

die Fundstelle in der Weißenburgerschluht (2) verhältnismäßig weit abliegend ist. Isoliert liegen die Fundorte in den Hautes Alpes (4) und in den Meeralpen (5), während das Fluggebiet in Piemont (6) mit denen im Wallis zusammenhängen dürfte. Dann folgt östlich ein großer leerer Raum, erst im Engadin (7) liegen wieder Fundplätze, die jedoch mit denen des Vintschgau und des übrigen Südtirol (8) zusammenhängen. Auch die Fundorte im Oetztal (13) gehören zu dieser Gruppe. Wieder weitab liegt Oberstdorf (14). Die aus Krain (9) und Kärnten (10, 11 und 12) gemeldeten Fundplätze liegen durchaus einzeln, ebenso Kufstein (15). Die Fundplätze in Berchtesgaden und um Golling (16) stehen über Abtenau mit den nunmehr im Salzkammergut festgestellten im Zusammenhang. Es ist eigentlich durchaus zu erwarten, daß sich die Art an geeigneten Plätzen auch überall in den großen Zwischenräumen noch finden wird, insbesondere ist sie in Oberösterreich bestimmt im Gosautal, längs des Höllen- und Totengebirges, im Bosruck- und Warscheneckgebiet, sowie Kremstal usw. zu erwarten und auch im benachbarten Niederösterreich wird sie sich an entsprechenden Stellen finden.

Die in obiger Arbeit geäußerten Vermutungen bezüglich weiterer Fundorte haben sich bereits in Mai — bis Juni 1949 zum Teile als richtig erwiesen. So konnte ich einige weitere Fundplätze im Traunsteingebiet und im Lainautal sowie im Gosautal feststellen; Dr. Mack fand die Raupe in der Wörschachklamm und Foltin — auf meine Anweisungen hin — am Fuße des Höllengebirges im Langbathtal. Damit ist die Art nunmehr bereits an acht Plätzen in Oberösterreich und drei Stellen in Obersteiermark gefunden worden.

Anschrift des Verfassers: Steyrermühl Nr. 83, H.-Oe.

Das Problem der „Totalzeichnung“ auf den Schmetterlingsflügeln.

Von Franz Heikertinger, Wien.

(Schluß.)

III. Über das Verhältnis der normalen Flügelstellungen zur Totalzeichnung.

1. Korrelation und holotypische Zeichnung.

Ich möchte nun noch einige Einzelfragen eingehender beleuchten. Vor allem die Frage: Fällt die Stellung, in der die Zeichnung auf Vorder- und Hinterflügel so merkwürdig genau zusammenpaßt, stets mit der Stellung zusammen, die das Tier in der Dauerruhe einnimmt? Von dieser Dauerruhestellung sind wir ja unsprünglich bei unsern Problemen ausgegangen.

Nun hat schon Brunner in dem weiter unten zitierten Werke darauf hingewiesen, daß der geheimnisvolle Maler der

Schmetterlingszeichnungen nicht durchwegs nach gleichen Prinzipien vorgegangen ist. Brunner erinnert an die Erscheinung der Korrelation, an die gleichartige Bildung gleichartig gelegener Organe. Vorder- und Hinterflügel sind korrelative Bildungen; ein Zeichnungselement, das sich auf dem einen vorfindet, könnte in ähnlicher Form auch auf dem andern zu erwarten sein. Tatsächlich trifft dergleichen in einem gewissen Ausmaß bei Insekten auch zu; Brunner erinnert an die Augenzeichnung von *Agria tau* und entsprechend gezeichneter Saturniiden. Bei den Hymenopteren und Neuropteren ist dieses sogenannte „Gesetz der Korrelation“ — ich sehe allerdings keinen rechten zwingenden Grund, hier schon von einem „Gesetz“ zu sprechen — tatsächlich als Regel zu betrachten. „Bei den Lepidopteren dagegen“ sagt Brunner, muß es beinahe als eine ausnahmsweise Erscheinung angesehen werden.“

Zu dem Hinweise, daß die Färbung und insbesondere die Zeichnung wenig Bedacht nimmt auf die Abgrenzung der Organe, sagt Brunner weiters: „Wir haben gesehen, wie Striche, Bänder und Flecken über die verschiedensten Körperteile sich erstrecken, um ein einheitliches Bild zu erzeugen. In diesen Fällen kann von einer Korrelation keine Rede sein. Ich nenne diese Art der Zeichnung, im Gegensatz zu der Korrelation, die holotypische Zeichnung.“

„Das Bild erscheint vollständig nur bei einer bestimmten Lage der Körperteile, oder — wenn ich mich koloristisch ausdrücken darf — die Unterlage für das einheitliche Gemälde ist einmal das Insekt in ausgebreiteter Flügellage, ein anderesmal bei geschlossenen Flügeln oder auch bei halbgeschlossener Lage, und diese Mannigfaltigkeit erstreckt sich noch weiter, indem die Unterseite in einer anderen Lage gemalt erscheint als die Oberseite, oder — um fortzufahren in der koloristischen Sprache — daß die Malerei ein und desselben Objektes verschiedentlich ange-setzt wurde.“

„Dieser verschiedene Ansatz der Malerei wird endlich noch dadurch kompliziert, daß ein und dieselbe Fläche, z. B. die Unterseite, zweimal behandelt erscheint, einmal in ausgespannter Flügellage, dann von neuem in einer anderen Stellung.“

„Der bei allen Tagfaltern normale Fall ist die Färbung bei ausgespannter Flügellage, der Stellung beim Fluge, wobei der Hinterflügel nur mit dem Vorderrande unter dem Vorderflügel liegt. Es ist dies die Lage, in welcher in den Sammlungen die Schmetterlinge präpariert sind, wobei die regelmäßige Gestaltung des Musters die Zeichnung genau angibt, wieweit die Flügel auseinanderzuziehen kommen. (Fußnote Brunners hiezu: In den Sammlungen sind zumeist die Flügel etwas zu weit auseinander gespannt.) Beispiele hierfür liefern die Papilioniden (Hinweis auf Abbildungen) und beinahe alle Gruppen der Tag-schmetterlinge.“

Ich kann mich dieser Brunner'schen Charakteristik des Normalfalles allerdings nicht anschließen. Wie ich an zitierter anderer Stelle ausführlicher dargelegt habe, besteht vielmehr ein sehr starker Gegensatz zwischen der Flügelstellung der holotypischen Zeichnung und der allgemein üblichen Präparationsweise der Schmetterlinge, der „Spannstellung“. Die abmildernde Fußnote Brunners, daß die Flügel in den Sammlungen „zumeist etwas zu weit auseinander gespannt“ seien, trägt dem starken Gegensatz nicht hinreichend Rechnung. Die Spannstellung ist betont unrichtig; sie fälscht die natürliche Flügelhaltung der Falter, sie zerreit und verschleiert die Totalzeichnung der Flügel; sie ist einerseits schuld an der unrichtigen Flügelhaltung der auf den Abbildungen in den naturkundlichen Büchern dargestellten Faltern, sie ist andererseits schuld, daß die Totalzeichnungen mit ihren Merkwürdigkeiten selbst den meisten Fachleuten noch eine fast unbekannte Sache sind.

2. Die Normalstellungen der Tagfalterflügel.

Wie schon erwähnt, habe ich dieses Thema mit zahlreichen anschaulichen Bildbeispielen an anderer Stelle ausführlich besprochen. Kurz zusammenfassend sei hier nur wiederholt, daß die nach dem Neigungswinkel der Vorderflügel kostalkante — also dem Vorderrande des gespannten Flügels, nicht wie bei der Spannstellung dem Hinterrande (Analrand) — mit der Körperlängsachse gemessene Flügelstellung ein brauchbares Vergleichsmittel abgibt. Dieser Neigungswinkel bleibt im Regelfalle unter 90° , d. h. sowohl beim ruhenden wie beim fliegenden Tagfalter steht der Vorderrand der Flügel etwa senkrecht auf der Körperachse oder etwas nach hinten. Dies gilt sowohl für die offen ausgebreiteten wie für die geschlossen emporgestellten Tagfalterflügel. In den weitaus meisten Fällen beträgt dieser Winkel jedoch nur um 60° herum; bei der Dauerruhestellung mit zusammengeschobenen Flügeln sinkt er bis zu 45° herunter, beim unruhigen, nahrungsuchenden Umherklettern auf Blüten erreicht und überschreitet er zuweilen 90° , und die hierbei meist halb-offenen Flügel weisen ausnahmsweise Winkel bis zu 100° und selbst 110° auf.¹³⁾ Beim fliegenden Falter liegt der Neigungswinkel um 90° herum, ist oft wesentlich kleiner, selten nennenswert größer. Davon kann sich jedermann selbst überzeugen, wenn er einen vorbeifliegenden Tagfalter scharf ins Auge fat. Mit etwas Geduld und Uebung gelingt es bald, das Bild für Sekundenbruchteile zu erfassen; insbesondere dann, wenn es sich um einen sich hellfarbig abhebenden Falter, z. B. Weißling, handelt und wenn das Tier sich in der Nähe des Beobachters suchend herumtreibt. Es ist einigermaßen verwunderlich, daß die Illustratoren selbst der führenden naturkundlichen Bücher, z. B. Brehms „Tierleben“, solche Beobachtungen unterlassen

¹³⁾ Einige Vanessen, speziell aber *Polygonia*, bilden mit noch weiter vorgezogenen Flügeln seltene Ausnahmen.

und in ihren Bildern statt naturgetreu fliegender Falter nur über die Landschaft gehängte Sammlungsexemplare dargestellt haben. Ja, der gewohnte Anblick der Spannstellung hat sie so stark beeinflußt, daß sie sogar den ruhenden Falter, dessen Beobachtung unvergleichlich leichter ist, mit den viel zu weit nach vorne gezogenen Flügeln der Spannstellung abbilden. Diese Abbildungen, die die weitaus erdrückende Mehrheit in allen Naturkundebüchern darstellen, sind unnatürlich und müssen ausgemerzt werden.

Wie die zusammengeschobene Normalstellung der Flügel durch die Zeichnung sowohl der Unterseite wie der Oberseite gleichermaßen ausgedrückt sein kann, mag die Bildskizze einer neotropischen *Dismorphia arsinö* Feld. ♂ veranschaulichen. (Abb. 6)¹⁴⁾



Abbildung 6. — *Dismorphia arsinö* Feld. ♂. Südamerika. Die bleichen Stellen auf Vorder- und Hinterflügel zeigen, wie weit die Flügel zur natürlichen Stellung (Totalzeichnung) zusammengeschoben werden müssen. Nach O. Staudinger (Exot. Schmetterlinge, Taf. 15).

Durch aufgeschellte Stellen auf beiden Seiten ist die natürliche Flügelstellung gekennzeichnet, und der Betrag, um den der Flügel gegenüber der Spannstellung verschoben werden muß, um die natürliche Stellung zu erreichen, ist auf der Ober- wie auf der Unterseite der gleiche.

Im Gegensatz zu den natürlichen Neigungswinkeln, die sich etwa zwischen 45° und 90° bis 100° bewegen, stehen die Neigungswinkel der Spannstellung, die um 130° herum liegen, einer Winkelgröße, die normal im Freileben nie erreicht wird. Solche unnatürliche Größen zeigen die Winkel auf den meisten Tagfalterbildern der Literatur.

Vergleichen wir nun die natürlichen, etwa einem Neigungswinkel von 60° bis 90° entsprechenden Flügelstellungen mit den Flügellagen der Totalzeichnungen, so finden wir, daß die Totalzeichnung im allgemeinen diesen natürlichen Flügelhaltungen ungefähr entspricht. Aber, wie schon Brunner festgestellt hat: eine einfache Schablonenregel für die Uebereinstimmung von natürlicher Flügelstellung und Totalzeichnung gibt es nicht.

¹⁴⁾ Nach Staudinger, Exot. Schmett. Taf. 15.

Im folgenden sollen etliche solcher Sonderfälle näher beleuchtet werden.

3. Verschiedene Totalzeichnungen am gleichen Tier.

Es ist verständlich, daß bei einer einfachen analogen — oder, um mit Brunner zu sprechen: korrelativen — Zeichnung auf Vorder- und Hinterflügel das Aneinanderpassen der Teile kaum etwas Verwunderliches zu haben braucht. Wenn, wie beispielsweise bei vielen exotischen Papilios, Vorder- und Hinterflügel von einer breiten, hellen Binde gequert werden, so mag das Aneinanderpassen der beiden Bindenstücke zwanglos als die natürliche Folge gleicher Zeichnungsanlage auf beiden Flügeln — Brunners „Korrelation“ — aufgefaßt werden. Das gleiche mag für die einfache Bindenzeichnung mancher Spanner u. dergl. gelten. Solche einfache, gleichmäßig ausgebildete Binden werden oft auch dann noch gut aneinanderpassen, wenn sich die gegenseitige Lage der Flügel beträchtlich verschiebt. Sie bilden gleichsam eine Art Kette, die mehr oder minder auf einem Bogenstück angeordnet ist, dessen Drehungspunkt die Flügelgelenke sind. So ergibt sich bei gegenseitiger Verschiebung der Flügel innerhalb gewisser Strecken immer wieder eine Art von Totalzeichnung. Die Kette dieser Totalzeichnungen kann nun bis zur Spannstellung reichen. Als Beispiel eines solchen Falles des Hinausreichens der Totalzeichnungsreihe bis zur Spannstellung diene die Abbildung 134 auf Seite 189 im zitierten Buche Eimers. Sie stellte *Amathusia phidippus* dar, bei der die breite Streifenzeichnung der Unterseite auch bei der Spannstellung, in der das Tier dargestellt ist, eine zusammenschließende holotypische Zeichnung ergibt. Verschiebt man jedoch die Flügel in ungefähr dem gleichen Grade, bei dem sich bei *A. dilucida* die sonst zerrissene Streifenzeichnung zur Totalzeichnung zusammenschließt (Abb. 2), so ergibt dies auch bei *A. phidippus* eine richtige Totalzeichnung. Die Möglichkeit einer Totalzeichnung in der Spannstellung beeinträchtigt also die Gültigkeit der Totalzeichnung in der zusammengeschobenen Stellung nicht.

Hiefür ein Beispiel aus der heimatischen Fauna. Taf. 5, Abb. 3 führt die Naturaufnahme einer mit offenen Flügeln sitzenden *Melanargia galatea* vor. Der Beschauer wolle wieder das Gesamtbild, mit halbgeschlossenen Augen aus einiger Entfernung betrachtet, rein als Schwarzweißornament auf sich wirken lassen. Es liegt zweifellos eine Totalzeichnung vor, diesmal aber eine wesentlich andere als auf dem auf Tafel 6 gegebenen Bilde derselben Art. (Vergl. Taf. 6 und Taf. 5, Abb. 3.) Wieder aber geht die weiße Fleckenbinde vom Vorder- auf den Hinterflügel so genau passend über, daß eine Trennung der Flügelhälften nach der Zeichnung nicht sichtbar wird.

In solchen Fällen drängt sich die Frage auf: Welche dieser Totalzeichnungen ist die „richtige“?

Welche entspricht der „natürlicheren“, der „normalen“ Flügelhaltung?

Die Frage wird, wenn überhaupt, nur nach eingehenden Freilandbeobachtungen der Art zu lösen sein.

Als „natürliche“ Stellungen der Art müssen wohl beide angesehen werden; das wird schon durch die unbeeinflussten Naturaufnahmen, nach denen die Bilder angefertigt sind, erwiesen.

Daß die schönste, typischste Totalzeichnung nicht immer mit der gewöhnlichen Ruhestellung der betreffenden Art zusammentrifft, lehrt in der einheimischen Fauna das Beispiel des *Papilio podalirius*. Unter einer größeren Anzahl von Freilandaufnahmen dieser Art, die alle den ruhenden Falter in einer Stellung zeigen, bei der die weit zurückgelegten Vorderflügel den größten Teil der Hinterflügel verdecken (Neigungswinkel etwa 60 Grad) und die dürtigen Reststücke der Binden nicht mehr an die Vorderflügelbinden anschließen, findet sich nur eine einzige, die den Falter in richtiger Totalzeichnungsstellung zeigt (Neigungswinkel etwa 80—90°; Taf. 5, Abb. 1). Und diese Aufnahme wurde unter nicht gewöhnlichen Umständen gewonnen, als sich der windgeschüttelte Falter an einem stürmischen Tage nur ganz flüchtig auf einer Blüte niederließ. Für gewöhnlich ruht *Papilio podalirius* nicht in Totalzeichnungsstellung.

Die in Rede stehende Falterart mag auch zur Beleuchtung eines anderen Umstandes dienen, nämlich der fehlerhaften bildlichen Darstellung der Totalzeichnung.

Die erwähnte Naturaufnahme (Taf. 5, Abb. 1)) führt den Segelfalter mit Totalzeichnung vor. Nun findet sich in dem weiter unten zitierten Werke von Brunner gleichfalls das Bild eines Segelfalters mit geschlossener Totalzeichnung. Doch die Flügelhaltung dieses Tieres ist grundsätzlich verschieden von der auf

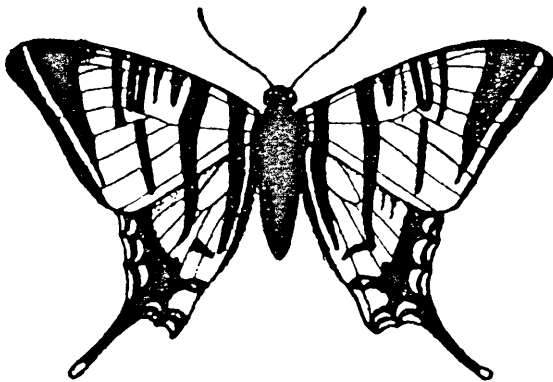


Abbildung 7. — *Papilio podalirius* L. Bildskizze zur Veranschaulichung der Totalzeichnung bei unnatürlicher Gesamtflügelage (Ansrand der Hinterflügel vom Hinterleib weggezogen, Neigungswinkel der Vorderflügel-Kostalkante etwa 110°). Nach Brunner (Betrachtungen, Taf. 1).

unserer Naturaufnahme. Während diese Naturaufnahme einen Flügel-Neigungswinkel von etwa 80 bis 90 Grad aufweist, ist der Neigungswinkel auf dem Brunner'schen Bilde etwa 100 bis 110 Grad. Zur Veranschaulichung der Bedeutung dieses Unterschiedes gebe ich in Abbildung 7 das Brunner'sche Bild wieder. Wie ist diese Verschiedenheit der Flügelstellungen bei gleich vollkommener Totalzeichnung zu verstehen?

Die Lösung liegt in der verschiedenen Stellung der Hinterflügel. An anderer Stelle habe ich eingehend dargelegt, welchen unheilvollen Einfluß die übliche Präparationsweise des „Spannens“ auf die bildliche Darstellung fliegender wie sitzender Schmetterlinge gehabt hat. Das Bild des unnatürlich gespannten Falters ist in den Vorstellungsschatz des Kulturmenschen, Fachwissenschaftler wie Laien, übergegangen, ist das Maß für alle bildlichen Darstellungen geworden. Nun ist aber diese Spannstellung, wie schon erwähnt, eine unnatürliche. Der Vorderflügel wird bei der typischen Spannstellung — unter Gewaltanwendung — so weit nach vorne gezogen, daß sein Hinterrand senkrecht auf der Körperlängsachse steht. Der Hinterflügel wird — gleichfalls mit Gewalt — so weit nachgezogen, daß nur sein Vorderrand vom Hinterrand des Vorderflügels bedeckt ist. Dadurch wird — man vergleiche Abbildung 7 — der Anrand des Hinterflügels weit vom Körper fortgezogen, so daß zwischen Hinterflügel und Hinterkörper ein weiter Spalt klafft. Der Falter erinnert an einen gekreuzigten Menschen; seine Stellung ist unnatürlich.

Die Naturaufnahme fliegender wie ruhender Falter, die ich andernorts bringe, erweisen eindeutig: Sowohl beim ruhenden wie beim fliegenden Falter bleibt der Anrand der Hinterflügel stets an den Hinterkörper angelegt, umschließt ihn oft sogar teilweise. Ein klaffender Spalt fehlt. Taf. 5, Abb. 1 gibt diese Verhältnisse anschaulich wieder.

Es ergibt sich hieraus: Nur die in Taf. 5, Abb. 1 vorgeführte Totalzeichnung beruht auf natürlicher Flügelstellung und ist korrekt. Die von Brunner vorgeführte ebenso schöne Totalzeichnung (Abb. 7) beruht auf einer unrichtigen Gesamt-Flügelstellung — die Hinterflügel sind viel zu weit vom Körper weggezogen — und ist abzulehnen. Hieraus ergibt sich, daß die Totalzeichnung von *Papilio podalirius* tatsächlich durch einen Neigungswinkel von nur 80 bis 90 Grad — nicht aber, wie auf dem Brunner'schen Bilde von fast 110 Grad — eindeutig bestimmt ist.

4. Die natürliche Flügelstellung der Blattschmetterlinge.

Einen Totalzeichnungsfall besonderer Art bieten die Blattschmetterlinge; in den typischen Beispielen sind dies Tagfalter, deren Unterseite in der Ruhestellung eine größere oder

geringere Aehnlichkeit mit einem trockenen Laubblatt aufweist.¹⁵⁾ Solche Falter gibt es zu vielen Hunderten. Dem Laien fehlt gemeinlich das Wissen um die überraschende Vielzahl dieser Erscheinungen.¹⁶⁾ Ihm sind zumeist nur die Paradestücke bekannt, die *Kallima*-Arten Indonesiens mit ihrer wunderschönen Blatt-ripperzeichnung, mit den vorgetäuschten Nagefraßspuren, den Rostpilzflecken und den „Tautropfen“ — berühmte Beispiele von „Anpassung“ durch angebliche Naturauslese. Es ist nun oft genug von Augenzeugen darauf hingewiesen worden, daß im Gewirr der Lichter und Schatten der Tropenwälder ein stillesitzender Falter übersehen wird, ganz gleichgültig, ob er eine oder keine genaue Blattrippenzeichnung auf den Flügeln trägt, daß also die schöne Blattnachahmung jener Paradebeispiele keinen besseren Schutz gewährt als eine ganz allgemein gehaltene Verbergetracht, wie sie etwa unsere *Polygonia c-album* aufweist. Sogar recht bunt gefärbte Arten bleiben in solcher Umgebung unauffällig. Weiters ist darauf hingewiesen worden, daß die großflügeligen Tagfalter mit ihren im Verhältnis zu den sparrigen, staubig-schuppigen Flügeln nur dürftigen, trockenen Körperchen sich nur sehr geringer Nachfrage bei den insektenfressenden Vögeln erfreuen. Aber auch wenn sie eifrig gejagt würden, wäre der Vorgang einer Kleidanpassung durch Auslese an die bereits oben erwähnte undenkbbare Vorstellung geknüpft, alle Individuen mit etwas weniger genauer Blattrippen- und Rostfleckanpassung wären von den Feinden nicht für dürre Blätter gehalten, sondern als Falter erkannt und ausgemerzt worden und nur die Schönangepaßten hätten zu überleben vermocht. Doch all das beschäftigt uns hier nicht. Wir ziehen die Blattschmetterlinge nur darum in Betracht, weil einige Formen unter ihnen bemerkenswerte Beispiele von Totalzeichnung bei Spannstellung abgeben.

Damit die berühmte Blattähnlichkeit nämlich in voller Schönheit zustande kommt, muß der Falter in entsprechender Flügelstellung präpariert sein. Der Neigungswinkel der geschlossenen Flügel mit der Körperachse muß etwa 130 bis 140 Grad betragen. Diese Stellung entspricht — wie ich an zitierter Stelle näher ausgeführt habe — nicht der natürlichen Flügelhaltung des ruhenden Falters. Der ruhende Falter hält die Flügel stärker zusammengeschlossen (Neigungswinkel etwa 110 Grad); er sieht, wie Naturaufnahmen erweisen, hiedurch wesentlich plumper und klumpiger aus, büßt die schöne, gestreckte Blattform ein, und die vorgetäuschte Mittelrippe erscheint auf dem Vorderflügel abgeknickt. Daraus nun, daß die Mittelrippe — allerdings nur in den ausgesuchten Fällen jener Paradestücke — am schönsten bei der

¹⁵⁾ Das Problem der Blattschmetterlinge ist in morphologischer und ökologischer Hinsicht eingehender an anderer Stelle behandelt. (Zentralblatt für das Gesamtgebiet der Entomologie I, 1946, 156—167.)

¹⁶⁾ Das Durchblättern eines größeren Farbtafelwerkes, etwa der schon zitierten Werke von A. Seitz (Großschmetterlinge der Erde) oder O. Staudinger (Exotische Tagfalter) vermittelt ein Bild davon.

dem Spannungswinkel entsprechenden auseinandergezogenen Flügellage ausgebildet ist, könnte man schließen, damit sei durch die Totalzeichnung erwiesen, daß jene auseinandergezogene Flügellage für den Falter die natürliche sei.

Dies ist nun nachweislich nicht der Fall. Die Fortsetzung der Hauptblattrippe von dem Hinterflügel auf den Vorderflügel wird nämlich bei jenen Paradestücken durch die zufällig stärkere Ausbildung eines mit der Hinterflügelbinde nicht homologen, anderen Bindenelementes erreicht. Dies kommt mit überzeugender Deutlichkeit auf den Bildskizzen zweier Blattschmetterlinge (Abb. 8 und 9) zum Ausdruck. Aus diesen Skizzen ergibt sich, daß die mit der Ziffer IV bezeichnete Binde, die die Haupt-Blattrippe des Hinterflügels stellt, auf dem Vorderflügel gegen den Kostalrand zu abbiegt, während das in der Verlängerung der

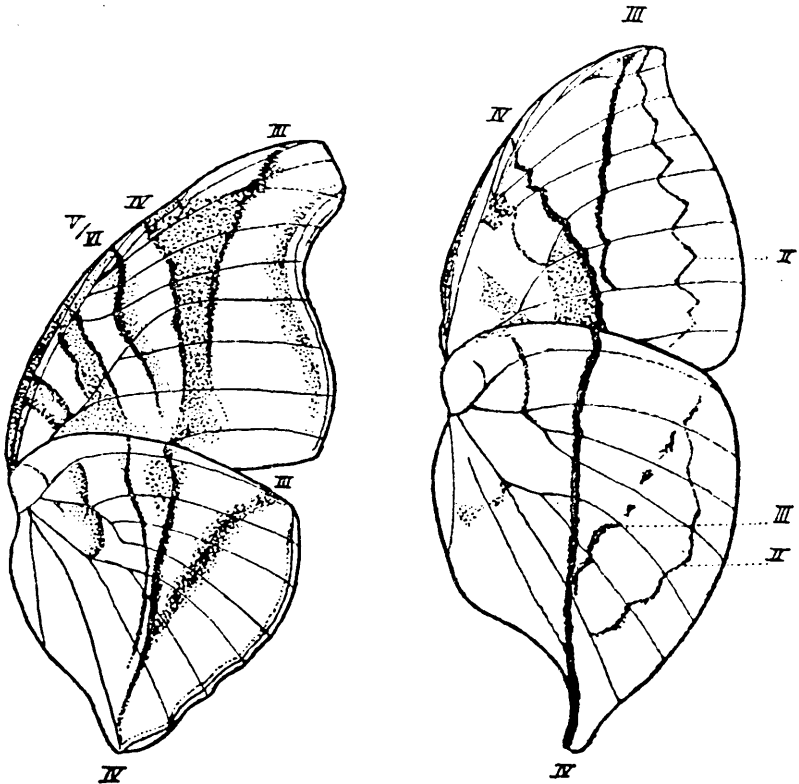


Abb. 8

Abb. 9

Abbildung 8. — *Aganisthos odius* F.; neotropischer Blattschmetterling. Skizze zur Veranschaulichung des Anteils verschiedener Binden am Zustandekommen der vorgetäuschten Blattmittelrippe. Nach Eimer (Orthogenesis 103).

Abbildung 9. — *Kallima philarchus* Westw.; indoaustralischer Blattschmetterling. Skizze zu gleichem Zwecke wie voriges Bild. Nach Eimer (Orthogenesis 101).

Hinterflügelrippe liegende Bindenstück dem mit III bezeichneten Bindenelement angehört.¹⁷⁾ Wir haben hier eine sozusagen unnatürliche Totalzeichnung vor uns. Die natürliche Totalzeichnung erhalten wir, wenn wir den Vorderflügel stärker zurück unter den Hinterflügel schieben. Dann wird eine Stellung erreicht, bei der die homologen Bindenelemente IV auf Vorder- und Hinterflügel befriedigend aneinanderschließen.

Daß diese letztere in der Tat die natürliche Stellung ist, wird durch die Farbzeichnung der Oberseite vieler dieser Blattschmetterlinge eindeutig erwiesen. Auch hier prägt sich deutlich eine Totalzeichnung aus — das vordere Drittel des Hinterflügels ist oft anders gefärbt als die übrige Flügelfläche —, und erst beim entsprechenden Zusammenschieben der Flügel ergibt auch die Oberseitenfärbung ein einheitliches Bild. Als Illustration solcher Verhältnisse mag die Abbildung 6, allerdings einer anderen Faltergruppe entnommen, aber das gleiche Prinzip veranschaulichend, genommen werden.

IV. Ein Blick auf die Literatur der Totalzeichnungserscheinungen.

Der Komplex aller dieser Erscheinungen ist zu auffällig, um nicht die Aufmerksamkeit von Entomologen erregt zu haben. Daß er weiteren Kreisen kaum bekannt ist, rührt wohl hauptsächlich daher, daß die meisten Entomologen und Allgemeinzooologen im Regelfalle nur den gespannten Falter in die Hand bekommen, an seinen Anblick gewöhnt sind, und jene Stellungen, die diese seltsamen Zeichnungsharmonien zeigen, entweder nicht zu Gesicht erhalten oder nicht beachtet haben. Man muß in der Tat auf sie aufmerksam geworden sein; sonst geht man an ihnen vorbei.

Soweit ich sehe, hat als Erster der bekannte österreichische Orthopterologe C. Brunner von Wattenwyl auf diese Erscheinungen hingewiesen. Im Jahre 1873 prägte er in einer in der k. k. Zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien gehaltenen Festrede zur Kennzeichnung des Hinausschießens über Sinn und Zweck einer „Anpassung“ — damals sah man alles als „Anpassung“ an — in berechtigter Kritik den Ausdruck „Hypertelie“. ¹⁸⁾ Er wendet sich gegen die zu jener Zeit übertriebene Sucht, allenthalben „Anpassungen“ zu sehen, und wies auf Erscheinungen hin, die keinesfalls als erhaltungsmäßige „Anpassungen“ deutbar sind. Er sagte unter anderem: „Ich bin zur Behauptung geneigt, daß es kein auf einer noch so niedrigen Stufe stehendes Tier gibt, bei welchem wir nicht eine Form oder Zeich-

¹⁷⁾ Auf diesen Bindenverlauf hat schon Eimer an zitiertem Stelle aufmerksam gemacht.

¹⁸⁾ Verhandl. Zool.-bot. Ges. Wien, 1873, 133—138; auch Berl. Ent. Zeitschr. 18, 1874, 153—160. — Später veröffentlichte er noch eine kleine, anschaulich illustrierte Notiz „Ueber hypertelische Nachahmungen bei den Orthopteren“. Verh. Zool.-bot. Ges. Wien, 1883, mit einer Farbtafel.

nung antreffen, welche weder als Erinnerung an die Abstammung noch als eine Bedingung der Existenz notwendig ist... In der ganzen Natur finden wir außer den Manifestationen der Notwendigkeit zum Kampfe ums Dasein das Gepräge der luxuriösen Schönheit...“

Unter „Hypertelie“ versteht er „eine Ueberschwenglichkeit, einen weit über die Notwendigkeit hinausgehenden Kraftaufwand“. „Diese Erscheinungen können durch die Anpassungstheorie nur teilweise erklärt werden. Sie machen vielmehr den Eindruck, als ob außer der Sorge für die Erhaltung der Spezies noch ein anderes Element aufträte, welches ganz unabhängig von der Zweckmäßigkeit lediglich als Ausdruck einer zügellosen Phantasie auftritt.“

Daß er mit solchen tatsachengemäßen Feststellungen in der hochgehenden Flut des jungen Selektionsismus wenig Verständnis bei den damaligen Zoologen fand, bedarf keiner Bemerkung.

Im Jahre 1897 baute Brunner seine Gedankengänge in einem großformatigen Farbtafelwerke¹⁹⁾ näher aus und gab in zahlreichen anschaulichen Bildern überraschende Beispiele von aneinandergesetzten Zeichnungen. Er stellt sie als „Rücksichtslosigkeit“ oder „Willkür“, als „holotypische Zeichnungen“, in Gegensatz zu jenen anderen Zeichnungen, die das zweckmäßige Ergebnis einer natürlichen Auslese sein sollten, bezw. sein konnten. Seine Bezeichnungen sind nicht gerade treffend und anschaulich gewählt. Die Arbeit selbst aber enthält eine große Anzahl von Tatsachen und Gedanken, die weit über die damals übliche gedankenleere Auslese-schablone hinausragen.

Das Prinzip der bei einer bestimmten Flügelstellung genau aufeinanderpassenden Zeichnung, das wir oben dargelegt haben, belegt er mit zahlreichen Beispielen. Unter den Schmetterlingen führt er beispielsweise *Papilio podalirius* (siehe die Abb. 7) mit seiner aneinanderpassenden Streifenzeichnung auf; ferner die Querbänderung der oben erwähnten mexikanischen Nymphalide *Myscelia cyaniris* Doubl. (siehe die Abb. 5) sowie zahlreiche andere Rhopaloceren und Heteroceren, darunter Blattschmetterlinge, „Schreckaugen“-Falter, aber auch regelmäßige Ziergebilde bedeutungslos phantastischer Art. Ein Eingehen ins Einzelne gestattet der Raum hier nicht. Der Einblick in das Werk ist angelegentlich zu empfehlen.

An Stelle des Ausdrucks „Willkür“ hat späterhin A. Handlirsch in einer gleichfalls sehr lesenswerten Abhandlung²⁰⁾ das Wort „Atelie“ für alle jene Fälle vorgeschlagen, in denen nicht von einem Hinausgehen über den Zweck gesprochen werden kann, also keine „Hypertelie“ vorliegt, sondern in denen überhaupt kein Zweck der Erscheinung ersichtlich ist.

¹⁹⁾ Betrachtungen über die Farbenpracht der Insekten. Leipzig, 1897, Verl. W. Engelmann.

²⁰⁾ Verh. Zool.-bot. Ges. Wien 1915, 1—17.

F. Süffert hat in zwei kürzeren Abhandlungen²¹⁾ auf diese Dinge und die Brunner'sche Darstellung zurückgegriffen und hiebei zum Teil andere Ausdrücke verwendet, darunter das Wort „Totalzeichnung“ für das, was Brunner „holotypische Zeichnung“ genannt hat. Der Ausdruck „Totalzeichnung“ scheint mir glücklicher gewählt, weshalb ich ihn beibehalten habe.

*

Ich habe mich in dieser Arbeit auf die Vorführung von Beispielen aus der Ordnung der Lepidopteren beschränkt. Die breiten Flügel der Falter mit ihren bunten Färbungen und phantastischen Zeichnungen eignen sich in besonderem Maße zur Beleuchtung dieser Probleme. Es bedarf indes keines Wortes darüber, daß sich grundsätzlich gleiche Erscheinungen auch in den übrigen Ordnungen der Insekten, ja in allen Gruppen des Tierreichs überhaupt finden. Die Totalzeichnungen sind eines der allgemeinen, unerklärten Färbungsprinzipien in der lebenden Natur.

Ich lasse es indes bei den vorgeführten Beispielen bewenden. Meine Absicht ist nur, weitere Kreise der Zoologenschaft auf diese viel zu wenig bekannten und beachteten Erscheinungen hinzuweisen, die ein viel belangericherer und fruchtbarer Unter-suchungsgebiet darstellen als etwa das gedankenarme Schablonen-beschreiben neuer Fälle von „Schutzanpassungen“ und „Mimikry“, die sich bei klarem Durchdenken dann doch als logische und ökologische Unmöglichkeiten entpuppen. Die Hochflut der mechanistisch-materialistischen Zuchtwahlhypothese war letzten Endes der Grund für die weitgehende Unbekanntheit der Total-zeichnungserscheinungen. Alle Welt fahndete eine Zeitperiode lang fast nur nach Erscheinungen, an denen das gestalten-schaffende Wirken der natürlichen Auslese, die mechanische Herausarbeitung des „Bestausgestatteten“, vermeintlich nach-zuweisen war. Die Tatsachen der Totalzeichnungen waren für diesen Zweck unbrauchbar, ja geradezu störend. Vom Standpunkt eines Vorteils im Daseinskampfe war es ja völlig gleichgültig, ob die Binden auf einem Falterflügel aneinanderschlossen oder nicht. Diese Erscheinungen standen der Ausleselehre sogar entgegen; sie zeigt ein Prinzip des Gestaltenwerdens auf, das ohne Rücksicht auf Nützlichkeit baute und malte, seltsam, regelmäßig und — wenn dieses, menschlichem Urteil entnommene Wort hier gestattet ist — sogar „schön“ malte. Darum schob man es seit-wärts.

Die Zoologie von heute mag es aus der Vergessenheit holen. Nicht zur hypothetischen „Erklärung“, sondern zur tatsachen-gemäßen Erforschung und Darlegung.

²¹⁾ Geheime Gesetzmäßigkeiten in der Zeichnung der Schmetterlinge. Revue Suisse Zool. 32, 1925, 107—111. — Zur vergleichenden Analyse der Schmetterlingszeichnung. Biol. Zentralbl. 47, 1927, 385—413.

Zusammenfassung.

1. Die Tagfalter ruhen mit emporgeschlagenen Flügeln. Die hierbei sichtbare Flügelunterseite zeigt oft eigenartige Färbungsverhältnisse: So weit in der Ruhestellung der Vorderflügel vom Hinterflügel verdeckt ist, tragen beide Flügel auffällig übereinstimmende Färbung und Zeichnung. Die vom Hinterflügel verdeckten Teile der Vorderflügelunterseite weisen dagegen eine andere, zumeist grell-buntere, auffälligere Farbzeichnung auf. Diese Färbungseigenheiten wurden seinerzeit als „Schutzfärbungen“ gedeutet.

2. Die Deutung als Schutzfärbung kann aus mehrfachen Gründen nicht aufrechterhalten werden. Farbzeichnungsübereinstimmungen finden sich auch an Flügelstellen, die in der Ruhelage nicht sichtbar sind, also keine schützende Funktion haben können, z. B. auf der bunten Flügeloberseite.

3. Zeichnungsmuster, z. B. Binden, die bei der allgemein üblichen Präparationsweise der Schmetterlinge (Spannstellung) nach verschiedenen Richtungen verlaufen und nicht aneinanderschließen, ergeben bei stärkerem Zusammenschieben der Flügel oft überraschend geschlossene, harmonische Zeichnungsbilder, deren einzelne Teile so genau aneinanderpassen, als wären sie mit einem Pinsel über die geschlossene Fläche hingemalt worden. (Holotypische Zeichnung, Totalzeichnung.)

4. Eine Anzahl solcher Totalzeichnungen wird in Wort und Bild, teilweise nach Naturaufnahmen, vorgeführt. Die Totalzeichnung fällt zumeist mit der natürlichen Ruhestellung zusammen; sie kann aber auch bei anderen Flügelstellungen gegeben sein, und eine und dieselbe Falterart kann mehrere verschiedene Totalzeichnungen aufweisen.

5. Das Prinzip ist nicht auf Schmetterlinge beschränkt, sondern kommt im gesamten Tierreich vor. Die Tagfalter mit ihren großen, bunt gezeichneten Flügeln geben jedoch die anschaulichsten Beispiele.

Tafel-Texte:

Tafel 5, Abbildung 1. — *Papilio podalirius* L. Tier in flüchtiger Ruhestellung; die Totalzeichnung der Binden kommt geschlossen zum Ausdruck. — Naturaufnahme des Verfassers; Mitte Mai, 16 Uhr.

Tafel 5, Abbildung 2. — *Pieris daphidice* L. Totalzeichnung der Unterseite des ruhenden Falters. Zu beachten ist, wie genau anschließend die Bindenzzeichnung des Vorderflügels auf den Hinterflügel übertritt. — Naturaufnahme des Verfassers; Anfang September, 17 Uhr, bedeckte Sonne.

Tafel 5, Abbildung 3. — *Melanargia galatea* L., Eine andere Ruhestellung als die auf Tafel 6 dargestellte. Zu beachten ist das völlig andere Gesamtbild, in dem klar die Zeichnung des Vorderflügels (weiße Fleckenreihe) wieder genau an die des Hinterflügels anschließt. Beispiel zweier verschiedener Totalzeichnungen bei einer Art. — Naturaufnahme des Verfassers; Ende Juli, 17 Uhr.

Tafel 6. — *Melanargia galatea* L., Totalzeichnung bei Abendruhe des Falters, als Schwarzweißornament zu betrachten. Zu beachten ist der Anschluß der weißen Fleckenbinde beim Uebertritt vom Vorder- auf den Hinterflügel. — Naturaufnahme des Verfassers; Ende Juli, 19 Uhr.

Anschrift des Verfassers: Wien, XII/87, Thunhofgasse 8.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift der Wiener Entomologischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1950

Band/Volume: [35](#)

Autor(en)/Author(s): Heikertinger Franz

Artikel/Article: [Das Problem der "Totalzeichnung" auf den Schmetterlingsflügeln \(Schluß\). 68-80](#)