der zweite (II) giebt sehr nahe der Basis eine Ader zum Vorderrande ab und theilt sich am Ende dichotomisch, und die so entstandenen Aeste thun dasselbe nochmals, so dass vier Adern zur Spitze des Flügels verlaufen. Der dritte (III) schickt in gleicher Weise vier Adern aus, die zum Aussenrand verlaufen, der vierte (IV) zum gleichen Rand deren zwei, der fünfte (V) verläuft ungetheilt zum Rande, der sechste (VI) endlich entspringt aus mehrern Wurzeln und verläuft ungetheilt; ein Seitenspross geht von seinem Wurzelbezirk zum Innenrande. Der Hinterflügel ist ziemlich ähnlich gebaut, es schliesst sich jedoch ein Adercomplex an die Sechsten an, von dem am Vorderflügel nur noch Ader VI mit ihrem Basalgeflecht erhalten ist, es ist dies der „Faltentheil" des Flügels, der bei Vorder- wie Hinterflügel vom „Spreitentheil" sich in der Falte, in der Ader 5 verläuft, abgliedert. Diese zwei in Bau und Function verschiedenen Theile lassen sich fast bei allen Insectenflügeln mit Sicherheit unterscheiden.

Peripher gelegene Queradern, die alle im Vergleich zu den Längsadern secundär entstehen und nur insoweit zu berücksichtigen sind, als sie die ursprüngliche Zusammengehörigkeit der Adercomplexe verwischen können, finden sich hauptsächlich im Spreitentheil des Flügels, selten und spärlich im Faltentheil. Wie das Verständniss der Zugehörigkeit der Adern durch diese Queradern erschwert wird, kann man aus dem verhältnissmässig einfachen Verhalten der Trichoptere *Stenophylax concentricus* ersehen (Taf. 22, Fig. 6). Bei dieser können wir die Adercomplexe I und II leicht mit denen von *Hydropsyche* identificiren, III hat nur noch drei Endäste, indem der untere Nebenzweig nicht mehr getheilt ist. Dieser ist durch eine Querader mit dem obern Endzweig von IV verbunden; an den untern Gabelast von IV ist die Ader V angeschlossen. Dass dem so sei, beweist das Geäder von *Neuronia ruficus*, doch will ich hierauf nicht näher eingehen, da das Angeführte zur Klarlegung der Verhältnisse wohl genügt.

Wir wenden uns nun Formen zu, die eine von den übrigen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Grossschmetterlingen weit abstehende Gruppe bilden, den Hepialiden, im Speciellen dem *Hep. sylvinus* (Taf. 22, Fig. 5). Bei diesem finden wir die Ader I einfach, II giebt den Vorderrandzweig ab und bildet dann die vier Endäste, III hat deren drei, doch wird das Bild etwas getrübt durch die zwischen dem mittlern und letzten verlaufende Querader, IV ist am Ende gegabelt, V ist wie fast immer einfach, ebenso VI.

Derartig primitive Verhältnisse finden wir auch bei andern Lepidopteren. *Micropteryx semipurpurella* (Taf. 22, Fig. 4), um noch eine Stammform der Tineinen hier anzuführen, lässt sich mit Leichtigkeit auf die Verhältnisse von *Hydropsyche* zurückführen und zeigt uns gewissermaassen das Schema des Geäders; die einzige Abweichung ist das Fehlen des einen Endastes vom Stamm II.

Auf dieses Schema, wie wir es jetzt aus der Betrachtung der Phryganiden, Hepialiden und Micropteryginen kennen gelernt haben, können wir die Aderungsverhältnisse sämmtlicher Schmetterlinge mehr oder weniger leicht zurückführen.

Dieses Schema habe ich bei allen Schmetterlingen, die ich bis jetzt darauf untersuchen konnte, in der Ontogenie deutlich wiederholt gesehen (siehe Taf. 22, Fig. 10). Die Verhältnisse der Flügelentwicklung der Equitiden im Speciellen auszuführen, habe ich keine Veranlassung, da mir Erich Haase [1]) darin gerade zuvorgekommen ist und dieselben in seiner definitiven Arbeit wohl erschöpfend behandeln wird. Zum Schlusse möchte ich die allgemeine Gültigkeit dieses Schemas für die Lepidopteren nochmals hervorheben und vorschlagen, dieses Einheitsstadium wegen der Zeit seiner Ausbildung in der Ontogenie als Subimaginalstadium zu bezeichnen. Mit Modificationen für die im Princip dichotomische Theilung der Endäste gilt es für die Stammformen aller höhern Insecten [2]).

1) Erich Haase, Zur Entwicklung der Flügelrippen der Schmetterlinge, in: Zool. Anzeiger 1891.

2) In eine Discussion der Ansichten anderer Autoren, namentlich Redtenbacher's und Brauer's, beabsichtige ich hier nicht einzutreten, ich hoffe jedoch bei einer ausführlichen Darstellung der Aderungsverhältnisse demnächst dies nachholen zu können. Redtenbacher gegenüber fühle ich mich verpflichtet, schon hier Folgendes zu bemerken. Hätte ich seine umfassende Arbeit früher gekannt, so wäre mir manche Mühe erspart geblieben. Da ich aber einmal zu der hier niedergelegten Auffassung der Verhältnisse ganz durch eigene Studien gelangt bin, so

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Nach meiner Ableitung des Geäders sind die Verhältnisse bei *Thais* (Taf. 22, Fig. 1) folgendermaassen aufzufassen. Die sogenannte Ader 1 entspricht Ader VI; 1a der Ader V; 2 und 3 dem Complex IV; 4, 5 und 6 dem Complex III; 7—11 dem Complex II; Ader 12 endlich der Ader I. Der Verlauf des Basaltheiles von III ist in der Figur so, wie er sich aus den restirenden Concavfalten und der Zeichnung ergiebt, punktirt eingezeichnet.

Unter Zugrundelegung dieser Auffassung wenden wir uns nunmehr der Betrachtung des Geäders der Verwandten von *Thais* zu.

Bei den Parnassiern ist Folgendes zu constatiren. Die kurze Innenrandsader und die Adern 1—5 verhalten sich wie bei *Thais*. Der Ursprung von 6 ist sehr verschieden, bald ähnlich dem bei *Thais*, z. B. bei *Parn. charltonius* (Taf. 22, Fig. 2), oder er liegt an der Einmündungsstelle der Querader (*P. apollo*), oder endlich Ader 6 zweigt sich von 7 ab (*P. mnemosyne*). Von den Adern 7—11 fehlt eine, aber welche?

Ziehen wir die Pieriden (Taf. 22, Fig. 3a) zur Betrachtung herbei, so scheint auf den ersten Blick da doch Ader 5 oder 6 ausgefallen zu sein; Ader 8 entspränge dann von 7, und 9 von 8. Bedenken wir weiter, dass die (vom Innenrand an durchgezählt) neunte Ader der Parnassier eventuell von dem Discoidalfeld entspringt (*mnemosyne, apollo*), dies aber bei dem zweitobersten Gabelast des Schemas nicht besonders wahrscheinlich ist (man vergleiche auch das Geäder der Nymphaliden (Taf. 22, Fig. 3b), so kommen wir zu dem Resultat, dass bei den Parnassiern Ader 9 ausgefallen ist. Dies ist aber unrichtig, und ich habe diese Speculation bloss deshalb angeführt, um zu zeigen, wie leicht man zu falschen Resultaten gelangen kann, wenn man sich nicht alle in Betracht kommenden Verhältnisse klar gemacht hat. Der Fehler liegt in der Auffassung des Pieridengeäders. Verfolgen wir nämlich bei diesem genauer die Verhältnisse, so finden wir, dass die Concavfalten im Discoidalfeld zu der fünften Ader in dem gleichen Verhältniss stehen wie bei *Thais*, demnach entsprechen sich diese Adern. Ader 6 entspricht sich auch bei beiden, denn Aehnliches wie *Pieris* zeigt auch die Ader 6 von *mnemosyne*, und die Identität wird bewiesen durch *Leucophasia sinapis*, bei der 6 noch direct

---

ist es klar, dass ich die Identificirung der Adercomplexe, wie sie Redtenbacher gegeben, bei aller Hochachtung vor der Fülle des von ihm Gebotenen, nicht ohne weiteres annehmen kann, vielmehr meine eben vorgetragene Ansicht, die durch die Ontogenie gestützt wird, auch ohne ausführliche Begründung auszusprechen mich für berechtigt halte.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

vom Discoidalfeld entspringt. Daraus folgt, dass bei den Pieriden ebenfalls eine der Adern zwischen 7 und 12 ausgefallen ist (bei *Leucophasia* sind sie alle vorhanden), und diese daher nicht herbeigezogen werden können, um die Verhältnisse bei den Parnassiern aufzuklären.

Zu dem richtigen Resultate führt uns die Vergleichung von *Doritis apollinus*. Bei diesem ist Ader 11 sehr verkümmert. Er bildet im ganzen Bau (und in der Zeichnung) den Uebergang von *Thais* zu *Parnassius*. Die Verkümmerung hat zu einem Ausfallen der Ader 11 bei den Parnassiern geführt. Dass dem so ist, wird ziemlich wahrscheinlich gemacht durch die Zeichnung, doch kann ich dies erst später ausführen, nachdem wir diese kennen gelernt haben werden. Ich bin fest überzeugt, dass diese Ableitung durch die Ontogenie bestätigt werden wird; leider konnte ich das zu einer Untersuchung nöthige Material nicht erhalten.

Vergleicht man die oben geschilderten Ursprungsverhältnisse von der Ader 6 der Parnassier mit dem Schema, so muss man darin eine stärkere Differenzirung erblicken. Das Fehlen einer Ader (der Ader 11) ist ebenso aufzufassen.

Luehdorfia puziloi (Taf. 22, Fig. 8) verhält sich ganz wie *Thais* ausser in Folgendem: das Discoidalfeld ist gestreckter, so dass die Querader erst nach dem dritten Fünftel des Vorderrandes einsetzt, und die Adern 10 und 11 sind der gemeinsamen Wurzel von 7, 8 und 9 bedeutend genähert.

Die Näherung von 10 könnte man als primitives Verhalten auffassen, doch ist einer solchen Auffassung gegenüber zu bedenken, dass sie zu Stande kommt durch eine Streckung des basalen und eine Stauchung des peripheren Theils des Discoidalfeldes, und hierin liegt, mit den Verhältnissen des Schemas verglichen, eine starke Differenzirung. Diese Verhältnisse finden sich angedeutet bei *Dor. apollinus* und weisen somit auf eine nähere Verwandtschaft der *Luehdorfia puziloi* mit diesem und damit den Parnassiern hin.

Dass diese Verwandtschaft thatsächlich vorhanden ist, beweist das Vorhandensein der Begattungstaschen bei all diesen Thieren. Diese eigenthümlichen Organe, deren Entstehung während der Begattung zuerst von Reutti beobachtet wurde, finden sich in verschiedener Ausbildung bei den Parnassiern; in neuerer Zeit hat Austant [1]) sogar

1) Jules León Austant, Les Parnassiens de la Faune paléarctique, Leipzig b. Heinr. Heyne.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

daraufhin eine Eintheilung der Parnassier gegeben, die mir allerdings unnatürlich erscheint. Da diese Taschen ausser den eigentlichen Parnassiern nur noch bei *apollinus* und *puziloi* sich finden, eine Abstammung dieser Formen von den Parnassiern aber wegen ihrer ursprünglicheren Aderung nicht anzunehmen, dagegen wohl eine solche aller dieser Typen von *Thais*-ähnlichen Vorfahren sehr wahrscheinlich ist, so muss man annehmen, dass schon bei der gemeinsamen Urform aller dieser Arten die Begattungstasche vorhanden war, und muss demnach erwarten, dass bei den *Thais* noch Spuren davon zu constatiren sind; und in der That, diese finden sich, wenn auch in äusserst rudimentärer Form.

Nach dieser kleinen Abschweifung wenden wir uns der Betrachtung des *Sericinus telamon* zu. Sein Geäder unterscheidet sich von dem der *Thais* nur durch den Ursprung der Adern 6 und 9 von der Einmündungsstelle der Querader. Das Verhalten von 6 ist entsprechend dem oben von Parnassiern Angeführten und somit ebenso wie das von 9 als stärkere Differenzirung zu deuten; letzteres leitet direct zu den eigentlichen Papilios über.

Diese unterscheiden sich von *Thais* eben in diesem letzten Punkt und darin, dass 6 ungefähr von der Mitte der Discocellularader kommt, diese letztere aber fast gerade verläuft, während die von *Thais* im Winkel gegen die Basis ausbiegt. Dass das Verhalten von *Thais,* indem es durch die Winkelbildung die Zugehörigkeit von 6 zur Gruppe III hervortreten lässt, das ursprünglichere ist, brauche ich nicht weiter hervorzuheben. Vor allem ist das Discoidalfeld meist gross bei den Papilios, von starken Adern umgeben und dem Vorderrande genähert. Auf der so bewirkten Verstärkung des Vorderrandes und der Widerstandsfähigkeit des Discoidalfeldes beruht das starke Flugvermögen derselben (Taf. 22, Fig. 9). Die Steigerung der Leistungsfähigkeit der Flügel kann auch dadurch erfolgen, dass die vordern Adern gegen den Vorderrand, der verdickt ist, verstrebt sind (Taf. 22, Fig. 3b).

Die Schwankungen des Geäders innerhalb der Papilios werden später bei der speciellen Ausführung der Verwandtschaft der Papilioniden besprochen werden.

Bevor wir diesen Abschnitt schliessen, haben wir noch kurz das Geäder der Hinterflügel kennen zu lernen. Wie oben hervorgehoben wurde, stammen die Schmetterlinge von Formen ab, bei denen Vorder- und Hinterflügel, wie eben bei allen primitiven Insecten, mehr oder weniger gleichgebildet waren. Betrachten wir nun die Rhopaloceren, so scheint dies in Bezug auf das Geäder auf den ersten Blick mindestens sehr unwahrscheinlich.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Dass es Falter mit ziemlich genau gleichgebildeten Flügeln heut zu Tage noch giebt, ist genugsam bekannt, ich erinnere nur an die Micropteryginen und Hepialiden und auch an die Cossiden. In welcher Weise das Hinterflügelgeäder der Rhopaloceren auf das Schema, wie wir es für die Vorderflügel abgeleitet haben, bezogen werden muss, ist auf vergleichendem Wege nicht leicht in überzeugender Weise darzustellen. Ich will daher nicht weiter ausführen, wie ich mir diese Beziehungen zum Schema denke. Zudem würden uns derartige Ausführungen in Bezug auf die Verwandtschaft der hierher gehörigen Arten nicht weiter führen. In den Figuren 1, 3a, 5, 6 und 7 der Tafel 22 ist die sich ergebende Ableitung für diejenigen Leser, die sich dafür interessiren sollten, eingetragen.

Das fertige Geäder wollen wir aber in Kürze bei den Hauptvertretern kennen lernen.

Dem Innenrande parallel läuft eine Ader, die bei *Papilio* und *Thais* noch gut erhalten, in der Parnassiergruppe zu einer dicht beim Innenrande verlaufenden schwachen Ader verkümmert ist. Die folgende, welche die hintere Grenze des Spreitentheils des Hinterflügels bildet, ist nicht ganz verkümmert, bei *Thais* und *Papilio* ist ihr Verlauf als Falte, resp. an der Zeichnung zu erkennen, bei der Parnassiergruppe fehlt sie oft ganz. Es folgen die vom Discoidalfeld entspringenden Adern 2—7.

Ganz an der Basis des Discoidalfeldes zweigt sich dem Vorderrand ziemlich parallel eine achte Ader ab. Bei *Thais* und *Papilio* verläuft dem Ursprungstheil dieser parallel eine kleine Ader, die, nach kurzem Verlauf scharf abbiegend, in diese siebte einmündet; von der Abbiegungsstelle entsendet sie ein sich wieder spaltendes Aestchen senkrecht zum Vorderrand. Bei den Parnassiern fehlt der parallel verlaufende Zweig, der Ast zum Vorderrand dagegen ist vorhanden, jedoch die Gabelung desselben verkümmert [1]).

Hervorzuheben ist noch, dass die Ausbildung der Schwänze auf Rippe 2, 3 und besonders 4 für die phyletische Stellung der Arten ohne jede wesentliche Bedeutung ist, wie eines Theils das grosse individuelle Schwanken innerhalb einer Art, z. B. bei *Thais cerisyi*, andererseits das Vorkommen eines wohlentwickelten Schwanzes beim Weibe, während der Mann keine Spur davon zeigt (z. B. *Pap. memnon*),

1) Siehe hierüber in meiner inzwischen erschienenen Arbeit: Zur Phylogenie und Ontogenie des Flügelgeäders der Schmetterlinge l. c. p. 600 und 613.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

beweist. Indessen scheint die Neigung zur Schwanzbildung schon bei den gemeinsamen Vorfahren der Papilioniden bestanden zu haben; dies ergiebt sich daraus, dass ausser bei den (Pieriden und) Parnassiern überall geschwänzte Formen vorkommen.

Aus dem bis jetzt Vorgebrachten glaube ich zu der Behauptung, dass die besprochenen Arten in genetischem Zusammenhang stehen, berechtigt zu sein. Ferner ergiebt sich, dass die *Thais* die primitivste Form repräsentiren, dass, durch *Dor. apollinus* verbunden, sich die Parnassier anschliessen; *Luehd. puziloi* gehört auch zu diesem Zweige, hat aber in Habitus und Zeichnung eine den Papilioniden parallele Entwicklung eingeschlagen.

Direct an *Thais* schliesst sich *Sericinus telamon* an, der den Uebergang zu einem Papilionidenzweig, namentlich in der Form, vermittelt. Es sei hier nochmals betont, dass die Papilioniden sich nicht monophyletisch an eine Urform des *Thais*-Stadiums anschliessen lassen, wie zur Evidenz aus der später folgenden Betrachtung der Zeichnung sich ergeben wird.

Sind die aus der Anordnung der Adern abgeleiteten Behauptungen über die Phylogenie richtig, so muss eine Betrachtung der Flügelbeschuppung, wenn an dieser überhaupt etwas verwerthbares herauszufinden ist, zum gleichen Resultat führen.

Die Schuppen sind unzweifelhaft aus Haaren hervorgegangen. Formen, die noch ganz Trichopterenschuppen ähnlich sind, finden wir noch bei Schmetterlingen, z. B. bei *Psyche hirsutella* ♂.

Die eigentlichen Schuppen entstanden aus derartigen Formen durch die Verbreiterung des nicht in die Flügel eingesenkten Theiles des Haargebildes. An typisch ausgebildeten Lepidopterenschuppen unterscheiden wir die Spreite mit Bezahnung, die Buchten (Sinus) und den Nagel oder Stiel. Für die Rhopalocerenschuppen gilt die Ausbildung der Bucht, die Regelmässigkeit ihrer Form und der parallele Verlauf der Seitenränder als charakteristisch.

Stark ausgeprägte Buchten haben aber auch nicht wenige Heteroceren, z. B. *Catocala*, und auch Microlepidopteren, z. B. *Choreutis bjerkandrella*. Dagegen finden sich auch innerhalb der heut zu Tage als Rhopaloceren zusammengefassten Falter Familien, denen die Bucht fehlt, so die Hesperiden.

Die Equitiden haben im Verhältniss zu ihrer sonstigen hohen Differenzirung sehr unregelmässige Schuppen, bei denen oft die Bucht total fehlt[1]).

---

1) In seiner Arbeit: „Die Schuppen an den verschiedenen Flügel-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die unregelmässigen, asymmetrischen Schuppen ohne Sinus sind entschieden älter als die symmetrischen regelmässigen, mit Sinus versehenen, soweit nicht, wie z. B. bei den glashellen Fenstern mancher Falter oder bei besondern Farbeneffecten dienenden Schuppen, secundäre Umbildungen vorliegen.

Unregelmässig sind diejenigen von *Thais* (Taf. 22, Fig. 11), und zwar an der Flügelbasis breiter, gegen den Aussenrand gestreckter werdend, aber alle von sehr einheitlichem Typus. Regelmässiger, aber auch ohne Sinus sind die der Parnassier. Entweder haben sie fast keine Bezahnung (*Parn. apollo, delius,* Taf. 22, Fig. 12) oder, namentlich dann an der Basis des Flügels, ziemlich scharfe Zähne (*Parn. mnemosyne,* Taf. 22, Fig. 13). Bei beiden Formen finden wir die basalen Schuppen (a) breiter, die peripheren in die Länge und dann in eine Spitze ausgezogen. Die Streckung findet aber in der Weise statt, dass der eine Seitenrand sich stärker streckt, die Schuppe dadurch natürlich stark asymmetrisch wird und erst secundär wieder die Symmetrie hergestellt wird (siehe Fig. 12 a—f). Dies sind also offenbar abgeänderte Formen, wie ja auch die Augenzeichnung eine grosse Differenzirung in Bezug auf die Schuppen erkennen lässt: die schwarzen und rothen sind breit, die centralen weissen gestreckt und in eine Spitze ausgezogen.

Ein weiteres Eingehen auf die Parnassier soll als zu weitgehend unterbleiben.

Die Schuppen der eigentlichen Papilios sind regelmässiger als die der *Thais* im Bau, aber sie zeigen doch eine weit grössere Mannichfaltigkeit als z. B. die der Nymphaliden. Die Bucht ist häufig nur an vereinzelten Schuppen ausgebildet (siehe Fig. 15 von *Pap. vertumnus,* Fig. 16 von *ulysses*), bei andern aber auch an den meisten Schuppen deutlich entwickelt (Fig. 14 von *Pap. machaon,* Fig. 17 von *eurypilus*).

Die Form der Schuppen kann sehr unregelmässig sein (*vertumnus*), bei sehr vielen aber zeigt sie bei den meisten Schuppen den Typus der Rhopalocerenschuppen, bei dem die Seitenränder parallel verlaufen [1]) (s. Fig. 14 d).

Was nun die Anordnung der Schuppen anlangt, so ist sie bei den *Thais* meist unregelmässig, bei den Parnassiern theilweise regelmässig und bei den Papilioniden ganz so wie bei andern Diurnen.

---

und Körpertheilen der Lepidopteren", Diss. inaug. Halle 1878, hat R. Schneider die *Thais* und Parnassier, die doch gewiss auffallende Typen sind, gar nicht erwähnt, ausser einer Bemerkung über *Doritis!*

1) Siehe Kettelhoit, De squamis Lepidopterorum, Diss. Bonnae, 1860, 8, citirt bei B. Schneider, l. c. p. 9.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ziehen wir aus all dem die Resultate, so sehen wir, dass *Thais* ein primitiveres Verhalten zeigt als einerseits die Parnassier, andrerseits die Papilioniden. Die aus dem Vergleich der Aderung gewonnenen Resultate werden also bestätigt.

Zeichnung.

Die Zeichnung der Schmetterlinge ist ein Moment, das zur Beurtheilung der phyletischen Beziehungen dieser Thiere erst in letzter Zeit speciell herangezogen worden ist[1]). Man wird ihr wohl vielfach keine grössere Bedeutung zuerkennen wollen; Mancher, der Eimer's Arbeit gelesen, wird die Heranziehung der Zeichnung zu solchen Zwecken darum noch skeptischer gegenüber stehen. In dem Folgenden glaube ich jedoch nachweisen zu können, dass das Studium der Zeichnung, mit der nöthigen Vorsicht betrieben, die Erkenntniss der Verwandtschaft der Schmetterlinge recht wesentlich fördern kann.

Dass der Ontogenie der Zeichnung dabei nur eine beschränkte, wenn auch wichtige Rolle zukommt, ist leicht einzusehen. Denn einerseits können sehr primitive Stadien der Zeichnung recapitulirt werden, andrerseits aber werden nur solche Stadien wiederkehren, welche recapitulirt werden können, ohne dass in grösserm Umfange eine Einlagerung und darauffolgende Resorption eines Pigments nöthig wird, um eventuell einem zweiten Platz zu machen: ein derartiger Process wäre eine Energieverschwendung, und eine solche müsste gerade im Puppenstadium sehr schnell durch Naturzüchtung eliminirt werden. Auch der zeitliche Verlauf des Auftretens der einzelnen Zeichnungen berechtigt uns nicht zu der Annahme, dass diese ebenso in der Phylogenie auf einander gefolgt wären, denn Verschiebungen hierin sind bedingt einmal dadurch, dass die einzelnen Pigmentsorten nach einander zur Ablagerung kommen, zum andern dadurch, dass die Ausbildung der Zeichnung in colossaler Verkürzung erfolgt. Ueber Details

1) Th. Eimer, Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen. Eine systematische Darstellung der Abänderungen, Abarten und Arten der Segelfalter-ähnlichen Formen der Gattung Papilio, Jena 1889. — J. van Bemmelen, Ueber die Entwicklung der Farben und Adern auf den Schmetterlingsflügeln, in: Nederlandsche Dierkundige Vereeniging, Deel 2, 1889. — F. A. Dixey, On the phylogenetic significance of the wing-markings in certain genera of the Nymphalidae. — A. Spuler, Zur Phylogenie der einheimischen Apatura-Arten, in: Stettiner Entom. Zeitung 1890.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Zeichnung können wir nie von der Ontogenie Aufschluss erwarten, wohl aber kann sie uns in grossen Zügen die Bahn vorschreiben, die wir zu gehen haben. Wir werden jedoch nur in wenig Fällen die Ontogenie befragen können, da das Material nicht von allen Species leicht zu beschaffen ist. Zur Darlegung der Verwandtschaft genügt schon die Vergleichung der fertigen Zeichnungen, und dieser wollen wir uns jetzt zuwenden.

Um das Schema der Urzeichnung, wie es sich mir aus den vorkommenden Zeichnungen zu ergeben scheint, vorzuführen, scheinen mir gewisse Parnassier am geeignetsten; wir betrachten deshalb zunächst den *Parn. hardwickii* Gray ♀.

Auf dem Vorderflügel dieses schönen Schmetterlings finden sich folgende Zeichnungen: an dem Aussenrande eine dunkle Saumbinde (die ich in Zukunft als I bezeichnen werde); innerhalb dieser eine dunkle Binde, die durch Zelle sieben läuft (II). Eine dritte Binde zieht innerhalb von dieser Zelle, aber sie noch berührend, vorbei (III). Sie zeigt in den Zellen rothe Flecken und ist in ihrer Mitte etwas verwischt. Eine vierte (IV) liegt über der Discocellularader, zu ihr gehören noch Theile der dunklen untern Umgrenzung des Discoidalfeldes.

Im Discoidalfeld sehen wir zwei schwarze Querbalken, die ich, von Spitze gegen Basis des Flügels fortschreitend, mit V_1 und V_2 bezeichne. Endlich hat der Flügel eine dunkle Wurzel (VI). Der Unterflügel zeigt uns entsprechend eine Randbinde (I), dann eine Binde mit blauen Augen (II), eine dritte mit Roth (III), einen dunklen Wisch über die äussere Grenze des Discoidalfeldes (IV), endlich im Discoidalfeld dunkle Zeichnung (V), mit der dunklen Basis (VI) verschmolzen. Auf der Unterseite des Hinterflügels finden wir an deren Wurzel fast bei allen Parnassiern rothe Flecke wohl entwickelt, aber auch bei andern Formen kommen sie vor, so bei der *thymbraeus*-Gruppe.

Sind diese Binden auf Vorder- und auf Hinterflügeln wirklich entsprechend? Bei den Vorfahren der Schmetterlinge waren Vorder- und Hinterflügel genau gleich gebaut, wie wir früher gesehen haben.

In jenen fernen Zeiten war aber doch gewiss noch keine Färbung und Zeichnung der Flügel vorhanden, die in solcher Weise wie bei unsern Schmetterlingen zu Stande kam. Wie können wir nun wahrscheinlich machen, dass, nachdem die Flügel ungleich geworden waren, doch auf beiderlei Flugorganen genau entsprechende Zeichnungen auftraten [1]? Wir müssen uns vor Augen führen, dass die Differenzirung

1) Wir müssen constatiren, dass das abweichende Verhalten der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Flügel namentlich durch Abänderung der basalen Verbindung der Adern, entsprechend der Aenderung des Flugvermögens, entsteht und dass kein Functionswechsel der Organe auftritt, der den Chemismus ihrer Ernährung im andern Sinne als dem von Plus oder Minus der Zuführung bestimmter Stoffe beeinflusst. Ein Grund, der ein Auftreten identischer Zeichnung auf Ober- und Unterflügel verhinderte, liegt demnach nicht in der Differenzirung der Flügel. Diese Erwägung allein genügte, um eine Auffassung der gleichen Zeichnungen als genau entsprechender Bildungen sehr wahrscheinlich zu machen.

Vollständig bewiesen wird die Richtigkeit dieser Auffassung dadurch, dass wir zeigen, dass die Zeichnung oft ältere Stadien der Flügelentwicklung recapitulirt, und dann dadurch, dass wir nachweisen, dass Varietäten und Aberrationen, die an bestimmten Binden sich ausbilden, in ihren Anfängen auf Vorder- und Hinterflügelzeichnung, in den als entsprechend angesehenen Binden in gleicher Weise sich zeigen.

Für beide Punkte könnte man sehr Vieles anführen, ich will mich auf Weniges beschränken, um meine Leser nicht zu ermüden.

Die Ader 1 a, die gewöhnlich nicht mehr als Ader zu erkennen ist, befindet sich in diesen Fällen zur Zeit der Farbenentwicklung schon in so rudimentärem Zustande wie im fertigen Flügel. Die Zeichnung verhält sich stets so, wie wenn die Ader da wäre auf dem Ober- und gewöhnlich auch auf dem Unterflügel. Allerdings ist dabei zu bemerken, dass diese Ader die wichtige Grenze zwischen Spreiten- und Faltentheil des Flügels bildet!

Die im Discoidalfeld ausgefallenen Adern finden wir oft deutlich, ja in Spuren fast bei allen hierher gehörigen Formen, wenn dies möglich, d. h. das Discoidalfeld nicht monoton gefärbt ist, in der Zeichnung angedeutet.

Für den zweiten Punkt will ich nur ein Beispiel für viele herausgreifen: *Thais rumina v. honnoratii* Boisd. Auf Vorder- und Hinterflügel ist auf beiden in gleicher Weise III verbreitert und das Roth (wie auch in Discoidalfeldern) excessiv vermehrt. Hierdurch glaube ich zur Genüge nachgewiesen zu haben, dass die Zeichnungselemente auf Vorder- und Hinterflügel einander entsprechen.

Micropteryginen und der Hepialiden (anders *Zeuzera aesculi* und Verwandte!) einer solchen Annahme nicht widerspricht, denn an eine Abstammung der Rhopaloceren von so wie diese gebauten Urformen ist nicht zu denken.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Zeichnung ist bei allen Papilioniden auf Ober- und Unterseite im Princip die gleiche, wie ja bei allen Rhopaloceren und vielen Heteroceren; es ist zu beachten, dass die Oberseite sehr häufig stärkere Umbildungen erfahren hat als die Unterseite, dass diese somit in diesen Fällen ein primitiveres Verhalten zeigt.

Sind aber die Zeichnungen der verschiedenen Arten einander entsprechend? Den genetischen Zusammenhang der hierher gehörigen Formen glaube ich durch die Ausführungen über Geäder und Schuppen zur Genüge nachgewiesen zu haben, und ich halte mich daher für berechtigt, auch die Zeichnungen derselben als genetisch zusammenhängend anzusehen. Dass dem wirklich so ist, wird sich aus den folgenden Seiten ergeben, auf welchen wir die Zeichnungen der verschiedenen Falter einer etwas genauern Betrachtung unterziehen wollen.

Bevor wir uns der Vergleichung der einzelnen Zeichnungen zuwenden, haben wir kennen zu lernen, welchen Schwankungen und Abänderungen dieselben im Allgemeinen unterworfen sein können.

Innerhalb einer Art schwanken sie entweder in der Weise, dass alle dunkeln Elemente vermehrt, resp. vermindert sind, oder so, dass dies nur bei einzelnen hervortritt. Die Discoidalzeichnung (Binden V) des Vorderflügels von *Thais polyxena* z. B. (Taf 23, Fig. 1a und b) ist grossen individuellen Schwankungen unterworfen. *Doritis apollinus v. bellargus* und *v. pallidior* zeigen uns zwei Extreme von stark und schwach ausgebildeter Zeichnung (Taf. 23, Fig. a und b). An diesem Beispiele sehen wir, dass die Oberflügelzeichnung ihre Lage streng beibehält in dem Apicaltheil des Flügels, speciell die Lagebeziehungen zu den Abzweigungsstellen der Rippen 8 und 9. Gegen den Innenrand zu lösen sich namentlich die Binden III gerne auf. Dagegen findet beim Unterflügel eine viel grössere Verschiebung vom oder zum Discoidalfeld statt, was uns bei der viel weitgehendern Abänderung des Unterflügels nicht wundern kann. Die einzelnen Elemente sind aber auch bei dem extremen Fall von *pallidior* mit Leichtigkeit festzustellen.

Innerhalb des ganzen Formenkreises können Binden ausfallen, die sich mehr oder weniger vollständig spalten, sie können in verschiedenen Combinationen sich vereinigen, sie können sich in Flecke auflösen, so dass entweder die Adern frei bleiben, oder so dass gerade auf ihnen die dunkle Zeichnung localisirt ist. Sehr variabel sind namentlich die Binden der Hinterflügel, welche die Hauptträger von Schmuckzeichnungen sind und in ihrer Form viel grössere Mannigfaltig-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

keit zeigen, da die Grenzen der Zweckmässigkeit für sie viel weiter liegen als für die Vorderflügel, welche die Hauptarbeit beim Fluge zu leisten haben; diese letztern haben nämlich die Luft zu zertheilen und dem Falter die Geschwindigkeit zu verleihen, die Hinterflügel dienen mehr nur als Steuer und als Fallschirm.

An dieser Stelle komme ich nunmehr auf die Verhältnisse an der Spitze des Parnassierflügels zurück. Wir haben oben nach Analogie von *Dor. apollinus* geschlossen, dass Ader 11 bei den Parnassiern ausgefallen sei; dass 8 und 9 vorhanden seien, werde durch die Zeichnung wahrscheinlich gemacht. Wäre 8 ausgefallen, demnach die letzte zum Aussenrand verlaufende Ader als 9 anzusehen, so müsste die Binde III (denn die Binden behalten, wie alle Falter, die *Thais, Sericinus, Luehdorfia* und Papilioniden beweisen, ihre Lage zu den Gabelungsstellen der Endrippen des apicalen Flügeltheils streng bei) ausserhalb der Ursprungsstelle dieser Ader 9 durchgehen, dies thut sie aber nicht, wie Fig. 3, Taf. 23, zeigt und alle andern Parnassier beweisen. Eine dunkle Bestäubung des fraglichen Winkels findet sich wohl hier und da, ist aber dann stets herzuleiten von der in diesen Fällen eingetretenen Verbreiterung und Ausziehung der dunklen Zeichnung auf den Rippen (z. B. *charltonius*), aber das für Binde III charakteristische Roth findet sich nie in diesem Winkel, während es sonst zwischen 8 und 9 stets da ist, sofern es überhaupt bei der Art in den vordern Flügelzellen auftritt (*apollinus*), und doch müsste es gerade doppelt auftreten, wenn zwei Zellen hierdurch verschmolzen wären. Also Rippe 8 kann nicht ausgefallen sein. Aber vielleicht 9? Wäre diese ausgefallen, so müssten wir Spuren dafür, dass sie vorhanden war, wenigstens hier und da in Form von Falten oder in der Zeichnung vorfinden, denn sehr lange kann sie, wie *apollinus* beweist, nicht ausgefallen sein [1]). Andeutungen dafür, dass Ader 9 ausgefallen ist, konnte ich beim fertigen Thier nicht finden.

Nach dieser Vervollständigung der frühern Angaben nehmen wir den Lauf unserer Darstellung wieder auf.

Auf eine Beschreibung der Thiere nach allen einzelnen Zeichnungselementen kann ich wohl verzichten, indem ich auf die Abbildungen der Tafel 23 verweise, bei denen die entsprechenden Zeichnungsbestandtheile durch die Ziffern I bis VI kenntlich gemacht sind. Dagegen muss ich zu den Veränderungen, welche die einzelnen Zeich-

---

1) In der Ontogenie wird sie, davon bin ich fest überzeugt, wiederholt. Leider hatte ich das zur Untersuchung nöthige Material nicht zur Hand.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nungsbestandtheile bei den verschiedenen Thieren erfahren, soweit sie nicht ohne weiteres verständlich sind, einige Erläuterungen geben. Auf die verschiedenen *Thais* gehe ich nicht näher ein, da wir das von ihnen zu Constatirende auch bei den andern Formen finden.

Die Parnassier (Taf. 23, Fig. 3) zeigen gewöhnlich eine Auflösung der Binden in Flecken, resp. Augen, welche in den Flügelzellen stehen. Diese Stellung haben alle eigentlichen „Augen"-Zeichnungen, soweit nicht das Auge durch Confluenz der Zeichnungselemente mehrerer Zellen gebildet wird. Die *Luehdorfia puziloi,* deren nähere Beziehungen zum Parnassierstamm wir früher kennen gelernt haben, hat sich in Bezug auf die Zeichnung den Papilioniden parallel entwickelt (Taf. 22, Fig. 8).

An der Vorderflügelspitze fällt uns die Verbindung von Binde I mit II auf, ein Verhalten, das wir bei einer Entwicklungsstufe, wie sie *puziloi* repräsentirt, sehr oft antreffen werden; ferner springt die Verbindung der Binden II und III auf Ader 4 sofort in die Augen, die ebenfalls häufig zu beobachten ist.

Fortgesetzt wird diese Binde III weiter einwärts im Winkel zwischen den Adern 3 und 4 und dem Discoidalfeld. Ist das wirklich eine Fortsetzung? Folgende Betrachtung wird uns diese Frage lösen: Die Adern 4, 5 und 6 gehören genetisch zusammen, ebenso 2 und 3. Die Gabelungsstelle des 3. Hauptstammes, aus dem 4, 5, 6 hervorgehen, liegt gerade bei *puziloi* näher dem Aussenrande als die von dem 4., dem 2 und 3 zugehören.

Demnach dürfen wir uns nicht wundern, dass in dem Bezirke von Ader 4, 5 und 6 die Binde III näher dem Aussenrand steht als in dem von Ader 2 und 3. Eine Verbindung der zwei Theile der Binde III besteht nicht bei *puziloi*, wohl aber bei *Sericinus telamon* (Taf. 23, Fig. 5b), und das Verhalten dieses Falters berechtigt uns eben vollständig, die fragliche Zeichnung von *puziloi* als Bestandtheil von III anzusprechen.

Nun, wird man einwenden, was sind denn dann die bei *telamon* zwischen den Adern 2, 3 und 4 zwischen II und der eben als III angesprochenen Zeichnung stehenden Flecke? Wie oben schon angedeutet wurde, ist die Binde III, entsprechend der grössern Längenausdehnung in Zelle 2 und 3, oft verbreitert. Die Binde III hat nun gewöhnlich in sich eine hellere Zone, die oft durch Roth ausgefüllt ist; es besteht also eine Localisirung der dunkeln Zeichnung in zwei Streifen; dies dürfte uns es verständlich machen, dass eben in dieser Binde oft eine Spaltung und dadurch oft eine Verdopplung auftritt, und als einen solchen abgetrennten und dann sich individuell herausbildenden Be-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

standtheil von III haben wir diese dunkeln Flecken aufzufassen. Diese Flecken treten schon bei der zu *Sericinus telamon* überleitenden *Thais cerisyi* auf (namentlich bei *var. caucasica* Led.).

Der in den basalen Winkeln der Zellen 2 und 3 gelegene Theil von III enthält aber wohl auch Theile der dem untern Rand des Discoidalfeldes entlang ziehenden Binde IV (Fig. 5b). In Zelle 1 ist IV wieder selbständig und zieht schräg nach aussen gerichtet zum Innenrande. Eine beginnende Spaltung einer Binde sehen wir auch bei II des Oberflügels von *puziloi*. Die Binde 2 trägt zumeist auf dem Unterflügel blaue Flecken, dadurch findet stets in gewissem Sinne eine partielle Spaltung dieser Binde statt, warum sollte sie auf dem Vorderflügel sich nicht entsprechend verhalten können?

Ausser einer Spaltung der Länge nach können die Binden auch, wie wir schon bei den Parnassiern sahen, eine Auflösung in einzelne Flecken, also eine Spaltung der Quere nach, erleiden, so dass zwischen je zwei Adern ein Fleck zu stehen kommt. Wir bezeichnen dies ebenfalls als Abspaltung, weil wir zur Erleichterung des Verständnisses, und um die Darstellung der höher differenzirten Formen zu erleichtern, die Zeichnungselemente als Binden unterschieden haben. Bei höher differenzirten Formen (*Pap. laodocus*, Taf. 23, Fig. 14) sind die Flecken wirklich durch die Auflösung von Binden, also secundär entstanden. Ich möchte jedoch ausdrücklich hervorheben, dass solche Fleckenreihen die ursprüngliche Zeichnung gewesen sind. Dies beweist, ganz abgesehen von der Ontogenie, einmal das Auftreten des Roth und Blau in einzelnen Flecken, dann das Verhalten der Nymphaliden, endlich das Verhalten sehr primitiver Schmetterlinge, so der *Zeuzera aesculi*. Dass die Zeichnung in Form von Flecken oder Färbung der Rippen zuerst aufgetreten sein muss, ist ja schon a priori aus dem Bau des Schmetterlingsflügels zu erwarten, denn er wird ganz gewiss auch physiologisch durch die Aderung in Bezirke zerlegt, die, soweit sie morphologisch gleichwerthig sind, es auch physiologisch sein werden.

Wenn die Binden durch Quertheilung zerfallen sind, so kann neben den Flecken eine dunkle Bestäubung der Rippen vorhanden sein. Es kann aber endlich auch die dunkle Zeichnung auf den Adern allein localisirt, die Zellen also von dunklen Elementen frei sein. Eine gute Illustration zu diesen Fällen bildet *Pap. laodocus* de Haan (Fig. 14), der bei Binde I das Schwarz auf den Rippen, bei II auf den Feldern und bei III wieder auf den Rippen zeigt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

So viel über die Oberflügelzeichnung! Wir wollen nunmehr einen Vertreter des Genus *Papilio* darauf prüfen, ob sich die Zeichnung der Unterflügel ebenfalls auf die der *Thais*-artigen Formen zurückführen lässt. Wir wählen den *Pap. euphrates* Feld. (Taf. 23, Fig. 7).

Der Abbildung ist die Bezeichnung wie gewöhnlich beigeschrieben. Die Deutung der Vorderflügelzeichnung ist so einleuchtend, dass ich mich sofort dem Unterflügel zuwenden kann. Die Binden I und II erkennt man leicht. Complicirter sind die Verhältnisse von III. Der Befund bei *Pap. euphrates* wird uns verständlich durch die Abart *honnoratii* von *Thais rumina* (Taf. 23, Fig. 2).

Bei *honnoratii* wie bei *euphrates* ist Binde III verbreitert, speciell das Roth (resp. Gelb), dessen einzelne Flecken bei beiden nach der Basis zu heller werden. Die einwärts vom Roth (resp. Gelb) stehenden dunklen Flecken können wir theils als zu Binde III gehörig deuten (in Zellen 2, 6, 7), theils sind sie als Vereinigungen von Elementen der Binden III und IV aufzufassen (in Zellen 3, 4 und 5). So erstreckt sich die Aehnlichkeit zwischen *Th. v. honnoratii* und *Pap. euphrates* noch auf die Ausbildung der einzelnen Zellen (cfr. Taf. 23, Fig. 2 mit 7, bei denen die einzelnen Flecken, soweit dies zum genauen Verständniss nöthig ist, bezeichnet sind). Diese weitgehende Uebereinstimmung der beiden Formen berechtigt und zwingt uns, die Zeichnung von *euphrates* so zu deuten, wie wir es gethan haben. Ueber das Verhalten der Binden V und VI brauche ich wohl keine nähern Erläuterungen zu geben.

Es findet also auf der Unterseite der Hinterflügel einer bestimmten Gruppe von Papilioniden ein Zusammenwirken von Bestandtheilen zweier Binden statt, um einer eigenartigen Zeichnung den Ursprung zu geben: der „Prachtbinde" (ich acceptire diese Eimer'sche Bezeichnung). Daraus, dass sich die Binden III und IV gemeinsam an ihrer Ausbildung betheiligen, erklärt sich ihre grosse Mannigfaltigkeit und namentlich der Umstand, der ohne diese Erklärung befremden würde, dass sie aus Theilen innerhalb und aus solchen ausserhalb des Discoidalfeldes gebildet sein kann.

Da IV fast nie Roth ausbildet, so müssen wir das Roth der Prachtbinde meist ausserhalb des Discoidalfeldes finden (Fig. 8). Finden wir es aber auch innerhalb, so muss entweder III sich so weit einwärts ausgedehnt haben, was bei der secundären Natur der das Discoidalfeld schliessenden Querader und dem innigen Zusammenwirken von III und IV nicht unwahrscheinlich ist, oder es muss von V stammen, und dies letztere Verhalten scheint mir bei einzelnen Faltern sicher

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Fall zu sein (z. B. *P. sinon*). Eine Besprechung der einzelnen Fälle würde den Rahmen dieser Arbeit überschreiten.

Das Verhalten der Binden I und II ist bei den Faltern mit hochdifferenzirter Prachtbinde meist so complicirt, dass ich an dieser Stelle nicht auf dasselbe eingehen kann, denn nur eine ganz ausführliche Betrachtung kann die Deutung der einzelnen Zeichnungsbestandtheile sicherstellen.

Im Allgemeinen findet bei den Formen mit Prachtbinde eine weitgehende Längsspaltung der Randbinden I und II statt, das Blau von II tritt sehr gegen den Rand vor, eventuell in das Gebiet von I übergreifend.

Soweit die Besprechung der schwieriger zu erklärenden Umwandlungen, die eine weitere Verbreitung bei den Papilioniden haben.

Bevor wir uns nun den Verwandtschaftsbeziehungen der Papilioniden unter einander zuwenden, wollen wir die bisherigen Resultate kurz zusammenfassen:

1. Die Schmetterlinge stammen von Neuropteren-artigen Formen ab und haben im Flügelbau eine nähere Uebereinstimmung mit den Trichopteren, doch können sie nicht von Formen abstammen, die wie die heutigen Arten organisirt waren; ebenso sind sie nicht monophyletischen Ursprungs.

2. In der Ontogenie erscheint bei den Schmetterlingen eine einheitliche Form des Aderverlaufs, die wir als das Subimaginalstadium der Aderentwicklung bezeichnen.

3. Im Flügelbau (Geäder und Beschuppung) zeigen die *Thais*-Arten eine ursprünglichere Ausbildung als die übrigen Equitiden. So wie bei den *Thais* war demnach der Bau des Geäders bei den Vorfahren, und es haben sich aus derartig organisirten Formen die Hauptstämme der Papilioniden und Parnassier (und aus ganz ähnlich gebauten auch die Pieriden) entwickelt.

4. Bei den Equitiden (überhaupt den Rhopaloceren und sicher nachzuweisen bei vielen Heteroceren) sind auf Oberflügel und Unterflügel einander entsprechende Zeichnungen, die auf Oberseite und Unterseite identisch sind und aus Flecken-Querbinden ursprünglich bestanden. Alle Equitidenzeichnungen stammen von einer Urform der Zeichnungsanordnung ab; damit soll jedoch keineswegs gesagt sein, dass, als die Zeichnung sich ausbildete, dies nur bei einer Art geschah, von der dann alle heutigen Formen abstammten!

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Zweige des Papilionidenstammes.

Eine detaillirte Ausführung der Beziehungen der ungeheuer formenreichen Papilios zu einander würde, wenn nicht eine grosse Zahl von Abbildungen beigegeben wäre, für einen andern Leser als den Specialisten nur von geringem Interesse sein und wäre auch in dieser Zeitschrift nicht an ihrer richtigen Stelle. Wir wollen deshalb die Verwandtschaft dieser grossen Gattung nur in grossen Zügen dem Leser vor Augen führen, und solche Arten, deren Einreihung an einer bestimmten Stelle nur durch weitläufige Erörterungen sicher begründet werden kann, sollen nicht berührt werden.

Wir gehen wiederum vom Geäder aus (doch müssen wir die Flügelform mit betrachten) und versuchen nach dessen Verhalten die Falter in Hauptgruppen einzutheilen; es soll aber hier gleich bemerkt sein, dass es bei extrem differenzirten Faltern oft geradezu unmöglich ist, sie nach dem Geäder einer bestimmten Gruppe zuzutheilen.

Am schärfsten von den andern getrennt ist der Zweig des *euphrates* (die von Eimer behandelte Gruppe, die ich nach diesem Schmetterlinge benenne, weil er uns den Schlüssel für das Verständniss der Unterflügelzeichnung giebt).

Charakterisirt ist der Flügel der hierher gehörigen Falter (Taf. 22, Fig. 9a) durch Folgendes: Das Discoidalfeld ist lang, aussen schräg abgestutzt durch die fast ganz gerade verlaufende Discocellularader, von der ziemlich in der Mitte Ader 6 entspringt. Eine Verlängerung der Querader trifft den Vorderrand so, dass der nach der Flügelbasis offene Winkel, den sie mit demselben bildet, ungefähr ein rechter ist. Das Wurzelstück von Ader 7 ist kurz und gerade, auf dem kürzesten Weg zum Aussenrand gerichtet, von der vordern Grenze des Discoidalfeldes ist es gewöhnlich nach hinten abgeknickt. Die Adern 7 und 8 sind stark divergirend, relativ gerade und kurz (wegen der Flügelform). Die Adern 10 und 11 sind sehr schwach und entspringen weit aussen am Discoidalfeld, die Spitze des Flügels wird durch 9 markirt, die in scharfem Winkel, also nicht geschwungen an den Rand stösst. Von ihrem Ende an ist der Flügel scharf nach hinten abgebogen, der Aussenrand verläuft ziemlich gerade, um hinten ebenfalls ziemlich unvermittelt zum Innenrand umzubiegen.

Der Hinterflügel des *euphrates*-Zweiges ist unterschieden von den andern durch die scharfe Abknickung der mit dem Wurzeltheil von 8 parallel ziehenden Ader, die stärker ist als der Wurzeltheil selbst (Fig. 9a bei *). Ferner ist die Discoidalgrenzader zwischen Basis und Ader 7 lang, und Ader 7 liegt ziemlich in der Verlängerung dieses Grenz-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

adertheils. Das zwischen den Adern 7 und 6 liegende Stück der Discoidalgrenze ist auch lang und nach dem Innenrand zu ausgeschweift. Die Ursprungsstelle von Ader 5 bildet die am weitesten vorspringende Stelle des Discoidalfeldes. Meist ist dieses Verhalten sehr deutlich, undeutlich nur bei den *agamemnon*-ähnlichen.

Die Flügel sind gewöhnlich auf Rippe 4 lang geschwänzt. Die Schwänze fehlen nur bei den Endgliedern, z. B. der *agamemnon*-Gruppe, waren aber wohl auch bei diesen früher entwickelt und sind zurückgebildet worden.

Ein anderer Zweig, dem die merkwürdigsten Formen, die den Danaiden ähnlichen, die Ornithopteren und die schwarzen Waldpapilios der *vertumnus*-Gruppe angehören, hat folgende Kennzeichen (doch sind sie manchmal bei extremer Differenzirung wieder secundär verschwunden) (Taf. 22, Fig. 9 b): Die Adern 11 und 12 sind kräftig und entspringen näher der Basis. Das Discoidalfeld ist auf den Vorderflügeln mittellang, auf den Unterflügeln gestaucht, ohne die vorgezogene Spitze der *euphrates*-Gruppe, die Discocellularader ist oft abgeknickt.

Zwischen diesen beiden Formenreihen halten die mit *machaon* verwandten die Mitte; die Adern sind bei ihnen meist schön geschweift.

Der Randaugenzweig wird charakterisirt durch die Gestaltung der Ader 9 am Vorderrand der Hinterflügel. Diese verläuft derart, dass ein recht bedeutender Raum zwischen ihr und Ader 8 eingeschlossen wird.

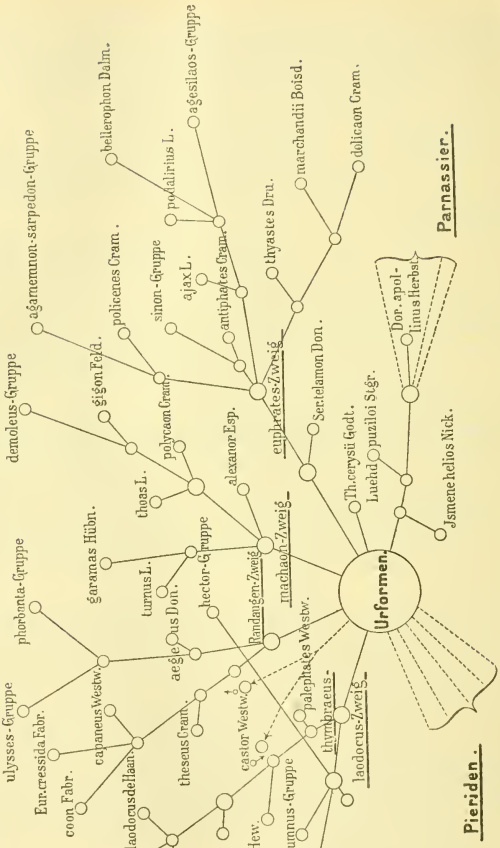
Einen Falter nur nach Merkmalen der Aderconfiguration dem einen oder andern Zweig zuzutheilen, ist bei stark differenzirten Formen nicht oft zulässig; maassgebend bleibt stets die Zeichnung, natürlich nur dann, wenn wir Formen haben, die einen Uebergang vermitteln.

Die Zeichnungen der einzelnen Gruppen auf das Schema zurückzuführen, gelingt bei den Vorderflügeln fast stets ganz leicht, bei den Hinterflügeln bietet die Deutung manchmal mehr Schwierigkeiten, doch kommt es immer nur darauf an, wenn ich so sagen darf, den Schlüssel zu finden, dann werden einem die Verhältnisse und der Zusammenhang vieler Falter auf einmal klar.

Für den *euphrates*-Zweig habe ich den Schlüssel oben gegeben, indem ich zeigte, wie die Unterflügelzeichnung nach *ab. honnoratii* zu deuten ist, und damit die Bildung der für diesen Zweig charakteristischen Prachtbinde erläutert habe. Wie ich mir die Verwandtschaften der einzelnen Gruppen dieses Zweiges vorstelle, ist aus dem Stammbaum ersichtlich. Meine Ansicht zu begründen, wäre nur durch ausführliche Besprechung der einzelnen Falter an der Hand einer Menge von Ab-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

STAMMBAUM DER PAPILIONIDEN.



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bildungen möglich. Sowie man die Falter in natura vergleicht, wird sich für jeden wohl bald ergeben, warum er an die betreffende Stelle des Stammbaumes [1]) eingereiht ist.

Der *machaon*-Zweig zeigt verschiedene Gruppen. Bei *machaon* und seinen nächsten Verwandten verschwindet Binde III bis auf rothbraune Wische innerhalb der Blaubinde II. Bei *thoas* rücken die Binden II und III gemeinsam näher ans Discoidalfeld, ebenso bei *gigon* (Taf. 23, Fig. 9), bei dem jedoch schon eine Umänderung dieser Binden stattfindet, die uns zu der *demoleus*-Gruppe überleitet (Fig. 10) bei der aus II und III augenartige Flecke, resp. schöne Augen in Zelle 1 und 7 sich differenzirt haben. Einen leicht verständlichen Seitenzweig bilden die *turnus*-ähnlichen Falter mit Endformen wie *garamas.*

Zum Verständniss des Randaugenzweiges ist zu bemerken, dass die grossen, mehr oder weniger bunten Randflecken nicht den Augen der Parnassier, also Theilen der Binde III entsprechen, wozu einen eine falsche Auffassung von *Eurycus cressida* wohl verleiten könnte. Diese Flecken entstehen vielmehr durch secundäre Buntfärbung der zwischen den Binden I und II gelegenen Theile der Grundfarbe, die bei der Ausdehnung und Verschmelzung von I und II übrig geblieben sind. Eine sehr einheitliche Endgruppe dieses Zweiges bilden *ulysses* und seine nächsten Verwandten. Ich möchte jedoch an dieser Stelle hervorheben, dass gerade diese Formen, die gewissermaassen der Differenzirung nach die letzten sind, doch wohl seit sehr langer Zeit auf diesem Endstadium angekommen sind, wie die vielen bestehenden localen Spielarten und Unterarten beweisen.

Wie wir die Zeichnung des *thymbraeus-laodocus*-Zweiges aufzufassen haben, finden wir durch Vergleichung der *Thais ab. honnoratii* (Taf. 23, Fig. 2) mit *Papilio thymbraeus* (Taf. 23, Fig. 11), der trotz seines Unterflügelgeäders hierher zu stellen ist. An ihn schliessen sich einerseits die *agavus* und *hector* verwandten Falter an, andererseits werden uns durch ihn die *vertumnus*-ähnlichen verständlich. Die vielen localen Formen, in denen diese Arten vorkommen, sowie die grosse Uebereinstimmung, die sie fast alle unter einander zeigen, scheinen mir zu beweisen, dass sie seit langen Zeiten keine irgendwie bedeutendern Veränderungen erfahren haben. Zu einem Nebenzweig des *thymbraeus-laodocus*-Zweiges leiten uns *palephates* ♀ und *castor* ♀

---

1) Durch ein Versehen ist bei der Umzeichnung des Stammbaumes die zu dem über dem Wort Pieriden stehenden Ringe gehörige Bezeichnung *thymbraeus* weggelassen worden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

(Taf. 23, Fig. 13) über; von derartigen Vorfahren stammen die Danaiden-, resp. *Euploea*-artigen Falter wie *dissimilis* und *slateri*[1]) ab. Nach seiner Zeichnung ist *laodocus* (Taf. 23, Fig. 14) hier anzuschliessen, der uns hinüberleitet zur *memnon*-Gruppe einer-, zur *Ornithoptera*-Gruppe andererseits. Diese Formen alle zu einem Zweig zu stellen, werde ich veranlasst einmal durch die übereinstimmende, charakteristische Configuration des Geäders, die oben geschildert wurde, dann durch die Uebereinstimmung in Habitusmerkmalen, schliesslich durch das stets deutliche Vorhandensein der (oft rothen, resp. gelben) Flecken, die wir bei den Parnassiern so schön entwickelt sehen, auf der Unterseite der Hinterflügel an deren Wurzel.

Hiermit schliesse ich die speciellern Ausführungen. In der Arbeit habe ich mich bemüht, zunächst darzulegen, in welcher Weise das Schmetterlingsflügelgeäder von dem älterer Insectentypen abzuleiten ist. Ferner haben wir mit Hilfe der hieraus sich ergebenden Gesichtspunkte eruirt, dass die Geäder der Papilioniden sich von einem Einheitsstadium ableiten, wie es etwa die *Thais*-Arten repräsentiren. Die Flügel der Equitiden haben wir dann genauer gemustert, die weiter abstehenden Pieriden unberücksichtigt gelassen. Ferner haben wir kennen gelernt, in welcher Weise die Zeichnungen aller dieser Formen auf ein Schema zurückzuführen sind. Ich hebe zum Schluss ausdrücklich nochmals hervor, dass die Papilios polyphyletisch von Urformen abstammen, die unter einander sehr ähnlich gebaut waren. Die von mir gegebene Darstellung des Stammbaumes ist nicht in der Weise aufzufassen, dass von vier Grundarten aus durch Differenzirung alle andern entstanden seien, sondern die vier Hauptzweige fassen Formenreihen zusammen, die sich von Anfang an einige Zeit hindurch in vielen Punkten parallel entwickelt haben. Die Verwandtschaften und die parallelen Entwicklungen innerhalb der Papilios sind in dieser Arbeit nur so weit ausgeführt, dass daraus einerseits ersichtlich wird, wie wichtig die Zeichnung ist für die Erkenntniss der Beziehungen der Falter zu einander, und dass andererseits die Grundzüge der Verwandtschaft der Papilioniden klargestellt sind.

---

1) Dass diese Formen sehr schön durch Uebergangsstufen mit andern verbunden sind, spricht nicht für Entstehung derselben in Nachahmung schon ausgebildeter Typen (mimicry). Vergleiche auch p. 310 ff. von Entomol. Erinner. an Südamerika von Dr. Hahnel, in: Deutsche Entomol. Zeitschrift der Vereine Iris, Dresden, und Entom. Verein Berlin, 1890, eine Arbeit, die eine Fülle der interessantesten biologischen Beobachtungen bietet.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Für das Interesse, welches er diesen Studien entgegenbrachte, bin ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Rath Weismann zu grossem Dank verpflichtet. Bei der Abfassung der Arbeit wurde ich in der liebenswürdigsten Weise von Herrn Professor Dr. H. E. Ziegler unterstützt, wofür ich demselben auch an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank ausspreche. Durch die Ertheilung von Rathschlägen in technischen Fragen bin ich Herrn Dr. O. vom Rath, für die Ueberlassung von Material Herrn Prof. Dr. Schneyder dahier zu bestem Dank verpflichtet.

Freiburg i./Br., Juni 1891.

P. S. Leider wurde die Fertigstellung dieser Arbeit seiner Zeit durch meine Einberufung zu einer militärischen Uebung sehr verzögert; seit Einsendung des Manuscripts ist über ein Jahr vergangen. Inzwischen sind meine Studien: Zur Phylogenie und Ontogenie des Flügelgeäders der Schmetterlinge (in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 53) erschienen und so zu der hier mitgetheilten vorläufigen Ableitung des Schemas des Lepidopterenflügelgeäders die ausführliche Darstellung schon veröffentlicht. Gleichwohl glaubte ich den betreffenden Abschnitt nicht streichen zu sollen, da er mir zur Begründung meines Standpunktes unentbehrlich schien. Mit diesen Verhältnissen bitte ich zu entschuldigen, dass ich die Arbeit, sowie sie seiner Zeit geschrieben wurde, jetzt noch erscheinen lasse.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Erklärung der Abbildungen.

Taf. 22.

Fig. 1. Geäder von *Thais polyxena.* Wie bei allen Figuren sind die Hauptaderbezirke mit den römischen Ziffern I—VI bezeichnet. Mit arabischen Ziffern ist die zur Zeit gebräuchliche Bezeichnung der einzelnen Adern eingetragen.

Fig. 2. Geäder von *Parnassius charltonius.*

Fig. 3 a. Geäder von *Pieris napi.*

Fig. 3 b. Geäder von *Vanessa atalanta.*

Fig. 4. Geäder von *Micropteryx semipurpurella.* Beim Vergleich mit Fig. 10 erhellt, in wie schöner Weise uns dieser Flügel ein Schema des Schmetterlingsgeäders zeigt. Der eine fehlende Endgabelast von II findet sich bei andern Micropteryginen, die sogar eine Vermehrung der Endgabeläste verschiedener Aderbezirke aufweisen können, z. B. *M. fastuosella,* bei der hier und da sogar V gegabelt ist.

Fig. 5. Geäder von *Hepialus sylvinus.* Die Endgabelung von II findet sich nicht immer in der Weise, wie die Abbildung es zeigt, einer der Endäste kann fehlen.

Fig. 6. Geäder von *Stenophylax concentricus.*

Fig. 7. Geäder von *Hydropsyche sp.* Man beachte die bei * zum Vorderrand laufenden Aederchen. Dasjenige des Hinterflügels ist bei fast allen Schmetterlingen vorhanden, namentlich bei Formen ohne Haftborste (Rhopaloceren) wohl entwickelt.

Fig. 8. Geäder von *Luehdorfia puziloi.*

Fig. 9 a. Geäder von einem *Papilio* des *euphrates*-Zweiges. Die Figur ist wie die folgende schematisch, zur Demonstrirung der Verschiedenheiten im Flügelbau der verschiedenen Gruppen.

Fig. 9 b. Geäder von einem *Papilio* der *vertumnus*-Gruppe.

Fig. 10. Subimaginalstadium des Geäders von *Mamestra brassicae.* Wir sehen die 6 Hauptbezirke: I ungetheilt, II mit 1 + 4 Endästen,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

III mit 3, IV mit 2 Endadern, V ungegabelt, VI mit einem Zweig zum Hinterrand.

Fig. 11. Schuppen von *Thais polyxena.* *a—d* vom Vorderrand, die Seitenränder sind nicht parallel, Sinus sind keine vorhanden, die Bezahnung ist ganz unregelmässig. Andeutung eines Sinus (*c*) findet sich selten auf der Unterseite.

Fig. 12. Schuppen von *Parnassius delius.* *a—f* zeigen uns, in welcher Weise die Schuppen von der Basis (*a*) zum Aussenrand (*f*) ihre Gestalt ändern. Durch asymmetrische Ausbildung einer Spitze erfolgt die Umwandlung.

Fig. 13. Schuppen von *Parnassius mnemosyne.* Die Schuppen unterscheiden sich von denen des *delius* durch die auffallend scharfe Ausbildung der Zähne. Das Verhältniss der Schuppen an der Basis zu denen am Aussenrand ist das gleiche.

Fig. 14. Schuppen von *Papilio machaon.* *a* zeigt eine Schuppe, die der gewöhnlichen Form der Diurnenschuppen gleicht, *b* und *c* zeigen dagegen Schuppenformen, wie wir sie bei *Thais* und den Parnassiern sahen, *d* ist die gewöhnliche Form der gelben Schuppen.

Fig. 15. Schuppen von *Papilio vertumnus v. pyrochles.* *a* und *c—e* verschiedene Formen von schwarzen Schuppen der Oberseite, *f* zeigt Sinus, derartige Formen sind selten, auf den Unterflügeln häufiger als auf den Oberflügeln, *b* zeigt die Form der roten Schuppen der Hinterflügel und der grünen der Vorderflügel.

Fig. 16. Schuppen von *Pap. ulysses.* *b*, *c*, *d* schwarze Schuppen von der Oberseite der Vorderflügel. Die Hinterflügelschuppen zeigen schwache Sinus, ebenso die der Unterseite. *a* zeigt die Form der blauen Schuppen.

Fig. 17. Schuppen von *Pap. eurypilus.* a grüne Schuppe vom Oberflügel, sie zeigt unregelmässige Sinusbildung, *b—d* schwarze Schuppen der Oberseite; man sieht Spuren von Sinusbildung, *e* Form der weissen Schuppen der Unterseite.

Tafel 23.

Die Bezeichnung der Binden ist mit römischen Ziffern eingetragen.

Fig. 1 a und b. *Thais polyxena,* Wien. Verz., beide Exemplare aus Ungarn.

Fig. 2. *Thais rumina* Linn. *ab. honnoratii* Boisd. aus Südfrankreich.

Fig. 3. *Parnassius hardwickii* Gray ♀.

Fig. 4 a. *Doritis apollinus* Herbst, *v. bellargus* aus Antiochien.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 4 b. *Doritis apollinus v. pallidior* aus Armenien.

Fig. 5 a b. *Sericinus telamon* Don. ♀ und ♂.

Fig. 6. *Luehdorfia puziloi* Stg.

Fig. 7. *Papilio euphrates* Feld.

Fig. 8. *Pap. ajax* L.

Fig. 9. *Pap. gigon* ♀ Feld.

Fig. 10. *Pap. demoleus* L.

Fig. 11. *Pap. thymbraeus* Boisd. Die schmalen rothen und weissen Bindenstücke sind die modificirten hellen Stellen zwischen I und II (cfr. Fig. 2).

Fig. 12. *Pap. torquatus* ♀ Cram. nach Hübner; die mit * bezeichneten rothen und weissen Flecken sind die zwischen I und II stehen gebliebenen, modificirten Reste der Grundfärbung; dadurch, dass sie mit den zum Gebiet von III gehörigen rothen Flecken verschmelzen, wie dies schon in den Zellen 2 und 3 geschehen ist, entstehen die Schmuckflecken der *vertumnus*-Gruppe.

Fig. 13. *Pap. castor* Westw. ♀.

Fig. 14. *Pap. laodocus* de Haan.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

A. Spuler del. Verl. v. Fischer, Jena. Lith. Anst. v. J. Klein, Jena.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Geographie und Biologie der Tiere

Jahr/Year: 1892

Band/Volume: 6

Autor(en)/Author(s): Spuler Arnold

Artikel/Article: Zur Stammesgeschichte der Papilioniden. 465-498