

des Individuums, noch eine gewisse Zahl von Generationen zur Sporenbildung notwendig. — Dieser erste Versuch, auch die Bakterien in den Gesichtskreis der Klebs'schen Schule hineinzuziehen, hat sich bewährt und wird hoffentlich nicht ohne Anregung zu neuen Studien bleiben.

Hans Bachmann (Luzern). [29]

## Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen.

Nach G. H. Th. Eimer.

Von Dr. Gräfin M. von Linden,

Z. Z. stellvertretender Assistent am zoologischen Institut der Universität Halle.

(Schluss.)

Was die Gesamtfärbung und die Gestalt der der *Podalirius*-Gruppe angehörenden Schmetterlinge betrifft, so finden wir die Neigung zur Umbildung der gelben Gesamtfärbung der Flügel in einen grünlichen Ton. Die Grünfärbung beginnt an den Flügelwinkeln und zeigt sich besonders häufig bei den amerikanischen Formen, wo auch die Flügel die Neigung haben, glashell zu werden. Ferner wird das ursprüngliche Gelb der Afterflecke und der Prachtbinde in Rot verwandelt. Bemerkenswert ist es ferner, dass an denselben Stellen, wo sich bei der asiatisch-europäisch-afrikanischen Linie blaue Färbung ausgebildet hat, solche auch bei Amerikanern auftritt (*Protesilaus*, *Telesilaus*). Auch für die Länge der Schwänze besteht eine bestimmte Entwicklungsrichtung. Während dieselben innerhalb der *Podalirius*-Gruppe länger werden, bilden sie sich bei höher stehenden Papilioniden fast bis zu völligem Schwinden zurück.

Beweisend für die Richtigkeit der auf Grund der Zeichnungsabänderungen abgeleiteten verwandtschaftlichen Beziehungen der Segelfalter ist die Thatsache, dass dieselben Umbildungen der Zeichnungselemente, welche die typischen Eigenschaften der Arten bilden, in ihren Anfängen für die Unterscheidung der Abarten maßgebend sind und sich zu allererst innerhalb der Stammform als individuelle Unterschiede geltend machen. So werden z. B. die Flügel des *Papilio-Podalirius-Podalirius* Eimer durch Fütterung der Raupe mit Kultur- und Gartenpflanzen (übrigens auch bei Aufzucht der Puppe in großer Wärme) fast durchsichtig und schuppenlos, dieselbe Erscheinung, welche bei den meisten südamerikanischen Gliedern der *Podalirius*-Gruppe (*Agesilaus*, *Protesilaus* und *Epidaus*) zu beobachten ist. Bei dem algerischen *Podalirius Lotteri* Aust. verwandelt sich der orangegelbe Teil der Prachtbinde in rotgelb, gleichzeitig werden die Schwänze länger, die Binden IX und X des Hinterflügels verkürzen sich, ebenso der Stiel der Gabelzelle, lauter Eigenschaften, die in erhöhtem Maß die Wüstenform *Podalirius virgatus* kennzeichnen und bei den Amerikanern zu Artmerkmalen werden.

Auch die grünliche Färbung, welche bei weiter fortgeschrittenen *Podalirius*-Arten herrschend wird, zeigt sich schon in ihren Anfängen bei unserm Segelfalter, und zwar macht sie sich bei Faltern; die von Bonn stammen, besonders bemerkbar. Nicht selten finden sich bei *Podalirius*-*Podalirius* die Queradern im Vorderflügel zwischen Binde I und II III schwarz gefärbt, so dass dadurch eine Verbindung zwischen den beiden Binden hergestellt ist. Zuweilen wird dabei der äußere Rand der Binden II III dadurch gezackt, dass derselbe sich je mit einer Spitze in die Queradern des Zwischenraumes hineinzieht. Diese Zacken können sich bis zur äußeren Binde hinziehen, während diese im entgegengesetzten Sinn gezackt ist. So beginnt sich das Band zwischen Binde I und II III in kleine halbmondförmige Flecke aufzulösen, eine Entwicklungsrichtung, welche, wie wir sehen werden, in den anderen Gruppen der Papilioniden verbreitet und besonders für die *Machaon*-Gruppe charakteristisch ist.

Von diesen Thatsachen ausgehend gelangt Eimer zu Abstammungsbeziehungen, welche die Arten *Alebion Paphus* und *Glycerion* den Stammeltern der übrigen Glieder der *Podalirius*-Gruppe am nächsten stellen. Mit diesen drei Vertretern scheint *Podalirius* einen gemeinsamen Ursprung zu haben. Am nächsten verwandt mit den noch sehr ursprünglichen Formen, ohne jedoch dabei einen unmittelbaren Zusammenhang mit den jetzt lebenden zu postulieren, sind die amerikanischen Arten *Agesilaus*, *Protesilaus*, *Epidaus*, während *Bellerophon* und *Agestes* als die weitest fortgeschrittenen Formen des amerikanischen bzw. des europäischen Zweiges zu betrachten sind. Wahrscheinlich ist die Heimat der Segler in Asien zu suchen. Die ganze Entwicklung der Formen weist darauf hin, dass von hier aus sich eine Linie nach Europa und von da nach Nordafrika und Kleinasien, eine andere von Asien nach Amerika verbreitet hat.

Die Glieder der zweiten der *Antiphates*-Gruppe, gehören allein Ostindien an und schlagen in der Entwicklung ihrer Zeichnung zwei Richtungen ein, deren beide von der durch *Epaminondas* Oberth. dargestellten Grundform ausgehen und einerseits in *Euphrates-Antiphates*, andererseits in *Androcles Dorcus* auslaufen. Die Wege, welche die Zeichnung verfolgt, um zu Mustern zu führen, wie sie in der *Antiphates*-Gruppe auftreten, sind größtenteils schon in der *Podalirius*-Gruppe vorgezeichnet. Die Neigung zu grünlicher Färbung, das Schwinden der Binden von hinten nach vorne mit Ausnahme der Randbinden, die Verschmelzung von Binde II III und V VI, das Bestreben von Binde I sich mit II III und der letzteren sich mit V VI zu vereinigen, sind Entwicklungsrichtungen, welche für beide Reihen dieser Gruppe gleich wichtig werden. Auch das Verhalten des Prachtwinkels, der sich von hinten auflöst, wird schon bei einzelnen Papilionen der ersten Gruppe beobachtet (*Epidaus* Doubl. Her. *Neosilaus* Hoffer.) gewinnt aber hier noch größere Bedeutung. Dasselbe gilt für die in der *Antiphates*-Gruppe herrschend werdende Eigenschaft der Binden, sich zu verbreitern.

Neu ist für einzelne Arten das Verhalten der Randbinden im Hinterflügel, die sich in Bruchstücke und Flecke auflösen und teilweise zu schwinden scheinen, während bei der Reihe *Epaminondas-Euphrates-Antiphates* eine

neue breite Querbinde gebildet wird, die bei *Euphrates* Feld zu vollem Ausdruck kommt —.

Eine weitere Vereinfachung der Zeichnung, welche bei den Vertretern der *Antiphates*-Gruppe zu beobachten ist, äußert sich neben der Verkürzung und dem Zusammenfließen von bestimmten Binden auch darin, dass sich Prachtquerbinde und Afteraugenfleck bis auf Spuren zurückbilden. Dasselbe gilt für die blauen Halbmondflecke des Seitenrandes der Hinterflügel. Wie bei der *Podalirius*-Gruppe so hat Eimer auch bei den *Antiphates* beobachtet, dass die Abänderungen erst am Einzeltiere auftreten und, indem sie immer beständiger werden, schließlich zu Abart und Art führen.

Die *Antiphates*-Gruppe schließt sich nicht unmittelbar an die *Podalirius*-Gruppe an. Als Ausgangspunkt dieser Gruppe muss eine Art angesehen werden, welche mit *Epaminondas*, der einfachsten Form, soweit übereinstimmt, dass eine Fortsetzung der Binden IX, X und I, II, III, bis zum Hinterrande der Vorderflügel bestanden hat. Binde VII und VIII war bei dieser Grundform noch erhalten, V, VI ziemlich weit von II, III entfernt. Die breite Randbinde der Hinterflügel war im Beginn ihrer Bildung begriffen, während die ursprünglichen zwei Randbinden noch im Zusammenhang standen. Auf der Unterseite der Hinterflügel war wohl eine schwarz-rot-schwarze Binde erhalten. Daraus entwickelte sich, dadurch, dass sich die Binden an der Oberseite verkürzten oder schwanden und die neue breite Randbinde der Hinterflügel sich in Stücke oder Flecke trennte, das Rot der Prachtbinde schwand und ihr äußerer Schenkel in Flecke zerfiel, die *Epaminondas*-, *Euphrates*-, *Antiphates*-Reihe, während bei *Epaminondas*, *Androcles*, *Dorcus* Binde I, II, III und V, VI der Vorderflügel zuerst hinten, dann ganz verschmolz und VII und VIII verloren gingen.

Auch die *Leosthenes-Anticrates-Ajax*-Gruppe bringt in den Entwicklungsrichtungen der Zeichnung ihrer Vertreter in der Hauptsache eine Wiederholung desjenigen, was wir bei den beiden vorhergehenden Gruppen erwähnt haben. Ein Blick auf die Tafel zeigt, dass die wesentlichen Unterschiede in der Zeichnung beider Gruppen dadurch hervorgebracht werden, dass bei *Leosthenes-Anticrates-Ajax* das zur Regel wird, was bei den vorhergehenden Formen noch Ausnahme war.

Die Vertreter der *Anticrates*-Gruppe zeichnen sich durch großen Pigmentreichtum aus, vorzüglich die Reihe *Epaminondas*, *Androcles*, *Dorcus*, daher finden wir neben der Neigung der Binden, noch immer kürzer zu werden, das Bestreben derselben, sich zu verbreitern und zu verschmelzen. Binden II, III sind z. B. bei fast sämtlichen Gliedern der Gruppe fest verschmolzen. Der Zwischenraum von I und II, III ist so schmal, dass vielfach auch hier schon eine Vereinigung dieser Binden angedeutet ist. Bei einzelnen Arten wird das die Binden trennende Band dadurch, daß auf den Adern namentlich an der Flügelspitze dunkle Schuppen erscheinen, zuerst in elliptische, später in sichelartige Flecke zerlegt. Man muss übrigens auch hier auf Grund einzelner Zeichnungsmerkmale zwei Untergruppen unterscheiden: die indo-australische und die amerikanische. Nur bei der ersten besteht z. B. die Neigung der Prachtbinde, sich in Flecke aufzulösen, was übrigens in ganz derselben Weise vor sich geht wie bei der *Antiphates*-Gruppe. Außerdem erreicht hier die Reduktion des Afteraugenflecks einen größeren Umfang als bei den Amerikanern.

Bei den letzteren ist es dagegen eigentümlich, dass sich die Prachtbinde in der Weise zurückbildet, dass zuerst das Schwarz, dann das Rot von hinten nach vorne schwindet. Auch die Neigung der Binden der Vorderflügel, miteinander zu verschmelzen, geht bei den Amerikanern weiter als bei den Indo-Australiern, indem bisweilen sogar Binde VII und VI mit den Randbinden in Zusammenhang tritt.

Wichtig für beide Untergruppen ist die Eigentümlichkeit, welche weder bei *Podalirius* noch bei *Antiphates* beobachtet wurde, dass die dunkeln Schuppen der Zeichnung nicht schwarz sondern mehr oder weniger dunkelbraun erscheinen und sehr oft Kupferglanz tragen. Auf der Unterseite der Flügel zeichnet sich die Grundfarbe meist durch Atlasglanz aus.

In Bezug auf die Abstammung der *Leosthenes* - *Anticrates* - *Ajax* - Gruppe kommt Eimer zu dem Schluss, dass sowohl die Indoaustriale als auch die Amerikaner ihren Ausgangspunkt von einer *Podalirius*-ähnlichen Form genommen haben. Dieser Form am nächsten stehen unter den Amerikanern *Ajax* L. unter den Indoaustriale *Leosthenes* Doubl. Der letztere hat wie *Podalirius* Binde VII verloren, außerdem noch Binde VI und gleicht in dieser Beziehung und auch im übrigen am meisten dem *Papilio Agesilaus*. Er bildet jedoch nicht die Stammform der Indoaustriale, sondern hat sich wohl früher von ihr abgezweigt. Dagegen, dass *Anticrates*, *Aristeus* Cram., *Hermocrates* Feld, *Aristeoides* Eimer und *Nomius* Esp. unmittelbar von einer *Epaminondas* Oberth. ähnlichen Form abstammen, spricht der Grad der Erhaltung der Prachtbinde bei den zuerst genannten Faltern. Es ist wahrscheinlicher, dass *Epaminondas* Oberth. wie *Anticrates* Doubl. von einer gemeinsamen Form abstammen, deren Ausgangspunkt eben eine *Podalirius*-ähnliche Form ist. Von derselben Stammform sind auch die Amerikaner abzuleiten, von denen ihr *Ajax* L. und *Xanticles* am nächsten stehen.

Auch hier stehen die geographischen Beziehungen der Formen in Uebereinstimmung mit denjenigen, welche sich aus der Zeichnung ableiten lassen. Unter den Indo-Austriale verbreitet sich die Hauptform *Anticrates* von Nordindien bis nach Australien, wo sich der verwandte *Leosthenes* findet, die übrigen Glieder der Untergruppe leben in Indien und auf den indischen Inseln. Die Amerikaner reichen von Nordamerika bis Venezuela, der nördlichste, *Ajax* L., wird in Panama durch *Xanticles* und in Venezuela durch *Arcesilaus* Luc. ersetzt. Eine besondere Entwicklung erfuhren, wie schon früher erwähnt, *Celadon* Luc. auf Cuba und *Sinon* auf Jamaica.

Die vierte, die *Ajax* - *Polices* - Gruppe umfaßt eine Reihe von Arten, welche auf der innerhalb der Segelfalter höchsten Entwicklungsstufe angekommen sind. Die Grundfarbe ist vorherrschend grün geworden, während die Zeichnung im Allgemeinen eine viel größere Fläche des Flügels einnimmt, als es für alle vorhergehenden Gruppen der Fall war, wo immer nur einzelne besonders begünstigte Arten diese Eigentümlichkeit zeigten.

Diese Ausbreitung der Zeichnung auf Kosten der Grundfarben rührt einmal daher, dass sich die Binden verbreitern, und zweitens, dass die Adern ebenfalls in größerer Ausdehnung, als es bisher zu beobachten war, dunkle Schuppen tragen. So kommt eine Querzeichnung der Flügel zu Stande, wie sie andeutungsweise bei Abarten des *Podalirius* auf der Flügelspitze zu erkennen war. Die Verbreiterung der Binden bedingt aber gleichzeitig verschiedene Bindenschmelzungen, z. B. II, III und IV, und ist bei *Rhesus* Bois d. besonders vollkommen. Bis auf einen kleinen Zwischenraum vereinigen sich auch die Binden:

V, VI mit II, III, IV. Ferner zeigen bei allen Arten die Binden VIII, IX und I, II, III die Neigung, sich nach hinten zu vereinigen. Bei *Colonna* Ward. ist das Ueberhandnehmen der Zeichnung soweit fortgeschritten, dass die Grundfarbe nur noch in Gestalt weniger Flecke vorhanden ist und die Zeichnung namentlich auf dem Hinterflügel die ganze Fläche bedeckt, so dass sogar die roten Aftersaugenflecke schwinden. Auch hier ein Streben nach Vereinfachung.

Auf der Unterseite der Flügel kommt besonders bei *Antheus* Cram., *Colonna* Ward. und *Policenes* Cram. eine Fleckenzeichnung vor, die sich zu Querstreifung und schließlich zu Einfarbigkeit umbildet. Die Oberseite geht auch hier in ihren Veränderungen der Unterseite voran. Die beiden Entwicklungsreihen, in welche diese Gruppe zerfällt, unterscheiden sich vorzüglich darin, dass es bei *Ajax* L., *Philolaus* Boisd. wohl zu einer Verbreiterung der Binden, jedoch zu keiner Fleckenzeichnung oder Querstreifung kommt wie bei *Policenes* Cram. und *Colonna* Ward.

Was die verwandtschaftlichen Beziehungen der Arten dieser Gruppe betrifft, so ist es wahrscheinlich, dass *Philolaus* Boisd., der die ursprünglichste Form der Reihe darstellt, trotzdem dass er Eigenschaften, die in der Entwicklungsrichtung *Ajax*-*Walshii* Edw.-*Marcellus* Edw. (Sommerform von *Ajax* L.) liegen zu weiterer Ausbildung bringt, von einer ursprünglicheren Form als *Ajax* selbst abstammt. *Rhesus* Boisd. scheint unmittelbar mit *Ajax* L. verwandt, dem widerspricht indessen die Heimat des *Rhesus* Boisd., Celebes. Möglicherweise ist er von einer *Leosthenes* Doubl., *Hermocrates* Feld., *Nomius* Esp. oder *Ariteus* Cram. ähnlichen Form abzuleiten und bildet eine Parallelfarm zu den Amerikanern.

Leichter ist es, die afrikanischen Arten der *Ajax*-*Policenes*-Gruppe zu den amerikanischen in Beziehung zu bringen. So muss wohl der westafrikanische *Policenes* von einer *Philolaus*-ähnlichen Form abgeleitet werden und von ihm wieder *Antheus* *Evombaroides* und der Madagassische *Evombar*. Bei *Colonna* ist es zweifelhaft, ob er von einer *Policenes* oder *Philolaus* ähnlichen Form abstamme. Fasst man seine Verbreitung und seine Beziehung zu verwandten Formen ins Auge, so läßt sich annehmen, dass *Colonna* und der ihm nah stehende *Parthaon* nicht von *Policenes* sondern von einer ihm gemeinsamen Urform entspringe, welche ihrerseits auf eine *Philolaus*-ähnliche Form zurückführt.

Mit der *Ajax* *Policenes*-Gruppe schließt die Reihe der Segelfalter ab. Wenn auch der Zusammenhang mit der einfachen *Podalirius*-Zeichnung bis zuletzt immer noch zu erkennen ist, so sehen wir doch, dass sich die Falter mehr und mehr von ihrer Stammform entfernen und schließlich ein Aussehen gewinnen, welches lebhaft an das der Schwalbenschwänze erinnert.

### Entwicklungsrichtungen der Zeichnung innerhalb der drei Gruppen der Schwalbenschwänze.

Die ursprünglichsten Schwalbenschwänze sind gegenüber den ursprünglichsten Seglern weit vorgeschritten. Der Stammform der Schwalbenschwänze am nächsten steht *Eurymedon* Boisd., er gleicht unter den Seglern am meisten dem *Leosthenes* Doubl., *Nomius* Esp. und *Aristeus* Cram., lauter Vertreter der dritten Gruppe. Da er jedoch in keinem unmittelbaren verwandtschaftlichen Verhältnis

mit diesen Faltern steht, so beweist seine Zeichnung, wie auf dem Weg unabhängiger Entwicklungsgleichheit vollkommen ähnliche Entwicklungsrichtungen eingeschlagen werden. Angedeutete Trennungslinien von Binden, die im Verschmelzen begriffen sind (zwischen II, III) auf Vorder- und Hinterflügel, Ueberreste von Zeichnungselementen, von Bindenverlängerungen nach dem Hinterrand, welche für die *Podalirius*-Gruppe charakteristisch waren und auch bei den den Schwalbenschwänzen zunächst stehenden Formen noch zu sehen sind, lassen auf das deutlichste erkennen, dass es sich beim Zustandekommen der *Eurymedon*-Zeichnung um dieselben Vorgänge handelt wie bei der Umbildung der Seglerzeichnung. Es erstrecken sich die Verwachsungen und Bindenverbreiterungen bei beiden Gruppen im wesentlichen auf die gleichen Binden. Eine neue Eigenschaft und damit der Beginn einer neuen Entwicklungsrichtung zeigt *Eurymedon* in der schwarzen Umgrenzung der Mittelzelle auf den Hinterflügeln. Diese Umgrenzung der Mittelzelle ist in der ganzen Reihe der Schwalbenschwänze zu verfolgen und wird, indem sie oben und unten schwindet, in der Mitte aber bestehen bleibt, zu einer kennzeichnenden C-Zeichnung oder bildet einen schwarzen Strich im Binnenraum der Hinterflügel (vergl. *Turnus* und *Machaon*). Ein ähnliche Umgrenzung des äußeren Randes der Mittelzelle beobachtet man bei *Protesilaus* auf der Unterseite der Flügel in roter Farbe.

*Papilio Eurymedon* L. ist ein Glied der *Turnus*-Gruppe, welche mit Ausnahme des ziemlich abweichenden *Papilio Alexanor* Esp. aus Südeuropa und Kleinasien über Nordamerika verbreitet ist. Er hat, wie schon erwähnt, die ursprünglichsten Eigenschaften unter den Vertretern dieser Gruppe. Nur in Bezug auf die an der Oberseite der Vorderflügel schon vollzogene Verschmelzung der Binden II, III ist er weiter entwickelt als die übrigen (Heteropistastie). Auf der Flügelunterseite ist dagegen die Trennung der Binde noch deutlich.

Im allgemeinen lässt sich bei den *Turnus*-Arten wie auch bei den meisten Seglern eine Verbreiterung der Randbinden des Hinterflügels beobachten. Charakteristisch für die Gruppe ist die Vereinigung der Binden IX und X, XI am inneren Rand der Hinterflügel, so dass auf Ober- und Unterseite eine W-Zeichnung entsteht. Bei den Segelfaltern verbinden sich dagegen nur die Binden IX und X, wodurch eine O-Zeichnung zu stande kommt. Sowohl bei *Turnus* als auch bei *Machaon* und den meisten *Asterias* unter den Schwalbenschwänzen verbinden sich am Vorderrand der Vorderflügel die Binden II, III und IV in querer Richtung. Die eigentümliche Gestaltung des Verbindungsstranges bedingt eine Ankerzeichnung. Ein Zeichnungscharakter, der bei den Seglern in der *Antiphates*-Gruppe zum ersten Mal auftritt und sich in der Anhäufung orangefarbener Schuppen in den hinteren Zellen der Hinterflügel geltend macht und zwar vor der

innern schwarzen Umgrenzung der Randbinden, kommt beim Männchen von *Papilio Turnus* L. wieder zum Ausdruck. Diese Flecke befinden sich zuerst nur auf der Unterseite der Hinterflügel und spielen bei der *Machaon*- und besonders bei der *Asterias*-Gruppe eine große Rolle. Bei höheren Formen erscheinen diese Flecke auch auf der Oberseite der Flügel (*Hellanichus* Hew., *Calverleyi* Grote, *Zolicaon* Boisd.). Diese Flecke sind zuerst gelb und werden später orangerot, erleiden damit dieselben Veränderungen wie der Afteraugenfleck und die Prachtbinde bei den Seglern. In dem Afteraugenfleck tritt beim Männchen von *Papilio Daunus* Boisd. ein schwarzer Punkt auf, eine Eigentümlichkeit, welche bei mehreren *Machaon*-Formen vorkommt und für *Asterias* charakteristisch wird. Wie bei den höheren Segelfaltern so bildet sich auch schon bei den Gliedern der *Turnus*-Gruppe in verschiedenem Grade dunkle Beschuppung auf den Queradern der Vorderflügel aus, zuerst an der Spitze, später auch im Bereiche der Mittelzelle.

Eine merkwürdige theoretisch hochwichtige Umbildung findet sich in der Abart des weiblichen *Papilio Turnus* var. *Glaucus* L. Ihrem ganzen Aussehen nach steht die Form näher der *Asterias*- als der *Turnus*-Gruppe. Da sie jedoch in Nordamerika neben den normalen Weibchen aus bis jetzt unbekanntem Ursachen plötzlich entstanden ist, d. h. ohne dass sie mit der Grundform durch Uebergänge verbunden wäre, so kann hier nur eine sprungweise Entwicklung angenommen werden (Halmatogenesis).

In ihrer Zeichnung steht diese interessante Form zwischen *Papilio Asterias* Cram. und *Papilio Troilus* L. Die Grundfärbung ist bei ihr nur noch in gelben und roten Flecken zwischen den verschmolzenen Binden sichtbar, sonst ist der Falter mit Ausnahme der gelben Randkerben, des Afteraugenflecks und endlich der blauen Flecke der inneren Binde, oben mattschwarz. Unten ist er heller graubräunlich, hier treten aber die schwarzen Zeichnungen des gewöhnlichen *Turnus* deutlich hervor, wie auch auf der Oberseite der Vorderflügel der Außenrand der Mittelzelle schwarz, in der Mitte als Fleck erscheint. Unten sind die äußeren Randflecke wie bei Gliedern der *Asterias*-Gruppe teilweise orangerot gefärbt, und wie dort erscheinen außerdem orangefarbene Flecke im hinteren Flügelwinkel in einzelnen Zellen vor der inneren Umgrenzung der blauen Randbinde.

In der zweiten, der *Machaon*-Gruppe, beobachten wir wie bei der *Ajax Policenes*-Gruppe der Segelfalter, dass die Längsstreifung in Fleckung übergeht. Die Binden innerhalb der Mittelzelle überschreiten die Medianader nicht mehr, Binden IX, X, XI auf dem Vorderflügel und X, XI auf dem Hinterflügel sind in einem großen Flügelwinkelfleck verschmolzen. Dieser Fleck hat die Neigung, sich immer mehr nach dem Binnenraum des Flügels zu verbreitern,

wie wir aus dem Vergleich des *Machaon aestivus* Eimer mit *Papilio Machaon Hippocrates* Felder aus Japan erschen können. Außerdem verbreitern sich, wie bei den Seglern schon beobachtet worden ist, die Randbinden auf Vorder- und Hinterflügel. Dadurch, dass auch die Adern der Flügel ausgiebiger schwarz bestäubt werden, entsteht auf Vorder- und Hinterflügel eine mehr oder weniger deutliche quergerichtete Zeichnung. Besonders auffällig wird dieselbe bei *Xuthus* L. und *Xuthulus* Brem. Die bei *Turnus* in ihren Anfängen aufgetretene C- und Ankerzeichnung ist bei *Machaon* noch verstärkt, dasselbe gilt von dem dunkeln Fleck im Afterauge des Hinterflügels. Als neue Eigenschaft erscheint in der Gabelzelle hinter der Ankerzeichnung oberseits ein schwarzer Punkt oder Fleck zuweilen mit hellerer Mitte, der „Gabelzellenfleck“. Er bildet ein Artkennzeichen für sämtliche Glieder der *Machaon*-Gruppe. Zuweilen erscheint an seiner Stelle bei Abartungen in der ersten Seitenrandzelle ein kleiner Punkt, der „Seitenrandzellenfleck“.

Das Vordringen der Zeichnung auf Kosten der Grundfarbe erreicht bei den Schwalbenschwänzen seinen Höhepunkt in der *Asterias*-Gruppe. Der hier fast allgemein verbreitete Melanismus lässt sich auf die schon bei *Machaon* begonnene Verbreiterung des Flügelwinkelflecks und der Randbinden zurückführen und innerhalb der Gruppe in dem verschiedensten Grade verfolgen, es bleiben schließlich nur noch wenige in bestimmten Flügelzellen liegende Flecke der Grundfarbe zurück.

Der *Machaon*-Charakter, den manche Glieder der *Asterias*-Gruppe verraten, drückt sich am schönsten im *Papilio Bairdii* Edw. aus, allein *Turnus* var. *Glaucus*, der dem *P. Asterias* und *Troilus* so nahe steht, legt die Vermutung nahe, ob nicht diese Arten auf *Turnus* statt auf *Machaon* zurückzuführen seien. Vielleicht liegen auch hier Aeüßerungen unabhängiger Entwicklungsgleichheit vor.

Bemerkenswert ist, dass die Schwarzfärbung sowohl bei *Turnus Glaucus* als bei *P. Bairdii* vom Weibchen ausgeht und dass auch das letztere bei seiner Entwicklung mehrere Stufen überspringt.

Die Ankerzeichnung ist noch bei verschiedenen *Asterias*-Arten vorhanden. Der Augenkern hat, wie ich schon früher erwähnte, hier seine vollkommenste Ausbildung erreicht und bildet sich bei dem Männchen von *P. Calverleyi* Grote, wieder zurück.

Ich habe schon erwähnt, dass die *Turnus*-Gruppe als die Stammgruppe der Schwalbenschwänze zu betrachten sei. Durch *Papilio Eurymedon* zeigt sie Verbindungen mit den Segelfaltern, andererseits hängt sie mit der *Machaon*-Gruppe zusammen und scheint durch *Turnus Glaucus* selbst zu *Asterias* Beziehungen zu haben.

Die Arten der *Machaon*-Gruppe erstrecken sich über Nordamerika einerseits, Europa und Nordafrika, Kleinasien, Nordindien und Japan andererseits. Eine etwas abweichende Grenzform ist *Xuthus* L. und *Xuthulus* Brem. vom

Amurgebiet. Die Glieder der *Asterias*-Gruppe sind Nordamerikaner, nur einige Arten, wie *P. Asterioides* Reak. erstrecken sich bis nach Mexiko, andere, wie *P. Amerikus* Koll. und *Hellanichus* Hew. leben in Südamerika.

Auch sie stehen in morphologischer und wohl auch in phylogenetischer Verbindung mit den *Machaon* und durch *Turnus Glaucus* in morphologischer Beziehung mit den *Turnus*. Da aber auch die beiden ersten Gruppen mit einander gemeinschaftliche Beziehungen haben, so ist neben dem geographischen auch ein morphologischer und wahrscheinlich auch ein phylogenetischer Zusammenhang zwischen den drei Gruppen anzunehmen.

Ich habe am Anfang dieses Aufsatzes gesagt, dass sich Eimer in den beiden Teilen der „Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen“ eine doppelte Aufgabe gestellt habe: einmal sollte das Werk neues Beweismaterial für die schon früher abgeleiteten Theorien enthalten und zweitens eine Grundlage abgeben für eine auf Blutsverwandtschaft beruhende Gruppierung der Papilioniden. Wird nun das Werk diesem doppelten Zwecke gerecht? Ich glaube, dass ich meine auf Grund eingehenden Studiums der Eimer'schen Ausführungen gewonnene Ansicht am besten zum Ausdruck bringe, wenn ich die Antwort Minot's auf vorstehende Frage bespreche. Demjenigen, der die Arbeit noch frisch in der Erinnerung hat, macht das Urteil Minot's, dass die Gruppen allein auf Grund der Zeichnungsmerkmale und der geographischen Verbreitung zusammengestellt seien, einen eigentümlichen Eindruck, da doch in den einzelnen Diagnosen auch andere morphologische Merkmale aufgeführt werden. Dessen ungeachtet erkennt Minot an, dass die Gruppen natürlich und die gegebene Beziehung der einzelnen Arten im Ganzen richtig seien. „Der Rest des Buches jedoch“, sagt Minot weiter, „besteht aus einer Erklärung der Thatsachen und diese Erklärungen können nicht anders genannt werden als eine Reihe unbewiesener Annahmen und Hypothesen“. Danach hätte somit das Eimer'sche Werk seinen ersten Zweck erfüllt, den zweiten aber gründlich verfehlt.

Wir wissen nun, dass Eimer bei Behandlung der Schmetterlinge von Gesetzen ausging, welche sich an andern Tiergruppen als richtig erwiesen hatten. Die systematische Anordnung der Schmetterlinge ist nichts anderes als der Ausdruck dieser auf die Schmetterlinge allerdings hypothetisch angewandten Gesetze. Meiner Ansicht nach ist es ein Widerspruch, wenn man sich mit einem auf bestimmte Gesetze gegründeten System einverstanden erklärt und auf der andern Seite behauptet, die Richtigkeit dieser Gesetze müsse erst bewiesen werden. Liegt nicht eben schon in dem von Minot zugestandenen natürlichem Zusammenhang der Arten Beweis genug für die Richtigkeit der Theorien, welche bei

der Zusammenstellung Voraussetzung waren? Minot verlangt einen Beweis für die Giltigkeit des Zeichnungsgesetzes. Für andere Tiergruppen ist ein solcher von Eimer u. a. gegeben worden und für die Schmetterlinge führt Minot den Beweis selbst, indem er die Gruppen natürliche nennt, in welchen sich längsgestreifte Formen zu fleckigen bezw. zu quergestreiften und einfarbigen umbilden. Ist die Richtigkeit der von Eimer angenommenen Beziehungen der Arten bewiesen oder anerkannt, so ist nach meiner Meinung alles bewiesen und anerkannt.

Ich glaube jedoch, dass hierfür die Beobachtung und Beschreibung der Arten, ihr individuelles Abändern, ihre Abartungen, welche entweder unter dem Einfluss des Klimas oder künstlicher Bedingungen erzielt werden, so wie sie in dem Eimer'schen Werk behandelt sind, die allerbeste Stütze ist. Auch Darwin, dessen Autorität Minot anerkennt, ist einen ganz ähnlichen Weg gegangen, um die genetischen Beziehungen zwischen der *Columba livia* und unsern zahmen Taubenrassen festzustellen. Gerade der Umstand, dass bei unsern Tauben häufig Teile der Zeichnung der *Columba livia* wiederkehren, war ihm Beweis für deren Zusammengehörigkeit, obwohl in der Bildung des Schädels, fleischiger Anhänge am Kopf etc. große Unterschiede bestehen. Wenn Minot endlich behauptet, die in den Schmetterlingen aufgestellten Theorien bestünden nicht aus einer Reihe von Thatsachen, sondern wären im Gegenteil eine Sammlung willkürlicher Behauptungen, so möchte ich dagegen sagen, dass viel eher die Fülle der als Beweismaterial zusammengestellten Thatsachen zu groß ist, um ohne Mühe gelesen und gewürdigt zu werden.

Innerhalb der übrigen Tiergruppen, deren Zeichnung eingehenderen Studien unterworfen wurde, bildete die ontogenetische Entwicklung derselben einen wertvollen Prüfstein für die Richtigkeit der für die Phylogenie abgeleiteten Zeichnungsgesetze. Sollte sich nun während der Puppenruhe auf dem Schmetterlingsflügel nicht vielleicht eine ähnliche Folge von Zeichnungsmustern beobachten lassen, welche zu phylogenetischen Schlüssen verwertbar würde oder solche bestätigen könnte? Schäffer<sup>1)</sup> war schon vor Jahren mit der Lösung dieser Frage beschäftigt gewesen, ohne jedoch seine Erwartungen vollkommen befriedigt zu sehen. Größere Bedeutung haben die Untersuchungen van Bemmelen's<sup>2)</sup>, der bei Vanessen auf einer bestimmten Stufe ihrer Puppen-Entwicklung vorübergehende Zeichnungsmerkmale fand, welche zu einer gewissen Zeit allen Vanessen eigen sind und deren gemeinsamen Ursprung verraten. Auch ich bin durch

1) Schäffer, Zoologische Jahrbücher, 3. Bd., 4. Heft.

2) van Bemmelen, Ueber die Entwicklung der Farben und Adern auf den Schmetterlingsflügeln. Tijdschrift der Nederlandsche Dierkundige Vereniging, 2. Serie, Deel II, Aplevering 4.

meine Untersuchungen an verschiedenen Schmetterlingen, von denen hier nur die von *Papilio Podalirius* und *Machaon* erwähnt werden sollen, zu der Ansicht gekommen, dass die Zeichnung des Schmetterlings keineswegs, wie Nrech<sup>1)</sup> z. B. behauptet gleich von Anfang an in voller Schärfe auftritt und konstant bleibt, ich habe vielmehr bei den beiden genannten Formen beobachtet, dass die Zeichnung ganz ähnliche Wandlungen innerhalb der Puppe durchmachen muss wie sie Eimer für ihre Phylogenie beschrieben hat.

Die ersten Anfänge einer Zeichnung beobachtet man auf dem Flügel der Wintergeneration von *Papilio Podalirius* ungefähr 5 Tage vor dem Ausschlüpfen des Falters, auch wenn sich die Puppen im warmen Zimmer befinden, vollzieht sich die Entwicklung niemals schneller. Beide Flügelpaare sind zu diesem Zeitpunkt gleichmäßig gelbrot gefärbt. Der Hinterflügel wird zuerst differenziert, indem ein gelber Punkt an Stelle des späteren Afteraugenflecks auftritt. In Bezug auf Entwicklung der schwarzen Zeichnung schreitet — im Anfang wenigstens — der Hinterflügel dem Vorderflügel nicht voran. Im Vorderflügel sind zuerst die Begrenzungsbinden der Discocellularadern sichtbar und zwar soweit dieselben im Bereich der Mittelzelle liegen. Es folgen die Binden VIII, IX, III, I, II. Die mittleren Teile der Binden erscheinen früher ausgefärbt als die Endstücke, die hinteren Teile früher als die vorderen. Die später verschmolzenen Binden V VI, II III sind getrennt angelegt, auch die Binde I macht den Eindruck, aus zwei ursprünglich getrennten Binden entstanden zu sein. Dies beweist, dass die Zeichnung unseres *Podalirius*, besonders wie sie sich in der Sommerform, bzw. auf den Flügeln in künstlicher Wärme gezogener Falter darstellt, in der That durch Verschmelzung bestimmter Binden allmählich entstanden ist; dasselbe gilt für die dunkeln Binden des Hinterflügels. Die Randbinden erscheinen auf dem Vorder- und Hinterflügel gleichzeitig. Später treten auf letzterem die Begrenzungen der Prachtbinde und die Wurzelbinden auf. Es sei hier bemerkt, dass durch den zackigen Verlauf der Randbinden zuerst zwei halbmondförmige Flecke von der Grundfarbe des Flügels an derselben Stelle gebildet werden, wo Eimer bei *Alebion* und *Glycerion* die Entstehung dieser Zeichnung beobachtet hat. Die das Prachtband nach innen begrenzende dunkle Binde legt sich zuweilen etwas früher an als die äußere, bleibt aber auch häufig in der Entwicklung zurück, so dass dann die äußere Binde mehr zur Geltung kommt. Der gelbe Teil der Prachtbinde, welcher bald nach Bildung des Afterfleckes sichtbar wird, erfährt ebenso wie der Afterfleck verschiedene Um-

1) Nrech, Beobachtungen über die verschiedenen Schuppenfarben und die zeitliche Succession ihres Auftretens (Farbenfelderung) auf den Puppenflügelchen von *Vanessa urticae* u. Go. Zoologischer Anzeiger, Nr. 380, 1891.

gestaltungen. Zuerst legt sich der gelbe Teil des Afterflecks und der Prachtbinde, letzterer als einfacher, länglich gestalteter Fleck am Vorderrand des Hinterflügels an. Der letztere verwandelt sich in einem späteren Stadium in ein bis zum Afterfleck reichendes Band. Die fortlaufende Verbindung wird jedoch später dadurch unterbrochen, dass die dunkeln Grenzstreifen breiter werden und die gelben Schuppen stellenweise verdecken. Trotzdem dass auf dem Hinterflügel die schwarzen Binden gleichzeitig und verhältnismäßig spät auftreten, ist er früher ausgefärbt als der Vorderflügel und macht in seiner Entwicklung größere Veränderungen durch als ersterer. Er zeigt überhaupt mehr eine fleckige als eine strichförmige Zeichnungsanlage. Auch dadurch, dass ein Verschmelzen der Binden im Hinterflügel in größerem Umfang stattfindet als im Vorderflügel, erscheint die Zeichnung desselben mehr fortgeschritten. Verschiedene dieser Eigentümlichkeiten mögen auf die abgeänderte Gestalt der Hinterflügel zurückzuführen sein, immerhin rechtfertigt dieses Verhalten die Annahme einer postero-anterioren Entwicklung. Auch im übrigen werden die von Eimer auf phylogenetischem Weg gewonnenen Zeichnungsgesetze und die darauf gegründeten Schlüsse bestätigt.

Der fertigen *Podalirius*-Zeichnung geht eine mehrstreifige Form, wie sie phylogenetisch in *Alebia*, *Glycerion* und *Paphus* gegeben ist, voraus. Zu dieser Zeit hat der gelbe Teil der Prachtbinde auf dem Hinterflügel eine Ausdehnung wie sie bei *Glycerion* bleibend gegeben ist.

Die Entwicklung der Flügel in der Puppe von *Papilio Machaon* zeigt, dass hier eine phylogenetisch viel höher stehende Form vorliegt als in *Papilio Podalirius*. Viele Anfangsstufen der Entwicklung sind schon ausgefallen, und ehe noch dunkle Schuppen auf dem Puppenflügel auftreten, beobachten wir eine Musterung des Flügels, welche dadurch zu stande kommt, dass an manchen Stellen die Schuppen der Grundfarbe dichter stehen und dunkler gelbe Flecke erzeugen, als an andern. Diese Musterung des Flügels entspricht nahezu ganz der Zeichnung des fertigen Falters. Die Zeichnungsanlage von *P. Machaon* ist somit von Anfang an eine viel bestimmtere als bei *Podalirius* und ist mehr fleckig als strichförmig. Die Binden in der Mittelzelle des Vorderflügels, welche bei *Podalirius* zu allererst auftreten und sich längere Zeit hindurch, was Ton und Ausdehnung betrifft, an erster Stelle behaupten, sind bei *Machaon* entschieden zurückgebildet. Unter den günstigsten Bedingungen für Entwicklung stehen bei *Machaon* die Seitenrand- und Wurzelbinden. Obwohl durch die erste Flügelmusterung bei *Machaon* eine Verschmelzung gewisser Binden schon angedeutet ist, so unterscheidet sich der Falter insofern nicht von *Podalirius* als die dunkeln Schuppen

stets zuerst die Grenzen der Bänder und Flecken deutlich hervortreten lassen. Auch bei *Machaon* sind die hinteren Bindenteile früher ausgefärbt als die vorderen. Was die Aufeinanderfolge der Farben bei beiden Faltern betrifft, so finden wir zuerst Gelb, dann Orange, Purpur und endlich Schwarz.

Auch bei *Machaon* ist die rotgelbe Binde eine zeitlang durch getrennt stehende Flecke, später durch ein fortlaufendes Band bezeichnet, was erst sekundär durch das Auftreten dunkler Beschuppung unterbrochen und in seiner Ausdehnung reduziert wird. Die Entstehung des Bandes aus mehreren auf die verschiedenen Felder verteilten Flecken giebt eine Erklärung für die Art und Weise, wie sich die Binde bei den verschiedenen Endformen der Segelfalter und Schwalbenschwänze zurückbildet. Beide Vorgänge beruhen offenbar auf ähnlichen physiologischen Ursachen.

Eine Beschuppung der Flügelrippen oder Adern wird sowohl bei *Podalirius* als bei *Machaon* in den letzten Stadien der Puppenruhe beobachtet, erreicht aber bei *Machaon* eine viel größere Ausdehnung als bei *Podalirius*.

Es scheint mir von Interesse, noch besonders darauf zu verweisen, wie bei der Puppenentwicklung von *Machaon* verschiedene Eigenschaften in dessen Flügelzeichnung auftreten, die sich in der Phylogenie bei den Vertretern der *Turnus*-Gruppe wiederfinden. Die Binden II III sind z. B. bei den *Turnus* noch nicht fest verschmolzen, es besteht in der Mitte dieses Bindenkomplexes eine Trennungslinie, die, wie bei der *Machaon*-Puppe, besonders an der Flügelspitze verbreitert ist. Auch die Binden IX, X, XI verlaufen bei *Machaon* kurze Zeit, bei den *Turnus* beständig getrennt. Die rotgelbe Fleckenbinde auf der Unterseite des Hinterflügels ist noch ziemlich zusammenhängend, beim Weibchen ist dieselbe gelblicher, also ursprünglicher gefärbt als beim Männchen. In der *Machaon*-Gruppe erfährt diese Binde eine Reduktion und wird dunkler rotgelb. Denselben Veränderungen unterliegt diese Binde in der Puppenentwicklung von *Machaon*. Der Vorderrand des Flügels trägt, wie die noch nicht ausgefärbte *Machaon*-Puppe, wenig dunkle Beschuppung, und die Flügelrippen sind nur selten dunkel gefärbt. Die Fleckenreihe, welche die Binden I und II III trennt, ist bei den *Turnus*-Arten viel breiter als bei den Angehörigen der *Machaon*-Gruppe und entspricht darin der Zeichnung eines ziemlich jungen Puppenflügels. Selbst die Gestaltsveränderungen, welche diese Flecke in der Phylogenie erleiden, bis sie ihre endgiltige Form erlangt haben, bilden eine Parallele zu den Umwandlungen, welche die Flecke in der *Turnus-Machaon*-Gruppe durchmachen, zuerst sind dieselben viereckig, dann kreisrund, endlich halbmondförmig. Den Vertretern der *Turnus*-Gruppe fehlt ferner die schwarze Umrahmung der Mittelzelle im Hinterflügel, welche, wie Eimer beschreibt, bei *Machaon Sphyrus* Hübn.

als neue Eigenschaft auftritt. In der Puppenentwicklung von *Machaon* finden wir den Anfang dieser neuen Zeichnung auch erst gegen den Schluss der Puppenruhe.

Der junge *Machaon*-Flügel besitzt demnach eine Reihe von Eigenschaften, die für die *Turnus*-Gruppe bezeichnend sind und giebt somit in seiner ontogenetischen Entwicklung ebenso wie der Segelfalter ein getreues Bild der Umwandlungen, welche in der Stammesgeschichte der Arten ihren bleibenden Ausdruck finden.

Es wäre von großem Interesse, wenn derartige Untersuchungen über die Entwicklung der Zeichnung auf dem Puppenflügel auch bei den amerikanischen *Papilio*-Formen ausgeführt würden, um zu sehen, ob auch hier die nach Minot's Ansicht „haltlosen Eimer'schen Spekulationen“ das Richtige getroffen haben. „If Prof. Eimer's claims are correct“, sagt Minot, „his researches mark one of the great epochs of biological discovery“. Wir haben gesehen, dass Minot diese Bedingung als nicht erfüllt betrachtet. Allein mit welchem Recht? Es wurde in den Schmetterlingen gezeigt, dass eine große Zahl von Veränderungen am Einzeltier durch die Einwirkung äußerer Einflüsse entstehen, dass diese Variationen denen in der Natur beobachteten gleich sind und wie diese bestimmte Richtungen einschlagen. Der Versuch bestätigt ferner, dass sich die durch organisches Wachsen entstandenen Abänderungen auf die Nachkommen vererben, und die Untersuchung ergibt, dass die verschiedenen Stufen der Abänderung, welche in der Phylogenie als Artmerkmale erhalten sind, in der Ontogenie vorübergehend wiederkehren. Hypothesen, die wie die Eimer'schen in den Ergebnissen der Biogenese und im Experiment ihre Stütze finden, dürfen, meiner Ansicht nach, mit Recht den Anspruch auf Beachtung erheben, selbst wenn sie zu Theorien führen, welche mit den heute meist vertretenen im Widerspruch stehen. [19]

## Ueber den Bart der Mannweiber [Viragines]<sup>1)</sup>.

Von Dr. **Alexander Brandt**,

o. Professor der Zoologie in Charkow.

Weiber mit männlichem Haarwuchs an beiden Kieferbögen haben schon zu allen historischen Zeiten die Aufmerksamkeit ihrer Mitbürger auf sich gezogen; um so mehr, als sie keineswegs eine besonders seltene Anomalie darbieten. In der That ließe sich wohl schwerlich ein Zeitpunkt<sup>2)</sup> ausfindig machen, in welchem nicht mehrere bärtige

1) Als Fortsetzung zu dem Aufsatz „Ueber die sogen. Hundemenschen“, Diese Zeitschr. Bd. XVII Nr. 5. — Wie ich während der Korrektur entdeckte, ist mir im vorhergehenden Aufsatz ein neuer hübscher Fall eines Hundemenschen entschlüpft und zwar der Löwenknabe Stefan Bibrowski aus der Warschauer Umgegend, 4 $\frac{1}{2}$  J. alt. Fr. L. Neugebauer, Kilka słów o mezkim owlosienin u kobiet etc. Warszawa, 1897 (aus Gazeta Lekarska), S. 6, mit 2 Abbildungen.

2) Interessante historische Daten findet man bei M. Bartels, Einiges

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1897

Band/Volume: [17](#)

Autor(en)/Author(s): Linden von Maria

Artikel/Article: [Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen. 213-226](#)