BAYERISCHE AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN
MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHE KLASSE

SITZUNGSBERICHTE

JAHRGANG

1958

MÜNCHEN 1958

VERLAG DER BAYERISCHEN AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN

In Kommission bei der C. H. Beck'schen Verlagsbuchhandlung München

Über Zeichnungsmuster auf Schmetterlingsflügeln

Von Karl v. Frisch, München

Mit 8 Abbildungen im Text und auf 2 Tafeln

Vorgelegt am 12. Dezember 1958

In der letzten Sitzung sprach Herr Joos über die Liesegangschen Ringe. In der Diskussion erinnerte ich an die Ähnlichkeit solcher rhythmischer Niederschläge in Kolloiden mit Zeichnungsmustern auf Schmetterlingsflügeln und an Gebhardts Versuch, hier einen tieferen Zusammenhang zu finden. Es mag Sie interessieren, über seinen geistvollen Gedanken und über die weitere Entwicklung des Problems noch etwas Näheres zu hören.

Auf der Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Halle 1912 demonstrierte W. Gebhardt [2] an Originalplatten von Raphael Eduard Liesegang die Liesegangschen Ringe und andere Formen rhythmischer Niederschläge und zeigte zugleich an einem reichen Belegmaterial die überraschende Übereinstimmung mit den Flügelmustern vieler Schmetterlinge.

Setzt man einen Tropfen Silbernitratlösung auf eine erstarrte Gelatineplatte, die Kaliumbichromat enthält, so bildet sich ein rotbrauner Niederschlag von Silberchromat, der sich mit fortschreitender Diffusion der Lösung im Verlaufe von Stunden oder Tagen auch um das Ausgangszentrum herum in Gestalt von dunklen Ringen ablagert. Man kann derartige rhythmische Fällungen mit vielen verschiedenen, aufeinander reagierenden Substanzen erhalten. Je nach den angewandten Stoffen und den sonstigen Bedingungen können konzentrische Kreise mit kleinen Intervallen oder wenige breite Ringbänder (Taf. 1, Abb. 1 u. 2) und mannigfache andere Formen entstehen. Entsprechende *Augenflecke* sind an Schmetterlingsflügeln ein weit verbreitetes Zeichnungsmuster (Abb. 4a und b). Durch gegenseitige Beeinflussung benachbarter Diffusionszentren können im Überschneidungsgebiet niederschlagsfreie Zonen oder, je nach den Umständen, scharf begrenzte dunkle Niederschläge oder abweichend ge-

formte Ringe, durch radiäre Störungen sogar geflammte Zeichnungen entstehen, wie dies alles sich auch an Schmetterlingsflügeln findet.

Bringt man im Chromsilberversuch das Silbernitrat nicht als Tropfen, sondern linienförmig auf die Platte, so bilden sich die rhythmischen Niederschläge in parallel verlaufenden Streifen (Taf. 2, Abb. 3). Auch solche Zeichnungsmuster beobachtet man

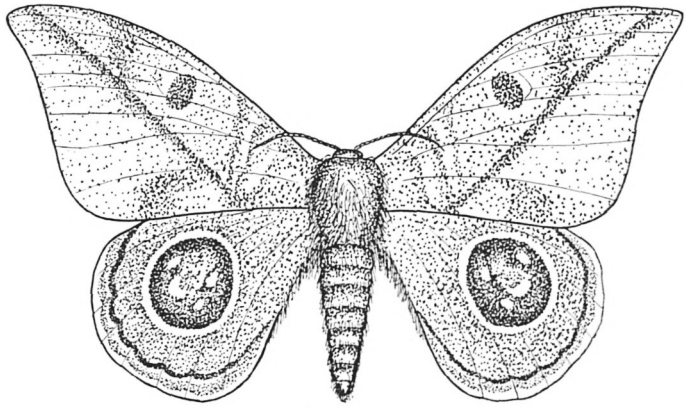


Abb. 4a

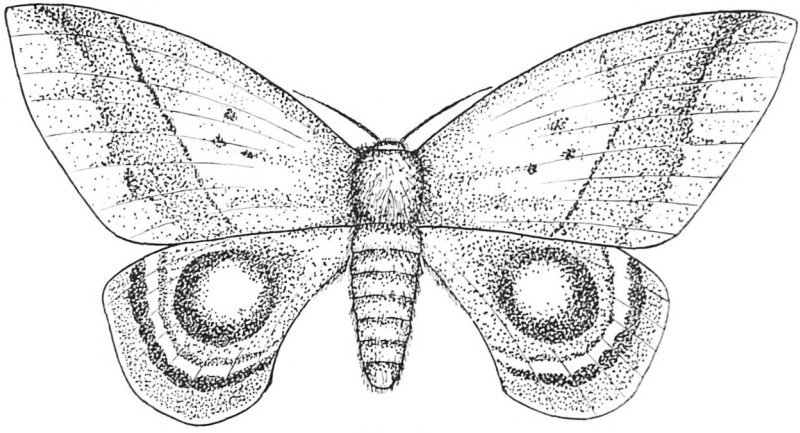


Abb. 4b

Abb. 4a und b. Zwei Saturniden der Gattung *Automeris* aus dem tropischen Südamerika, mit Augenfleck auf dem Hinterflügel und Streifen auf dem Vorderflügel, bei a zur Flügelspitze, bei b parallel zum Flügelaußenrand verlaufend.

an vielen Flügeln. Setzt man die Linien so auf, daß sie sich unter einem spitzen Winkel treffen, so kommt es unter gewissen Bedingungen in dem Bereich, wo die Diffusionsgebiete einander begegnen, zu einer linienförmigen, scharf begrenzten, zuweilen

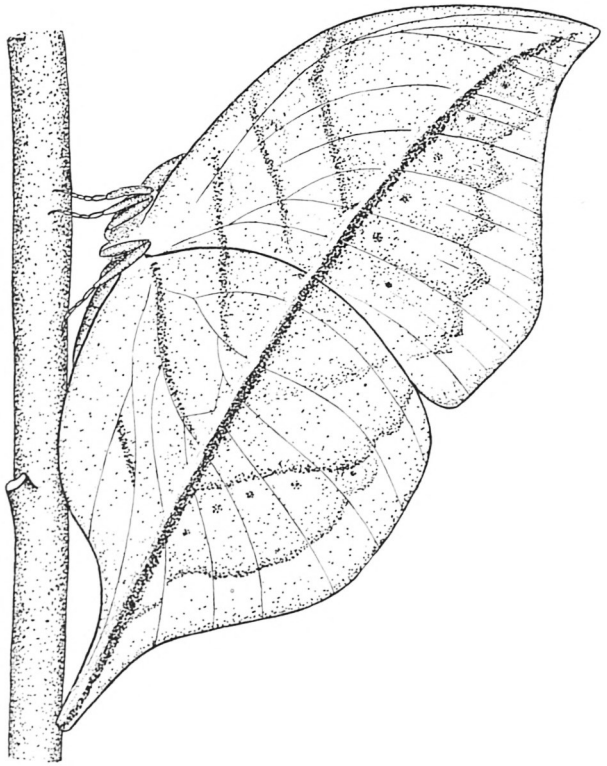


Abb. 5. Der Blattschmetterling *Callima* in Ruhestellung mit zusammengeklappten Flügeln, die an ihrer nun allein sichtbaren Unterseite einem Blatt täuschend ähnlich sehen. An diesem Eindruck ist der in die Flügelspitzen auslaufende Schrägstreif wesentlich beteiligt.

von einem besonderen Niederschlagssaum eingefaßten Unterbrechung. Die Trennungslinie der beiden Systeme nimmt im Winkel selbst ihren Anfang und verläuft weiterhin annähernd als Winkelhalbierende (Taf. 2 Abb. 3, oben), ganz wie eine bei Schmetterlingen recht häufige und vieldiskutierte Strichzeichnung (Abb. 4a und 5) – viel diskutiert, weil diese Linie in ihrem sauber aus-

gerichteten Verlauf bei dem berühmt gewordenen Blattschmetterling *(Callima)* und in anderen Fällen von Mimikry die Ähnlichkeit mit einem Laubblatt, als dessen Mittelrippe, wesentlich fördert. Je nach Herkunft und Weg der angenommenen, einander begegnenden Diffusionsströme kann der Streifen, statt zur Flügelspitze, auch parallel zum äußeren Flügelrand verlaufen (Abb. 4b). Die an Flügeln so oft vorkommenden Rieselungsmuster mit ihren vielfachen Varianten (Taf. 2 Abb. 6a und b) finden in normalen und „gestörten" Liesegang-Platten Vorbilder von frappanter Ähnlichkeit, desgleichen eine Fülle weiterer, von Gebhardt herangezogener Zeichnungsmuster – doch mögen die wenigen Beispiele genügen, um verständlich zu machen, worum es geht.

Gebhardts Gedanke war: Bei der Entstehung der Flügelzeichnung, während der Puppenruhe, stellt der Schmetterlingsflügel eine dünne Lage von Kolloiden zwischen indifferenten Chitinplatten dar. Die Pigmente bilden sich bei Anwesenheit von Sauerstoff durch das Zusammentreffen eines Chromogens mit einer Oxydase. Nimmt man an, daß einer der beiden aufeinander reagierenden Stoffe im jungen Puppenflügel vorhanden ist und der andere zu gegebener Zeit und an bestimmten Stellen aus den Leitungsbahnen hinzutritt, so werden ganze *Systeme von Zeichnungsmustern*, für deren Zustandekommen man eine Vielzahl von Erbanlagen glaubte voraussetzen zu müssen, verhältnismäßig einfach verständlich. Die phylogenetische Entstehung der Schutzfärbungen, für die uns die Welt der Schmetterlinge so schöne Beispiele vor Augen führt, wäre dann leichter zu begreifen als bisher.

Unter den Zuhörern Gebhardts war damals wohl keiner, der durch seinen faszinierenden Vortrag nicht mitgerissen worden wäre. Aber 1921 schien seine Theorie zusammenzustürzen, als R. Goldschmidt [3] entdeckte, daß im Puppenflügel das spätere Zeichnungsmuster in seinen wesentlichen Teilen als Oberflächenrelief erkennbar wird, noch bevor eine Spur von Farbe vorhanden ist. Zur Zeit der Pigmentierung des Flügels ist es durch strukturelle Unterschiede, durch Grübchen und Falten, auch durch verschiedene Gestalt der Schuppen, bereits vorgebildet. Goldschmidt sah die Ursache des Musters in einem

Geschehen, das den verschiedenen Bezirken des werdenden Flügels verschiedene Differenzierungsgeschwindigkeit verleiht.

Bei einer mündlichen Diskussion mit R. Goldschmidt wies ich darauf hin, daß sein Befund die Gebhardtsche Theorie nicht grundsätzlich aufheben müsse. Man könne sich vorstellen, daß sich die von Gebhardt angenommenen Vorgänge schon auf einem früheren Stadium der Entwicklung abspielen, und zwar an Stoffen, durch welche *Strukturen* des jungen Flügels determiniert werden – die dann ihrerseits für das Farbmuster maßgebend sind. Goldschmidt stimmte dieser Auffassung zu ([4], S. 171, Anm.) und baute sie im Rahmen seiner Vorstellungen weiter aus.[1]

Seither sind viele Arbeiten über das Flügelmuster erschienen. In manchen wird die Gebhardtsche Theorie gar nicht genannt.[2] In anderen wird sie erwähnt, aber ihr Geltungsbereich, wenn überhaupt, nur in bescheidenem Rahmen anerkannt. Henke ([5], S. 239, 240) möchte sie am ehesten noch bei Augenflecken und verwandten Mustern in Betracht ziehen. Süffert ([17], S. 310) will sie bestenfalls für die Rieselung gelten lassen. Ist diese Skepsis berechtigt?

Von verschiedenen Seiten und auf verschiedenen Wegen ist man zu der Erkenntnis gekommen, daß sich die Muster auf Schmetterlingsflügeln aus einer Anzahl von verschiedenen *Zeichnungssystemen* aufbauen. Jedes System besteht aus mehr oder weniger zahlreichen einzelnen Zeichnungselementen. Bei Variationen des Flügelmusters, wie solche ja häufig vorkommen, können die einzelnen Zeichnungs*systeme* voneinander unabhängig variieren (vgl. Henke [5]). Sie lassen sich auch experimentell, z. B. durch extreme Temperaturen während der Pup-

---

[1] Daß in anderen Fällen doch auch rhythmische Pigmentniederschläge entstehen können, wie es Gebhardt angenommen hat, zeigte E. Becker [1] an einer Hinterleibszeichnung bei Wespen.

[2] Sie ist anscheinend auch E. Küster unbekannt geblieben, der zahlreiche periodische Strukturen und Zeichnungen im *Pflanzen*reich mit den Liesegangschen Rhythmen in Beziehung setzt. Seine Schrift „Über Zonenbildung in kolloidalen Medien" erschien im Jahr nach Gebhardts Veröffentlichung, und 1931 in zweiter, neu bearbeiteter Auflage (G. Fischer, Jena).

penzeit abändern, wobei ein Zeichnungssystem, also eine Gruppe zusammengehöriger Zeichnungen, als Ganzes reagiert und verschiedene Systeme verschiedene, zeitlich begrenzte „sensible Perioden" haben, in denen allein sie auf die Beeinflussung ansprechen (Kühn [9], Kühn und v. Engelhardt [11]). Dies alles harmoniert aufs beste mit Gebhardts Vorstellung von den Muster*systemen*, die je einem einzigen Vorgang ihre Entstehung verdanken.

Entwicklungsphysiologisch eingehend untersucht ist ein als „Symmetriefeld" bezeichnetes Muster am Vorderflügel der Mehlmotte *(Ephestia kühniella)*. Es besteht aus mehreren Querbinden, die beiderseits der Flügelmitte symmetrisch angeordnet sind (Abb. 7). Bei anderen Schmetterlingen sind sie oft reich-

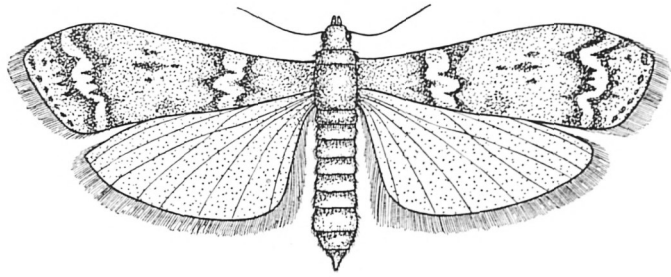


Abb. 7. Die Mehlmotte *(Ephestia kühniella)*. Beiderseits von der Mitte des Vorderflügels symmetrische Querbindenzeichnung.

haltiger gegliedert als bei der Mehlmotte, die aber durch ihre leichte Züchtbarkeit ein günstiges Versuchstier ist. Indem Kühn und Engelhardt [11] am Puppenflügel durch kleine Brandwunden lokale Verletzungen anbrachten, konnten sie herausbringen, daß dieses „Symmetriefeld" zwischen dem ersten und vierten Tag des Puppenstadiums durch einen „*Determinationsstrom*" festgelegt wird, der von einem kleinen Bereich am Vorder- und Hinterrand des Flügels ausgeht und sich nach der Flügelmitte und nach beiden Seiten ausbreitet (Abb. 8). Er ist für morphogenetische Vorgänge verantwortlich, denen bestimmte Pigmenteinlagerungen folgen. So ist in diesem Falle ein für die Entwicklung des Zeichnungssystems verantwortlicher

Ausbreitungsvorgang, wie ihn Gebhardt gefordert hat, experimentell erwiesen.

Magnussen [14] fand, daß die Ausbildung der schönen Augenflecken am Hinterflügel der Abendpfauenaugen *(Smerinthus ocellata)* vollständig unterbleibt, wenn man an der Flügelanlage das *Zentrum* des späteren Zeichnungsmusters entfernt. „Die Ausbildung der äußeren Zonen muß also abhängig von der Zentralzone vor sich gehen." Das ist – ohne daß es in der Arbeit erwähnt wird – genau, was die Gebhardtsche Theorie erwartet.

Henke ([5], S. 240) meint, wenn die Augenflecke der Schmetterlinge nach Art der Liesegangschen Ringe entstünden, müßten ihre Linien stets vom Zentrum beginnend und in der Richtung nach außen fortschreitend determiniert werden, es käme aber auch die umgekehrte Richtung vor. Es hat aber schon

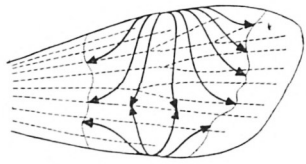


Abb. 8. Weg des Determinationsstromes für das Symmetriesystem am Vorderflügel der Mehlmotte. Nach Kühn [10].

Gebhardt ([2], S. 187) darauf hingewiesen und bildmäßig belegt, daß „auch Gelegenheit zur Entstehung von Augenflecken durch zentralwärts gerichtetes Fortschreiten der rhythmischen Niederschläge gegeben ist, wie wir solche Entstehung gelegentlich für das natürliche Objekt anzunehmen Veranlassung haben" (s. Taf. 2 Abb. 3, unten).

Henke ([5], S. 240, 241) glaubt weiter, daß die nicht zentrisch gebauten Muster, z. B. die so verbreitete *Rieselung* der Flügel, einer Erklärung als Liesegangsche Rhythmen widersprechen, weil die Musterbildung hier in allen Teilen gleichzeitig einsetzt („Simultanrhythmen"). Diese Feststellung bezieht sich aber doch wohl nur auf das Auftreten des *Farb*musters und beweist nichts gegen die Annahme, daß die strukturelle Differenzierung,

die ihm zugrunde liegt, durch einen fortschreitenden Ausbreitungsvorgang festgelegt worden ist.

Gewiß ist die Annahme Gebhardts auch in der abgeänderten Form noch durchaus hypothetisch. Was uns in Halle bei seinen Ausführungen und Vorweisungen so bestochen hat, das war die vielfältige Übereinstimmung zwischen den natürlichen Mustern und den Modellen bis in kleine Einzelheiten. Dabei stellte er die Vorlage eines noch weit größeren, überzeugenden Belegmaterials in Aussicht, in einer schon vorbereiteten ausführlichen Arbeit, zu deren Vollendung er leider nicht mehr gekommen ist.[1]

Es wäre zu wünschen, daß sich ein anderer findet, um das naturgegebene reizvolle Material zu sichten und auch neue, auf diese Frage gerichtete Modellversuche zu machen. Denn Liesegang hat seine, von Gebhardt herangezogenen Versuche nicht im Hinblick auf Schmetterlingsflügel, sondern für seine Achattheorie ausgeführt. Die Verfolgung solcher Parallelen wird kaum einen Aufschluß über das Wesen der determinierenden Stoffe bringen. Aber sie könnte eine Theorie festigen, die zahlreiche Musterbildungen in der Anordnung ihrer Zeichnungselemente verhältnismäßig einfach verständlich macht.

[1] W. Gebhardt war unter Wilh. Roux Abteilungsvorstand im Anatomischen Institut und Zootomischen Museum der Universität Halle. Mit Beginn des ersten Weltkrieges stellte er sich als Arzt zur Verfügung und wurde ein Opfer der Ereignisse.

Literatur

[1] E. Becker, Die rotbraune Zeichnung der Wespennestmütter. Eine durch mechanischen Reiz ausgelöste Pigmentablagerung in Liesegangschen Ringen. Z. vgl. Physiol. *24*, 305–318 (1937)

[2] W. Gebhardt, Die Hauptzüge der Pigmentverteilung im Schmetterlingsflügel im Lichte der Liesegangschen Niederschläge in Kolloiden. Verhandl. D. Zool. Ges., 22. Jahresvers. Halle, 179–204 (1912)

[3] R. Goldschmidt, Untersuchungen zur Entwicklungsphysiologie der Flügelmuster der Schmetterlinge. Arch. Entw. Mechanik *47*, 1–24 (1921)

[4] – Physiologische Theorie der Vererbung. Berlin 1927

[5] K. Henke, Einfache Grundvorgänge in der tierischen Entwicklung. Die Naturwissensch. *35*, 176–181, 203–211, 239–246 (1948)

[6] W. Köhler, Die Entwicklung der Flügel bei der Mehlmotte Ephestia Kühniella Zeller mit besonderer Berücksichtigung des Zeichnungsmusters. Z. Morph. u. Ökol. *24*, 582–681 (1932)

[7] – Experimentelle Untersuchungen über die Determination des Zeichnungsmusters bei der Mehlmotte Ephestia Kühniella Zeller. Vierteljahr-Schr. d. Naturf. Ges. Zürich, 77–151 (1941)

[8] W. Köhler u. W. Feldotto, Experimentelle Untersuchungen über die Modifikabilität der Flügelzeichnung, ihrer Systeme und Elemente in den sensiblen Perioden von Vanessa urticae L. Arch. Jul. Klausstiftung *10*, 313–453 (1935)

[9] A. Kühn, Über die Änderung des Zeichnungsmusters von Schmetterlingen durch Temperaturreize und das Grundschema der Nymphalidenzeichnung. Nachr. Ges. d. Wiss. Göttingen, math.-physik. Kl. 120–141 (1926)

[10] – Vorlesungen über Entwicklungsphysiologie, Berlin-Göttingen-Heidelberg (1955)

[11] A. Kühn u. M. v. Engelhardt, Über die Determination des Symmetriesystems auf dem Vorderflügel von Ephestia Kühniella Zeller. Arch. f. Entwickl.-Mechan. *130*, 660–703 (1933)

[12] A. Kühn und K. Henke, Genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen an der Mehlmotte *Ephestia Kühniella Zeller* Abhandl. Ges. d. Wissensch. Göttingen Math.-Phys. Kl. N. F. *15* H. 1–3 (1929–1936).

[13] H. Lemche, Studien über die Flügelzeichnung der Insekten I. Zool. Jahrb. Anat. *63*, 183–288 (1937)

[14] K. Magnussen, Untersuchungen zur Entwicklungsphysiologie des Schmetterlingsflügels. Arch. f. Entwickl.-Mechanik *128*, 447–479 (1933)

[15] V. Schwartz, Zur Phänogenese der Flügelzeichnung von *Plodia interpunctella*, Z. indukt. Abst. u. Vererbungsl. *85*, 51–96 (1953).

[16] F. Süffert, Zur vergleichenden Analyse der Schmetterlingszeichnung. Biol. Zentralbl. *47*, 385–413 (1927)

[17] – Morphologische Erscheinungsgruppen in der Flügelzeichnung der Schmetterlinge, insbesondere die Querbindenzeichnung. Arch. Entwickl.-Mechan. *120*, 299–383 (1929)

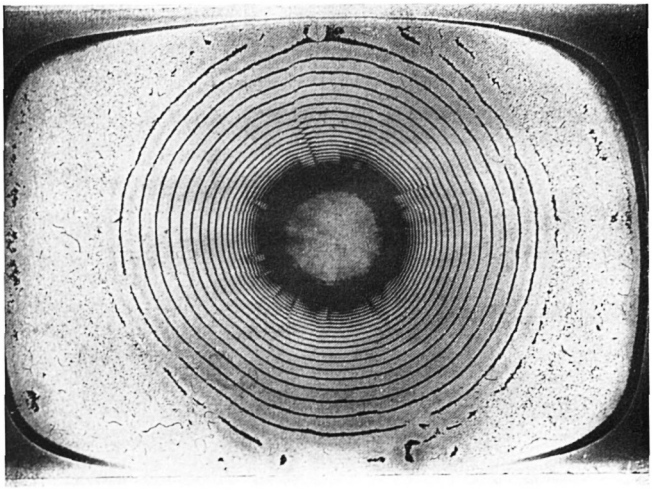


Abb. 1

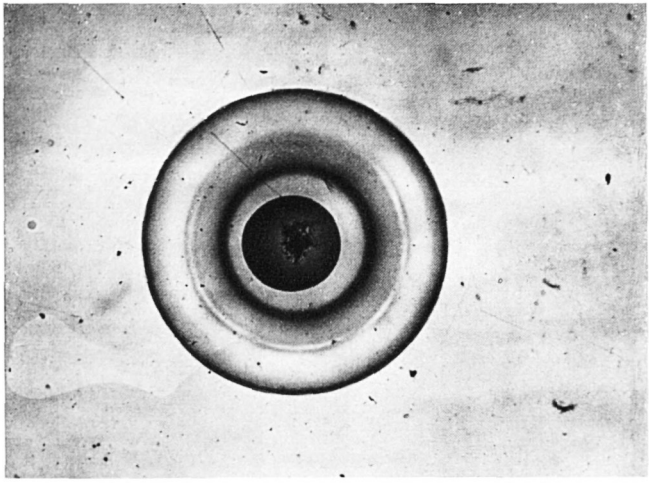


Abb. 2

Abb. 1 und 2. Liesegangsche Ringe
Aus Gebhardt [2]

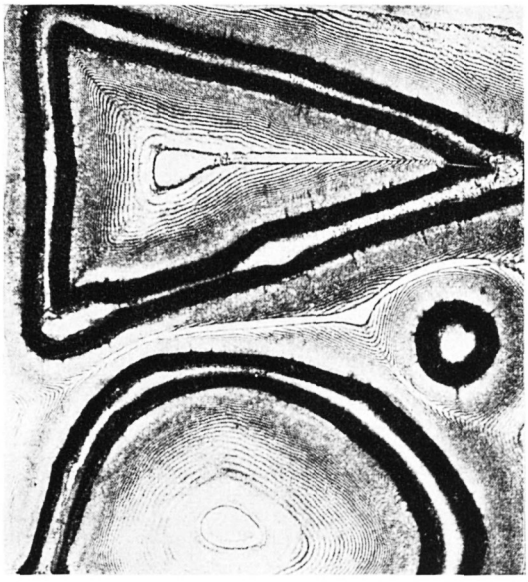


Abb. 3. Rhythmische Niederschläge um bandförmige Erregungsherde.
Oben: Entstehung eines Strichmusters als Winkelhalbierende.
Unten: Augenfleck als Folge zentralwärts fortschreitender rhythmischer Niederschläge. Zwischen den 3 Erregungsherden, wo die Ausbreitungsgebiete einander begegnen, niederschlagsfreie Zonen.
Aus Gebhardt [2]



Abb. 6a

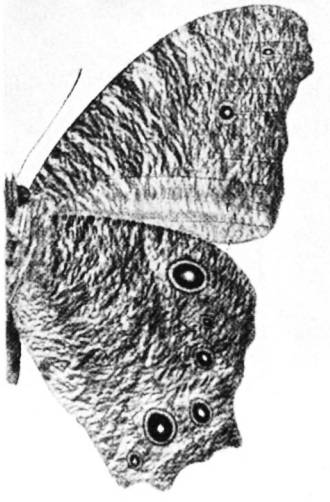


Abb. 6b

Abb. 6. Rieselungsmuster an der Flügelunterseite von Tagschmetterlingen.
a) *Elymnias Phegea*, b) *Menalitis leda* (beide aus der Familie Satyridae).
Aus Süffert [17]