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


# Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

**Dr. K. Goebel** und **Dr. E. Selenka**

Professoren in München,

herausgegeben von

**Dr. J. Rosenthal**

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

**XXI. Band.** **1. November 1901.** **Nr. 21.**



Inhalt: v. **Linden**, Die Flügelzeichnung der Insekten. — **Bachmetjew**, Die Lage des anabiotischen Zustandes auf der Temperaturkurve der wechselwarmen Tiere. — **Dahl**, Was ist ein Experiment, was Statistik in der Ethologie? — **Schulz**, Die Krystallisation von Eiweißstoffen und ihre Bedeutung für die Eiweißchemie. — **Kaestner**, Embryologische Forschungsmethoden. — **Daffner**, Artikel „Skelett". — **Oppenheimer**, Die Fermente und ihre Wirkungen.


Am 14. Septemher starb zu Klingenmünster i. P. nach mehrjähriger schwerer Krankheit der vormalige Professor der Botanik an der Universität Erlangen,

## Dr. Max Reess,

welcher von Begründung des Centralblattes bis zu seiner Erkrankung an der Herausgabe des Blattes regen Anteil genommen hat. Sein Andenken wird bei uns in Ehren bleiben.

## Die Flügelzeichnung der Insekten.


Von **Dr. Gräfin v. Linden.**


Mit besonderer Berücksichtigung der Zeichnung der Lepidopteren. Ihre Entwicklung, ihre Ursachen und ihre Bedeutung für den verwandtschaftlichen Zusammenhang der Arten.

(1. Fortsetzung.)

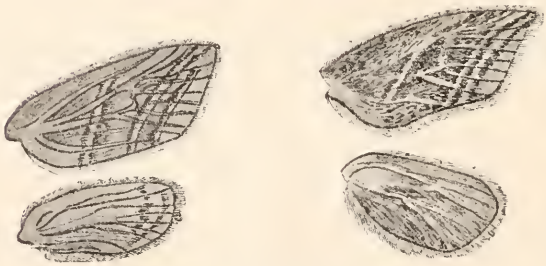
Die größte Anzahl primär aufgetretener Längsbinden habe ich bei *Gonophora derasa* mit 16 und bei *Eupithecia tamarisciata* 11 gefunden. Die kleinste Zahl, 1—2 Binden, trugen die Flügel der *Gastropacha neustria* und *L. potatoria*, der *Hylophila prasinana* und der *Thecla quercus* ♀. Die 16 Streifenbinden der *Gonophora derasa* bleiben in-

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

dessen nicht in gleicher Zahl im ausgefärbten Flügel des Schmetterlings bestehen, sie verschmelzen zum Teil bei der Imago mehr oder weniger deutlich, so dass sie leicht auf das von Eimer aufgestellte aus 11 Binden bestehende Grundschema der Schmetterlingszeichnung

*Gonophora derasa.*

*Gastropacta neustria.*

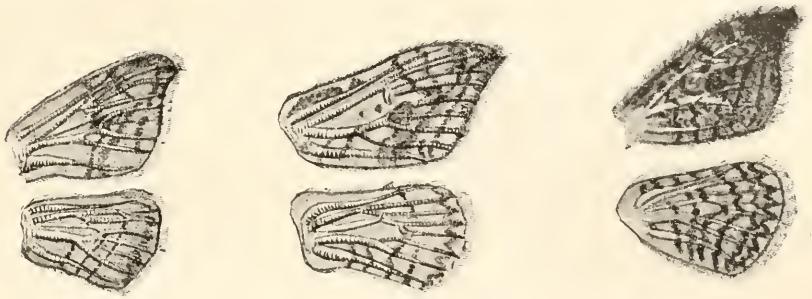


*Hylophila prasinana.*

zurückgeführt werden können. Dies Verhalten der Derasazeichnung zeigt, dass *P. podalirius* mit seinen 11 Binden wohl nicht als die allerursprünglichst gezeichnete Form anzusehen ist, die wohl noch zahlreichere Streifen aufzuweisen hatte als selbst *G. derasa*. Wir sehen übrigens auch schon bei *P. podalirius*, dass die später einheitlich er-

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

scheinenden Binden auf frühen Stadien der Puppenentwicklung in Teilbinden oder Streifenbinden gespalten sind, was ebenfalls auf eine vielstreifigere Grundform hinweist (vergl. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 65, 1899, Tafel I). Dagegen kommen wir zu dem Schlusse, dass die Binden des ausgefärbten *P. podalirius* dennoch als grundlegendes Schema für die Schmetterlingszeichnung zu betrachten sind, weil auch bei mehrstreifigen Formen die Teilbinden so gruppiert zu sein pflegen, dass sie ohne Schwierigkeit auf die Podaliriusbinden bezogen werden können. Die Podaliriuszeichnung ist, wenn auch nicht das primitivste, so doch das am weitesten verbreitete Schema, nach dem sich die Verschmelzung von Teilbinden bei Schmetterlingen vollziehen. Hieraus ergiebt sich, dass nur ganz bestimmte Regionen des Flügels zu der Bildung von Binden, zu dem Auftreten von Zeichnung geeignet sind und dass die entstehenden Binden einen ziemlich festen Verlauf haben müssen. Trotzdem kommt es vor, dass Binden, die anfangs einen vollkommen normalen Verlauf haben, später Verschiebungen erleiden,



*Drepana falcataria.*

die die Zeichnung des Flügels in eigenartiger Weise umgestalten. Da hierdurch sehr charakteristische Zeichnungen zur Ausbildung kommen, so will ich diese Art der Umlagerung von Binden an einem Beispiel erörtern.

Bei *Drepana falcataria* L. stellt die III. Binde bei ihrem ersten Auftreten eine Linie dar, die vom Hinterrand des Flügels bis in die dritte Seitenrandzelle reicht, um dort mit Binde II zusammenzustoßen. Im nächst folgenden Stadium verlängert sich III nach dem Vorderrand und dieses Endstück verläuft parallel mit dem an der Flügelspitze nach hinten gekrümmten Ende der Binde II. Im dritten Stadium sind die drei Randbinden I—III an der Spitze des Flügels verschmolzen, und während vorher Binde III hinter II und I in Bezug auf die Intensität ihrer Färbung zurücktrat, ist sie jetzt besonders dunkel geworden, wie auch das an der Flügelspitze auslaufende Ende von Binde II und I. Dadurch aber geht III ganz unmerklich in Binde I über und stellt eine dunkle Linie dar, die Außen- und Mittel-

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


feld des Flügels als Diagonale durchzieht. Das ursprüngliche Endstück von III, das den Flügelrand erreicht, kommt im ausgefärbten Flügel nicht mehr zur Geltung, weil hier die Schuppen weniger dunkel gefärbt sind. Die Verbindung zwischen III, II und I wird durch einen dunkeln Schuppenkomplex hergestellt, der in der Mittellinie der ersten Seitenrandzelle zur Entwicklung kommt. Dieselbe Rolle spielt Binde III bei *Drepana curvatula* und auf der Flügelunterseite bei Blattschmetterlingen. Hier bildet sie im Vorderflügel die Mittelrippe des Blattes, indem sie nach einem ähnlichen diagonalen Verlauf an der Flügelspitze mit I verschmilzt. Ihre ursprüngliche Verlängerung nach dem Flügelvorderrand stellt sich als Seitenrippe dar. Ganz besonders deutlich und mit *D. falcataria* übereinstimmend sind diese Verhältnisse bei *Coenophlebia archidona*, wo sogar der zipfelförmig ausgezogene Teil der Flügelspitze dunkel bestäubt ist, so dass hier ganz wie bei *falcataria* eine Trennung der Randbinden kaum mehr wahrzunehmen ist. Bei den eigentlichen Blattschmetterlingen wird die Blattähnlichkeit noch dadurch vergrößert, dass eine ähnliche Zeichnung im Hinterflügel entsteht, hier aber durch Binde IV gebildet wird. Sie kommt indessen nur bei denjenigen Vertretern der Gruppe zu stande, bei denen der Analwinkel des Hinterflügels ebenfalls zipfelförmig gestaltet ist.

Schon Eimer hat in seiner Orthogenesis der Schmetterlinge darauf hingewiesen, dass in den verschiedensten Schmetterlingsgruppen Anfänge von Blattzeichnung vorkommen; dass sich die Blattähnlichkeit überhaupt zunächst bei den Nymphaliden in ihren einzelnen Eigenschaften durch zahllose Zwischenstufen ganz allmählich verliert bezw. dass sie in ihren Anfängen wieder zu erkennen ist in den tausend und tausend Gliedern dieser Gruppe und zwar bis zu unsern *Vanessa*- und *Apatura*-Arten. Ganz ähnliche Uebergänge beobachten wir innerhalb der Gattung *Drepana*. Die ausgesprochenste Mittelrippe, die als Grundlage der Blattzeichnung aufzufassen ist, hat *D. curvatula*, dabei erscheinen die übrigen Zeichnungsverhältnisse hier am primitivsten, viel ursprünglicher als bei *D. falcataria*, wo der Bindenverlauf ein zackiger ist und auch der augenförmige Mittelzellfleck eine höhere Differenzierung anzeigt. Bei *D. harpagula* haben alle Flügelbinden eine bedeutende Reduktion erfahren, und auch von der Blattzeichnung bestehen nur noch wenige, den Binden I—II zugehörende bogenförmige Stücke. Bei *D. binaria* ist nur noch bei dem weiblichen Schmetterling eine Andeutung der in die Flügelspitze verlaufenden III. Binde vorhanden, sie bildet die schmale innere Begrenzung eines hell gefärbten Streifens, an dessen Außenseite an der Flügelspitze der bei *falcataria* charakteristische, durch Verschmelzung der Bandbinden hervorgebrachte dunkle Fleck gelegen ist. Dieser Fleck erhält sich auch in der Zeichnung des Männchens nebst einer schwachen Andeutung der I. Binde. Sonst sind alle bei *falcataria* noch vorhandenen Binden verschwunden

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


oder nur durch Spuren angedeutet. So stehen an Stelle der Binden IV und VIII helle von dunkeln Schuppen eingesäumte Streifen und im Bereich der Mittelzelle liegen zwei dunkle Flecken, die wohl den Binden V bezw. VI entsprechen. Es bleiben somit bei *D. binaria* gerade die Binden stehen, welche für die Spinnerzeichnung charakteristisch werden. Einen weiteren Fortschritt nach dieser Richtung hin scheint mir *D. cultraria* darzustellen. Auf deren Flügel zwischen IV und VIII bereits eine breite Bandbinde entstanden ist bei gleichzeitigem vollständigen Schwinden der Blattzeichnung. Bei *Drepana cultraria* ist auch der Vorderrand der Vorderflügel weniger gebogen und die Flügelspitze weniger ausgezogen. Die allerursprünglichste Form ist ohne Zweifel *D. lacertinaria*, die außer durch die Binden IV und VIII durch eine vollkommen spannerähnliche Rieselzeichnung der Vorderflügel und durch annähernde Zeichnungslosigkeit der Hinterflügel ausgezeichnet ist. Auch die ausgezackten Seitenränder der Vorderflügel erinnern lebhaft an die Flügelform der Geometridengattungen *Eugonia*, *Selenia*, *Pericallia* etc. Von *D. lacertinaria* ausgehend, bestehen somit innerhalb der Gattung *Drepana* zwei voneinander sehr verschiedene Entwicklungsrichtungen: Die Vertreter der einen sind durch Vielstreifigkeit ausgezeichnet und gipfeln in den beiden blattartig gezeichneten Arten *D. curvatula* und *falcataria*, die der andern sind bindenärmer, verlieren gerade die für die Blattähnlichkeit charakteristischen Streifen und haben die Neigung, Bandbinden zu bilden. Die erste Entwicklungsrichtung führt zu den interessanteren, die zweite zu den wichtigeren Zeichnungsformen; denn während sich die Blattzeichnung in zwei extremen Arten erhält, wird die Bandbindenbildung der *Drepana*-Arten für die ganze Gruppe der Spinner charakteristisch. Auch bezüglich der Erklärung dieser so merkwürdigen Zeichnungsform decken sich meine im Vorhergehenden beschriebenen ontogenetischen Beobachtungen vollkommen mit den Schlüssen, zu denen Eimer in diesem Punkt durch das Studium der Phylogenie gelangt ist. Eimer sagt (Orthogenesis der Schmetterlinge p. 107 ff.): „Die Blattähnlichkeit beruht stets auf Bestehenbleiben oder stärkerem Hervortreten von Teilen der ursprünglichen Grundzeichnung der Schmetterlinge“, und weiter: „Aber es erscheinen dabei gerade bei den blattähnlichen, bei den indischen *Kallima*, ganz ausgezeichnete Merkmale, nämlich das Verhalten der Binde III als Fortsetzung der Blattmittelrippe und als zweit hinterste äußere Seitenrippe, die Folge, wie ich sagte, einer Verlegung, Verschiebung einerseits des dem Vorder- und andererseits des dem Hinterflügel angehörenden Teils dieser Binde. — Es ist augenscheinlich, dass die Verlagerung der Binde III mit der Form der Flügel im Zusammenhang steht, dass sie eine Folge der Entstehung dieser Form ist.“

Die Blattschmetterlinge bilden eine der Hauptstützen der Theorie von der natürlichen Zuchtwahl, sie galten bis vor kurzem als

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

schlagendster Beweis nützlicher Anpassung, und werden wohl in den Augen derer auch jetzt noch dafür gelten, die in die Eimer'schen Anschauungen noch nicht eingedrungen sind. Die Rolle, welche die Blattzeichnung in der Darwin'schen Theorie von der Entstehung der Arten zugefallen ist, ist so hervorragend, dass ich es für notwendig halte, hier noch kurz zu erörtern, welche biologische Bedeutung dieser Zeichnung bei den Vertretern der Gattung *Drepana* zukommen mag. Ich sagte schon, dass die *Falcataria*-Zeichnung am meisten Aehnlichkeit habe mit der Zeichnung von *Coenophlebia Archidona* Her. *D. falcataria* gehört danach zu den „umgekehrten Blattschmetterlingen", d. h. der durch die zipfelförmige ausgezogene Flügelspitze gebildete Blattstiel ist nach oben und außen anstatt nach unten und innen gekehrt. Außerdem befindet sich die Zeichnung nicht auf der Unterseite, sondern auf der Oberseite des Flügels. Wenn also die Blattzeichnung hier irgend welchen biologischen Wert haben soll, so muss der Schmetterling seine Flügel dachförmig tragen, so dass der Oberflügel den Unterflügel ganz bedeckt und seine Spitze in

*Thyatira batis.*

gleicher Höhe mit der Sitzfläche des Falters zu stehen kommt. Von der Seite gesehen, könnte dann in der That der Flügel von einem mit genügender Phantasie ausgestatteten Feind für ein Blättchen gehalten werden.

Wie nun Herr Professor Standfuss die Liebenswürdigkeit hatte, mir mitzuteilen, ist unter den *Drepana*-Arten *D. lacertinaria* L. die einzige, die eine derartige Ruhestellung einnimmt. Nur bei ihr sind die Hinterflügel von den Vorderflügeln in der Ruhe ganz bedeckt, alle anderen tragen die Flügel weniger steil dachförmig und kommen in ihrer Flügelstellung dem gespannten Falter mehr oder weniger nahe. Nun ist aber *lacertinaria* gerade diejenige Art, deren Zeichnung am wenigsten blattähnlich ist! Daraus sieht man, wie wenig die Theorie nützlicher Anpassung einer kritischen Betrachtungsweise stand hält. Trotzdem, dass solche Verschiebungen in der Zeichnung der Schmetterlinge vorkommen, können wir sagen, dass die Lage der Binden im allgemeinen eine sehr bestimmte ist, jede Binde ist durchschnittlich an eine Flügelregion gebunden. Maßgebend für das Auftreten von

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


Zeichnungselementen sind im allgemeinen: Quer verlaufende Adern und Tracheen, Gabelungspunkte von Adern und Tracheen, Endpunkte von Adern und Tracheen. Auf die verschiedenen Regionen des Flügels sind die Binden in folgender Weise verteilt: Im Außen- und Mittelfeld liegen die Binden I—V. Dem Binnenfeld gehören die Binden VI—XI oder XII an; von diesem liegen VI—X innerhalb der Mittelzelle, XI und XII außerhalb derselben. Die erste Binde (I) verläuft stets am Seitenrand des Flügels, bisweilen teilt sie sich in zwei feine Streifen, welche die Begrenzungen der im jungen Puppenflügel noch sichtbaren Seitenrandadern darstellen. Sie variiert sehr stark bezüglich des Zeitpunktes ihres Erscheinens und ebenso in ihrer Gestalt und Ausdehnung. Bei manchen Schmetterlingen, Spannern, Vanessen etc. stellt sie auch im entwickelten Zustand einen schmalen Streifen vor, bei andern, besonders bei Spinnern wird sie zur breiten Bandbinde. Sehr oft legt sich die Binde I als Fleckenbinde an und bleibt als solche auch im Flügel des erwachsenen Falters bestehen (*Abraxas grossulariata*, *Argynnis paphia*). Ihr Verlauf kann gerade sein, so dass die Binde eine Parallele zum Seitenrand bildet, oder aber sie wandelt sich in eine Zackenbinde um. Besteht die Binde aus einzelnen Flecken oder legt sie sich ursprünglich als Fleckenbinde an, so liegen die Flecken stets auf der Mittellinie der Seitenrandzellen (*Abraxas grossulariata*, *Argynnis paphia*) oder aber in zu dieser und den Flügeladern symmetrisch gestellten Paaren. Schließlich kommt es auch vor, dass sie sich aus bogenförmigen oder halbmondförmigen Flecken zusammensetzt, von denen sich jeder von einer Aderspitze zur anderen spannt und stets durch die Mittellinie der Seitenrandzellen halbiert wird (*Thyatira batis*, *Thais rumina*). Sehr schmal und scheinbar weit nach außen geschoben ist Binde I bei den Spannern und bei *P. podalirius*, den *Thais*- und *Vanessa*-Arten ist die Anlage ganz ähnlich.

Die zweite Binde (II) liegt etwas weiter nach innen, zeigt aber sowohl in der Art und Weise ihrer Bildung und Ausgestaltung als auch in ihrer wechselnden Ausdehnung und in ihrem Verlauf sehr große Aehnlichkeit mit I. Es sind diese beiden Randbinden, welche von allen am häufigsten einen zackigen Verlauf haben. Oefters verschmelzen beide Binden zu einem einheitlichen Band (Schwärmer).

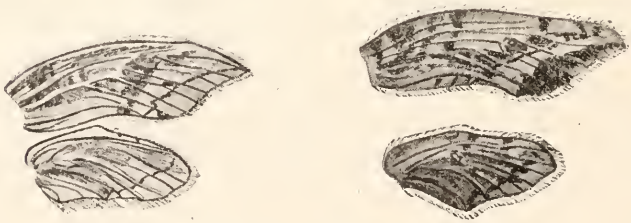
Die dritte Binde (III) entspringt gewöhnlich am Fuß der Gabelzelle, ist indessen nicht von deren Gegenwart im ausgebildeten Schmetterlingsflügel abhängig, denn man beobachtet sie auch da, wo eine Gabelzelle fehlt.

In Flügeln, die eine Gabelzelle besitzen, ist es allerdings auffallend, mit welcher Beständigkeit Binde III die Zelle an ihrer Basis schneidet. In ihrem Vorkommen ist Binde III sehr konstant, ich habe keinen Fall zu verzeichnen, in dem sie nicht zur Entwicklung kam und häufig

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

ist sie durch besonders kräftige Farben ausgezeichnet. Ihre erste Anlage besteht öfter aus strichförmigen Elementen als aus Flecken. Meistens erstreckt sie sich über den ganzen Flügel und geht sowohl mit Binde II als auch mit Binde IV Verschmelzungen ein, ihre Vereinigung mit II ist indessen häufiger, als die mit IV. Verbindet sie sich in ihrer ganzen Länge mit den Randbinden, so entsteht ein breites, dunkles Außenfeld (*Platisamia cecropia*), verschmilzt sie dagegen nur mit ihrer Spitze mit II und I, so wird der Flügel, wie wir sehen, unter Umständen blattartig gezeichnet (*Drepana falcataria*). Wie die drei Außenbinden, so bilden auch die Binden IV, V, VI eine Gruppe, die meistens untereinander Verschmelzungen eingeht. Sie begrenzen

*Thais rumina.*



*Deilephila porcellus.*

das Mittelfeld nach innen und ich nenne sie Mittelfeldbinden, um sie von den übrigen Binden des Binnenfeldes, zu denen sie nach Eimer gehören, zu denen sie aber sehr wenig Beziehung haben, zu unterscheiden. Auch mit den Außenbinden vereinigen sie sich nicht häufig, so dass wir in den meisten Fällen ein breites oder schmäleres helles Mittelfeld beobachten, das sie von jenen abtrennt.

Die vierte Binde (IV) läuft sehr oft mit den Außenbinden parallel, sie kann sich bei ihrer ersten Anlage aus einer Summe von schmäleren Streifen zusammensetzen (*Eupithecia tamarisciata, Gonophora derasa*), deren Zusammengehörigkeit zu einer einzigen Binde meist von Anfang an sehr deutlich ausgesprochen ist.

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


Die in Bezug auf ihre Lage am allerbeständigsten Binden sind die Binden V und VI. Sie bilden da, wo Discocellularadern zur Entwicklung kommen, deren Begrenzungen; wo diese fehlen, stehen sie in der Oeffnung der Mittelzelle. Bei verschiedenen Spannern und Schwärmern erstrecken sich diese Binden vom Vorderrand bis zum Hinterrand des Flügels, bei den höher differenzierten Formen finden wir sie meist zu kurzen Strichen oder zu Flecken reduziert. Bei den Bombyciden geben sie nicht selten zu der Bildung von Augenflecken Anlass und bei den Noctuiden beteiligen sie sich an der charakteristischen Makelzeichnung.

Im Binnenfeld, soweit es der Mittelzelle angehört, begegnen wir den Binden VII, VIII, IX, X. Binde XI und XII liegen außerhalb der Mittelzelle auf der Flügelwurzel. Auch diese Binden sind bei den tieferstehenden Formen, bei Spannern, überhaupt bei Heteroceren viel länger aber auch meist schmäler als bei den Rhopaloceren. Bei vielen Vanessen, bei *Thais*-Arten und bei *Papilio machaon* sind die Binden des Binnenfeldes zu länglich gestalteten Flecken umgewandelt und es ist nicht unwichtig, dass die Gestalt dieser Flecke gewöhnlich eine ganz bestimmte, wenig variable ist. Von den Binden VII—X ist VII am wenigsten beständig, sie tritt während der Puppenentwicklung spät auf und verschmilzt leicht mit VI. Sie läuft, wie auch die übrigen Binden des Binnenfeldes, den Binden V und VI parallel und hat übereinstimmend mit jenen keine Neigung, einen zackigen Verlauf anzunehmen. VII und VIII schneiden gewöhnlich den Gabelungspunkt der Medianäste, besonders konstant können wir dieses Verhalten bei VIII beobachten. Ebenso liegt Binde IX meist über dem Gabelungspunkt der im Puppenflügel innerhalb der Mittelzelle verlaufenden Tracheen. Neben den Binden V und VI haben die Mittelzell- und Wurzelbinden die größte Neigung, untereinander zu verschmelzen, so, dass wir sie nicht einmal bei den Spannern immer getrennt angelegt finden. Sehr häufig finden wir auch, dass die eine oder die andere dieser Binden nicht zur Ausbildung kommt, dies gilt namentlich für XII und VII.

Im Laufe der Puppenentwicklung kann es nun vorkommen, dass aus den ursprünglichen Längsbinden Fleckenreihen werden, dadurch, dass sich entweder nur einzelne Teile der Binden ausfärben und diese Teile dann hauptsächlich ins Auge fallen, oder aber dass sich Schuppen der Grundfarbe in der noch nicht ausgefärbten Binde entwickeln, wie wir es z. B. bei *Thais rumina* und *polyxena* sehen können, wo die Teile der Flügelfläche, auf denen später eine unterbrochene oder zackige dunkle Zeichnung entsteht, anfangs gerade Längsbinden bilden. Auch bei *Arctia purpurata* sind diese Verhältnisse deutlich, und zwar scheint die Ueberwucherung der Zeichnung durch Schuppen der Grundfarbe in die allerletzte Periode der Puppenentwicklung zu fallen. Zum Unterschied von der primären Fleckung, die, wie wir sehen, häufig

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

die Vorstufe zur Bildung der feinen Streifenbinden ist, nenne ich das Resultat des eben beschriebenen Vorganges der Bindenauflösung sekundäre Fleckung. Die sekundäre Fleckung bezieht sich auf die Auflösung von Grundbinden, bisweilen sogar von Bandbinden in Flecke. Die so entstandenen Flecke sind meist breiter als lang, es sind zum Unterschied von den primären Längsflecken Querflecke, die nicht das Bestreben haben, Längsbinden zu bilden, sondern die sich zu Querbinden zu vereinigen suchen. Wenn schon auf diese Weise Querzeichnungen zu stande kommen, so ist dies noch viel häufiger dadurch der Fall, dass sich auf den Flügeladern eine mehr oder weniger dunkle Beschuppung entwickelt. Der größere Teil der Vertreter der *Machaon*-Gruppe ist in dieser Weise quer gezeichnet und auch bei *Thais polyxena* kommt diese Entwicklungsrichtung zur Geltung, allerdings wie es bei fast allen Schmetterlingen beobachtet wurde, erst am Ende der Puppenruhe, da sich bei diesen höher differenzierten Formen Flügelvorderrand und Adern zu allerletzt ausfärben.

Wir haben nun gesehen, dass die im System tiefer stehenden Formen in Farbe und Zeichnung im allgemeinen weniger differenziert sind als die auf Grund der Summe ihrer systematischen Merkmale höher gestellten Schmetterlinge. Ich sage im allgemeinen höher differenziert, weil es sowohl bei den niedersten Gruppen einzelne Formen giebt, die über das durchschnittliche Niveau herausragen und auch die höchsten Gattungen Arten aufweisen, die früher als die Mehrzahl in ihrer Entwicklung stehen bleiben. Was nun die Zeichnung und Färbung der Ober- und Unterseite eines Flügels bezw. des Vorder- und Hinterflügels eines und desselben Schmetterlings betrifft, so können wir hier volle Uebereinstimmung antreffen, oder aber auf wesentliche Verschiedenheiten stoßen. In mehreren Fällen haben wir beobachtet, dass die Unterseite der Flügel der Oberseite in ihrer Entwicklung vorauseilt, indem sich auf der Unterseite die Beschuppung früher entwickelte und hier zuerst Elemente der Zeichnung auftraten. Andererseits sehen wir aber allgemein, dass auf der Unterseite die ursprünglichsten Zeichnungscharaktere am längsten erhalten bleiben, dass wir hier noch getrennte Binden wahrnehmen, wenn oben bereits Bandbinden entstanden sind. Wir können somit sagen, dass auf der Unterseite der Flügel die Entwicklung der Zeichnung früher beginnt, aber auch früher beendigt wird als auf der Oberseite. Die Flügelunterseite bleibt im allgemeinen jedenfalls, soweit es die dunkle Bindenzeichnung betrifft, auf einer tieferen Entwicklungsstufe stehen als die Oberseite.

Andere Zeichnungselemente dagegen, die ebenfalls als später dazu gekommen bezeichnet werden müssen, beschränken sich oft nur auf die Unterseite oder erreichen hier wenigstens einen viel voll-

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


kommeneren Grad der Ausbildung. Ich erinnere z. B. an die roten Zeichnungen bei *Thais*. Diese Erscheinung ist wohl auch dadurch zu erklären, dass an der Flügelunterseite die Entfaltung dunkler Zeichnungen weniger ausgedehnt ist und die roten Schuppen weniger leicht verdrängt werden.

Ein ähnliches Verhältnis wie zwischen Ober- und Unterseite beider Flügel besteht auch in der Zeichnung und Färbung von Vorder- und Hinterflügel. Auch hier erhalten sich in vielen Fällen und zwar besonders bei weniger hoch entwickelten Arten ursprüngliche Zeichnungsmerkmale länger im Hinterflügel als im Vorderflügel. Bei allen von mir untersuchten Spannern tritt die Zeichnung im Hinterflügel erheblich später auf als im Vorderflügel und entwickelt sich in den meisten Fällen hier viel spärlicher als dort. Ebenso verhält es sich mit der Intensität der Färbung und Zeichnung beider Flügel. In anderen Fällen ist Färbung und Zeichnung beider Flügel nahezu vollkommen identisch, wofür ebenfalls die Geometriden die besten Beispiele liefern. Doch auch dann, wenn bei dem Falter Vorder- und Hinterflügel annähernd gleichmäßig gezeichnet sind, ist die Zeichnung des letzteren, die sich ontogenetisch später anlegt, auch dann ist ein Vorauseilen des Vorderflügels in seiner Entwicklung anzunehmen.

Dieser antero-posterioren Entwicklung widersprechen indessen die Fälle, in denen, wie bei *P. podalirius* und bei den beiden *Thais*-Arten *rumina* und *polyxena* die roten Zeichnungen im Hinterflügel zuerst auftreten und eine größere Ausdehnung annehmen wie im Vorderflügel. Für diese Farbtöne ist posterio-anteriores Auftreten die Regel. Ebenso beobachten wir postero-anteriore Entwicklung in sehr vielen Fällen, wenn es sich um Verschmelzen dunkler Binden handelt. Ich verweise auf die Entwicklung der dunkeln Bänderzeichnung bei den *Thais*-Arten, auf das Verhalten der Zeichnung im Hinterflügel der Papilioniden, mancher Spinner, z. B. *Platisamia cecropia* u. a. m. Bei allen diesen Schmetterlingen tritt eine Verschmelzung der Binden im Hinterflügel früher ein und wird hier vollkommener als im Vorderflügel, so, dass es beim ausgebildeten Falter oft schwer fällt, eine Zusammensetzung der dunklen Zeichnung aus einzelnen Binden anzunehmen. Und doch lehrt das Studium der ontogenetischen Entwicklung, dass sich die Zeichnung beider Flügel ursprünglich aus denselben Elementen zusammensetzt. Während aber die Binden im Vorderflügel auf eine im Verhältnis zu ihrer Breite ziemlich große Fläche verteilt sind, finden wir sie im Hinterflügel auf einen viel engeren Raum zusammengedrängt, der nicht nur von der absoluten Größe, sondern auch von der Flügelform abhängt. So ist es wohl die von den Vorderflügeln abweichende Gestalt des Hinterflügels, die wir hauptsächlich als Ursache der Umgestaltungen betrachten müssen, welche die Zeichnungen hier früher treffen als im Vorderflügel. Auch die Zeichnung des Vorderflügels ist

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

ja, wie Eimer gezeigt hat, in hohem Maß abhängig von der Flügelform. Ich erinnere nur an das Zustandekommen der Blattzeichnung im sichelförmig gestalteten, an der Spitze oder dem Afterwinkel zipfelförmig ausgezogenen Flügel. Wir können bei *Drepana falcataria* diesen Umbildungsprozess noch während der Ontogenie verfolgen und eine ganz ähnliche Verschiebung erfahren die Binden durch einseitiges Flügelwachstum bei *D. porcellus*. Hieraus muss der Schluss gezogen werden: je mehr Vorder- und Hinterflügel in ihrer Form voneinander abweichen, desto verschiedener ist auch ihre Zeichnung. Gleich gezeichnete und gefärbte Flügelpaare (Vorder- und Hinterflügel) finden wir häufiger innerhalb der weniger hoch stehenden Gruppen, doch treten hier ebenso oft neben gezeichneten Vorderflügeln ungezeichnete Hinterflügel auf.

Wenn uns die Ergebnisse des ontogenetischen Studiums der Zeichnung nicht täuschen, so ist anzunehmen, dass beide Flügel der Vorfahren unserer Schmetterlinge hell einfärbig waren, dass aber der Vorderflügel mehr zur Differenzierung seiner Schuppenfarben neigte als der Hinterflügel. So sehen wir in der Ontogenie stets auf dem Vorderflügel die erste Zeichnung entstehen. Allmählich überträgt sich dieselbe auf den Hinterflügel, bis dieser schließlich ein jenem durchaus ähnliches Zeichnungsmuster aufzuweisen hat. Je mehr sich indessen die anfangs gleichartiger gebauten Flügel in Gestalt, Form und Größe voneinander entfernen, desto verschiedener wird ihre in der Anlage wohl noch übereinstimmende Zeichnung. Es eilt nun nicht mehr der Vorderflügel dem Hinterflügel in seiner Entwicklung voran, sondern im Gegenteil, es überholt jetzt der Hinterflügel den Vorderflügel. Dies führt beim ausschließlichen Studium höherer Formen zur Annahme einer postero-anterioren Umbildungsweise. Am Ende der Puppenruhe des einzelnen Schmetterlings und innerhalb der höchst entwickelten Schmetterlingsgruppen sind die Unterschiede zwischen Vorder- und Hinterflügelzeichnung am größten, ein Beweis, dass auch hier wieder Ontogenie und Phylogenie dieselbe Richtung einschlagen. Mitunter z. B. bei den Vanessen- und Thais-Arten beobachten wir, dass die Entwicklung der Zeichnung im Hinterflügel eine abgekürzte ist, so dass Zwischenstufen der Zeichnung ganz ausfallen können.

Ueberblicken wir noch einmal kurz die im vorstehenden zusammengefassten Resultate, so können wir die Erscheinungen, die den Entwicklungsgang der Schmetterlingszeichnung in der Puppe charakterisieren, in folgenden Sätzen ausdrücken:

1. Die ursprünglichste Schmetterlingszeichnung finden wir, soweit ich auf Grund meiner Untersuchungen schließen darf, in der Gruppe der Geometriden. Sie besteht aus zahlreichen Längsbinden, die meist sehr schmal und in einzelnen, durch größere, hellere Zwischenräume getrennte Gruppen angeordnet sind. Bisweilen finden wir statt

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


fortlaufenden Binden längsverlaufende Punktreihen, die sich später zu Binden vereinigen und in Bezug auf die Adern und Mittellinien der Flügelzellen ganz bestimmt angeordnet sind. Es ist möglich und es scheint mir auch wahrscheinlich, dass diese Längsbinden von feinen, kürzeren Neuropterenartigen Längsstrichen abzuleiten sind, von einer Zeichnung, wie sie unter den Mikrolepidopteren noch bei *Cerosoma lucella* und bei *Phoxopteryx corylana* Fabr. vorkommt. Danach müssten wir unter den Spannern in *Angerona prunaria* eine der am ursprünglichsten gezeichneten Lepidopterenformen erblicken.

2. Die Längsbinden, welche die Zeichnung der von mir untersuchten Schmetterlinge bilden, treten nicht alle gleichzeitig auf, sie bilden sich im Puppenflügel nacheinander und vermindern sich auf noch höherer Entwicklungsstufe, indem aus den feinen Teilbinden durch seitliches Verschmelzen Grundbinden werden. Durch Verschmelzen von Grundbinden entstehen Bandbinden, Verschmelzen der letzteren führt zur Einfärbigkeit.

3. Die einzelnen Gruppen von Teilbinden und die aus ihnen hervorgegangenen Grundbinden, liegen auf ganz bestimmten Teilen der Flügelfläche und können an ihren Beziehungen zu den Flügeladern erkannt und auf ein Schema, das in der Zeichnung des *Papilio podalirius* gegeben ist, zurückgeführt werden. Durch Variation der Flügelform wird auch die Zeichnung in der einen oder anderen Richtung verschoben.

4. Bei den Spannern legt sich die Bindenzeichnung meist am Vorderrand des Flügels an und wächst von hier aus nach dem Hinterrand. Bei den höheren Tagfaltern finden wir die in der Mittelzelle gelegenen Bindenteile meist zuerst angelegt und wir beobachten, dass sich dieselben von hier aus zuerst nach dem Hinterrand, dann nach dem Vorderrand verlängern.

Bindenverkürzungen gehen stets vom hinteren Ende der Binden aus und erstrecken sich nach und nach bis in die Mittelzelle. In zweiter Linie kann eine Bindenreduktion die am Vorderrand gelegenen Teile betreffen, so dass schließlich nur dunkle Flecke in der Mittelzelle zurückbleiben (*D. Apollo*).

5. Auch wenn wir die ontogenetische Entwicklung der Schmetterlingszeichnung verfolgen, so finden wir keineswegs bei allen Arten sämtliche Binden des uns in *P. podalirius* gegebenen Zeichnungsschemas vertreten. Die einen sind beständiger in ihrem Auftreten als andere. Zu denjenigen, die am seltensten fehlen, gehören die Binden III, V, VI, VIII. Am variabelsten in ihrer Gestalt sind die Binden des Seitenrandes I und II.

6. Ober- und Unterseite desselben Flügels stehen verhältnismäßig selten in ihrer Zeichnung auf derselben Entwicklungsstufe. Beim ausgebildeten Falter ist die Oberseite durchschnittlich höher entwickelt als

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


die Unterseite, wo sich Teilbinden am längsten erhalten. Daraus könnte auf eine supero-inferiore Entwicklung geschlossen werden. Das Studium der Ontogenie zeigt dagegen, dass in den meisten Fällen infero-superiore Entwicklung stattfindet, dass die Zeichnung ihre Entwicklung auf der Flügelunterseite beginnt, aber hier auch früher abschließt als auf der später differenzierten Oberseite.

7. Im Anfang der Puppenentwicklung steht der Vorderflügel auf einer höheren Zeichnungsstufe wie der Hinterflügel. Es folgt eine Zeit, wo Vorder- und Hinterflügel ziemlich gleich gezeichnet sind, bis schließlich bei den höheren Formen der Hinterflügel den Vorderflügel überholt. Am Schluss der Puppenentwicklung und bei den hochstehenden Schmetterlingsformen sind die Unterschiede zwischen Hinter- und Vorderflügelzeichnung am größten, was meistens auf die Gestalt der Flügel selbst zurückzuführen ist.

8. Nicht nur die Zeichnung, auch die sie bildenden Farben entwickeln sich in ganz bestimmter Richtung. Bei den im System am tiefsten stehenden Schmetterlingsformen geht die Zeichnung direkt aus der Grundfarbe hervor, bei höheren Formen ist sie wesentlich von ihr verschieden. Ihre Entwicklung ist aber dieselbe in der Ontogenie und in der Phylogenie. Die helleren Töne erscheinen zuerst, dann folgen die dunkleren. In der Ontogenie ist die Aufeinanderfolge: Hellgelb, dunkelgelb, orange, karminrot, schwarz; oder: hellgelb, rosa, schwarz; oder: hellgelb, dunkelgelb, braun, braunschwarz. Die optischen Farben sind dabei unberücksichtigt geblieben.

Es bleibt nun noch die Frage zu erörtern, wie sich diese Resultate, wie sich die Regeln, die aus dem Studium der Ontogenie der Schmetterlinge abgeleitet werden können zu den von Eimer aufgestellten Zeichnungsgesetzen verhalten. Ich sehe in den Resultaten meiner Untersuchungen eine sehr deutliche Bestätigung der Eimer'schen Theorie, die als die Grundform der Tierzeichnung eine der Längsachse des Körpers parallele Streifung annimmt. Allerdings kann der Einwand erhoben werden, dass bei sehr vielen Schmetterlingen die erste Zeichnungsanlage aus längsverlaufenden Punktreihen besteht. Mir erscheint es jedoch, wie ich bereits an anderer Stelle ausgeführt habe, vollkommen gleichgültig, ob wir fortlaufende Längsbinden oder längsverlaufende Punktreihen vor uns haben. Wie sich überhaupt jede Linie als Punktreihe darstellt, so erscheint jede Binde als eine Reihe pigmentierter Zellen. Sind nun diese pigmentführenden Zellen so gleichmäßig mit Farbstoff beladen, dass unser Auge keine Unterschiede zwischen den Elementen der Zeichnung wahrnehmen kann, dann sprechen wir von einer fortlaufenden Binde, wenn sie auch unter dem Mikroskop kein zusammenhängendes Gebilde darstellt. So erscheinen auf den meinen Untersuchungen zu Grunde liegenden Präparaten dem unbewaffneten Auge in der Regel Längsbinden, wo wir unter dem

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


Mikroskop Punktreihen sehen und Punktreihen beschrieben haben. Wesentlich ist nur, dass überall die Zeichnung bei ihrem Auftreten Längenwachstum zeigt, dass sich ihre Elemente in einer zur Körperaxe parallelen Richtung aneinander zu reihen pflegen. Erst wenn ihr Längenwachstum beendet ist, fangen die Binden an, sich in der Breite auszudehnen, die Teilbinden verschmelzen zu Grundbinden, die Grundbinden zu Bandbinden, die Bandbinden erzeugen, indem auch sie unter sich verwachsen, teilweise oder vollkommene Einfärbigkeit.

Aber auch die Bindenreduktion verläuft, wie Eimer angenommen hat, von hinten nach vorne. Nur bezüglich der Art und Weise der örtlichen Umbildung der Zeichnung (Topo-Orthogenesis Eimer) bin ich zu etwas abweichenden Resultaten gekommen, als sie Eimer durch seine phylogenetischen Studien erhalten hat. Während Eimer annimmt, dass die Zeichnungscharaktere in derselben Reihenfolge schwinden oder sich umbilden, wie sie entstanden sind, konnte ich feststellen, dass für das Schwinden wenigstens eher das umgekehrte der Fall ist, so dass neu gebildete Bindenstücke am leichtesten schwinden und die, welche zuerst auftreten, auch am hartnäckigsten bestehen bleiben. Nach der Eimer'schen Ansicht müssten Binden, die sich in der Mittelzelle anlegen und von hier aus nach beiden Rändern des Flügels auswachsen, in der Mittelzelle auch zuerst schwinden, wir sehen aber, dass dies nicht der Fall ist, dass vielmehr die Bindenreduktion, wie ja auch Eimer feststellt, stets von dem Flügelhinterrand ausgeht. Mit der Breitenausdehnung der Binden, dem seitlichen Verschmelzen mit anderen Binden verhält es sich dagegen anders. Verschmelzungen treten zuerst bei den früher entstandenen Binden und Bindenteilen auf und erreichen später die jüngeren Zeichnungselemente.

Dass eine verschiedenstufige Entwicklung (Heterepistase) sehr häufig auftritt, zeigen uns die abweichend gezeichneten Vorder- und Hinterflügel und ebenso Ober- und Unterseite eines und desselben Schmetterlingsflügels. Ebenso finden wir die Erscheinung unabhängiger Entwicklungsgleichheit (Homoeogenesis) in den Fällen bestätigt, wo z. B. unter dem Einfluss eines veränderten Flügelwachstums Abänderungen entstehen, die bei Formen verschiedener Abkunft dieselben Zeichnungen bilden (Blattzeichnung).

Die Zeichnung der verschiedenen Geschlechter von *Thecla quercus*, *Gastropacha quercus* und *Lasiocampa potatoria* bestätigen sehr schön das Gesetz der männlichen Praeponderanz, des männlichen Uebergewichts, und ihre Ontogenese zeigt dabei gleichzeitig, dass Epistase, Entwicklungsstillstand auf einer früheren Stufe der Umbildung, beim Weibchen die ursprünglichere Zeichnung erhalten hat.

Das Biogenetische Gesetz giebt sich am deutlichsten in der Entwicklung der niederen Formen kund, bei den höheren Schmetterlingen machen sich schon sehr früh die Einflüsse der abgekürzten Ent-

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


wicklung geltend, so dass uns hier die Ontogenese ein weniger deutliches Bild von den Umgestaltungen der Zeichnung während der Stammesgeschichte zu geben vermag, wie dort, wo die Arten ihrem Ursprung noch näher gerückt sind. Wir können somit mit vollem Recht dafür eintreten, dass wie Phylogenie und Ontogenie bei der Umgestaltung der Schmetterlingszeichnung und Farben gleiche Richtungen einschlagen, so auch die aus der Stammesgeschichte der Lepidopteren durch Eimer erschlossenen Zeichnungsgesetze in den wesentlichen Punkten auf die Entwicklung des Einzelwesens anwendbar sind. Die in den Ursachen der Flügelzeichnung, der morphologischen Beschaffenheit des Flügels gelegene Notwendigkeit dieser Uebereinstimmung, habe ich im zweiten oder dritten Teil dieser Arbeit zu erweisen gesucht. [75]

---

## Die Lage des anabiotischen Zustandes auf der Temperaturkurve der wechselwarmen Tiere.

Von **P. Bachmetjew**,
Professor an der Hochschule zu Sophia (Bulgarien).

Die Anabiose gehört zu den rätselhaftesten Erscheinungen der Biologie. Schon seit langer Zeit (Leeuwenhoek 1719) machte man die Beobachtung, dass ein Organismus, welcher scheinbar keine Lebenszeichen von sich gab, bei günstigen Bedingungen wieder belebt werden konnte.

Ueber das Vorhandensein der Anabiose sind die Forscher bis jetzt noch nicht einig, obwohl die Litteratur dieser Frage ziemlich groß geworden ist[1]).

Im folgenden führe ich kurz die Resultate an, welche mir Lepidopteren in verschiedenen Entwicklungsstadien bei der Einwirkung niedriger Temperaturen ergaben.

Bringt man einen Schmetterling in ein kaltes Luftbad (z. B. von $-20^0$), so sinkt seine Temperatur allmählich unter $0^0$ und erreicht schließlich die Temperatur K (gewöhnlich $-10^0$), ohne irgend welche Unregelmäßigkeit in ihrem Verlaufe zu zeigen. An diesem Punkt, welchem ich den Namen „kritischer Punkt“[2]) gab, angelangt, erleidet die Temperatur des Schmetterlings einen sogenannten „Sprung“ in ihrem Verlaufe, indem dieselbe bis zum Punkte N (gewöhnlich $-1^0$) plötzlich steigt. Darauf nimmt die Temperatur des Insektes zuerst

---

1) Historische Uebersicht stellte ich zusammen in meiner Abhandlung: „Die Anabiose“ („Wissenschaftliche Rundschau“ Nr. 1, p. 17—29. St. Petersburg 1900 [russisch]). Die älteren Angaben sind bei W. Preyer („Ueber die Anabiose“. Biol. Centralbl. XI, Nr. 1, p. 1—5, 1891) angeführt.

2) Zeitschr. f. wissensch. Zool. LXVI, p. 521—604, 1899.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1901

Band/Volume: 21

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

Artikel/Article: Die FluÌˆgelzeichnung der Insekten 657-672