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

das in viele oralwärts gekrümmte Spitzchen geteilt ist, ist schwach nach außen gebogen. Sie tragen nur je eine Endborste (vgl. Fig. 9).

3. Das Gehäuse ist schwach konisch und nur minimal gekrümmt. Seine Länge beträgt 10 mm, seine Breite ungefähr 2—2,5 mm. Es ist aus Sandkörnern und Steinchen gebaut, doch so, daß vom hinteren gegen das vordere Ende das Material immer gröber wird. Daher ist das Hinterende ziemlich glatt, das vordere durch das Vorspringen größerer Steinchen rauh und uneben. Zur Verpuppung wird das Hinterende des Köchers mit einigen Gespinstbändern auf der Unterlage befestigt und dann mit einer grünlichen Membran verschlossen. In diese Membran können wohl zuweilen einige Steinchen mit eingesponnen werden, doch bleibt stets der Eindruck einer einheitlichen Membran gewahrt. Rundliche, weit voneinander und unregelmäßig stehende Löcher durchbrechen den Verschluß sowohl um das Zentrum, wie an der Peripherie. Bei einer Membran fand ich nur ganz peripherisch Löcher. Das Vorderende wird mit größeren Steinchen verschlossen, die, durch Gespinst verbunden, kleine Öffnungen zwischen sich lassen, ohne daß es zur Ausbildung einer eigentlichen Siebmembran käme.

Ich fand eine Larve und einige Puppen in dem klaren, kräftig strömenden Seebach des Obernberger Tales (Seitental des Brenner) am 12. u. 13. Juli bei einer Höhe von ungefähr 1400 m. Am 20. Juli flogen große Schwärme der Imagines im Sellrain (Seitental des Inntales) bei annähernd gleicher Höhe; auch am Stuibenfall im Ötztal (ca. 1050 m) fing ich am 2. August Imagines. — Nach Kempny bei Innichen (1175 m) sehr zahlreich. Herr Georg Ulmer hatte die Freundlichkeit, die Tiere genau zu bestimmen.

Erklärung der Abbildungen.

1—6: Larve.

Fig. 1: Clypeus mit den Borstennarben (ca. $^{40}/_{1}$). Fig. 2: Labrum mit Borstennarben (ca. $^{70}/_{1}$). Fig. 3: Mandibel (ca. $^{70}/_{1}$). Fig. 4: Das „Horn“ (ca. $^{100}/_{1}$). Fig. 5: Vorderbein (ca. $^{30}/_{1}$). Fig. 6: Hinterbein (ca. $^{30}/_{1}$).

7—9: Puppe.

Fig. 7: Labrum (ca. $^{45}/_{1}$). Fig. 8: Mandibel (ca. $^{100}/_{1}$). Fig. 9: Ein Analstäbchen (ca. $^{45}/_{1}$). (Schluß folgt.)

Kritische Beiträge zur Mutations-, Selektions- und zur Theorie der Zeichnungsphylogenie bei den Lepidopteren.

Von Dr. **Chr. Schröder**, Husum.

(Mit 28 Abbildungen.)

1. Zur Mutationstheorie.

Im zweiten Bande seines hervorragenden Werkes: „Die Mutationstheorie“ [[1]) p. 659—664] bringt H. de Vries eine kurze Erörterung über die Aufnahme, welcher die von ihm vertretene Theorie unter den Naturforschern begegnet ist. „Die extremen Gegner behaupten, daß es keine Mutationen gebe: Natura non facit saltus.“ „Diese Auffassung wird meiner (H. de Vries'!) Ansicht namentlich von Morphologen und Statistikern entgegengehalten.“ Morphologen, wie Statistiker werden in zwei wenigzeiligen Anmerkungen (p. 660) abgetan; die ersteren habe ich die Ehre zu vertreten: „Von meinen zahlreichen Kritikern nenne ich hier nur Chr. Schröder, Die Variabilität

[1]) de Vries, Hugo: „Die Mutationstheorie.“ Bd. II, 4 kol. Taf., 159 Fig., 752 S. Leipzig, Veit & Co. '03.

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

der *Adalia bipunctata* L. („*A. Z. f. E.*", Bd. VI/VII, '01/'02). Die von Chr. Schröder vertretene Ansicht wurde seitdem durch die Untersuchungen von A. G. Mayer über die Farben der Schmetterlinge widerlegt. Vgl. Effects of natural selection and race-tendency upon the color-patterns of Lepidoptera (Museum Brooklyn Inst. of Arts a. Sc. '02, Vol. I, p. 31)." Ich verdanke diese letztere Arbeit der Liebenswürdigkeit ihres Verfassers.

Es ist unwesentlich, daß ich überhaupt nicht Morphologe, sondern Biologe bin; es ist für die folgende Ausführung nicht einmal von Belang, daß H. de Vries meine Stellung zur Mutationstheorie unrichtig wiedergibt, wie ich sie noch kürzlich [2]) p. 233] dahin zusammengefaßt habe: „Die Bedeutung der Mutationstheorie für die Artbildung darf nicht überschätzt werden; sie liefert nur ein einzelnes Moment in der Erklärung der organischen Entwickelung." Auch liegt es mir fern, H. de Vries einen Vorwurf daraus zu machen, daß er seine Gegner in dieser, ich möchte nur sagen, bequemen Weise abzufertigen sucht, da ihm offenbar die Zoologie und im besonderen jedenfalls die Entomologie völlig fern liegt. Das einzige, um das ich H. de Vries bitten möchte, ist eine größere Vorsicht des Urteils über Fragen auf den von mir studierten, ihm nicht vertrauten Gebieten, so der Zeichnungsverhältnisse der Insekten. Wenn ich auch keineswegs behaupte, daß H. de Vries die genannte Arbeit A. G. Mayers, von ihrem Schlußsatze abgesehen, überhaupt nicht gelesen habe, soviel ist sicher, er hat sie nicht studiert, sondern sich vielmehr auf die Autorität A. G. Mayers verlassen, der abschließend schreibt: „On the whole this research favors the theory that new species have often arisen by mutation independent of environment and in many cases not interfered with by adverse selection. This conclusion accords very well with what de Vries has recently observed in the mutations of such plants as *Oenothera*." Ich glaube jedoch dartun zu müssen, daß leider ganz wesentliche Grundlagen der Untersuchungen H. G. Mayers durchaus unzuverlässig sind, und daß die Ergebnisse auch bei angenommener Richtigkeit ihrer Basis keineswegs die Mutationstheorie stützen, vielmehr meine Auffassung zu bestätigen geeignet sind; es wird also nicht einmal erforderlich sein, meine Zuflucht zu dem eigentlich selbstverständlichen Einwande gegen H. de Vries zu nehmen, daß meine auf sorgfältiger Beobachtung beruhenden Untersuchungen an *Adalia bipunctata* L. und anderen Arten überhaupt in keiner direkten Beziehung zu denen von A. G. Mayer stehen, also auch nicht durch sie „widerlegt", ihnen höchstens entgegengehalten werden können.

A. G. Mayer hat 1173 Arten von Lepidopteren für seine statistischen Untersuchungen verwendet: 453 des Genus *Papilio*, 30 *Ornithoptera sp.*, 643 Arten aus der Familie der *Hesperidae*, 47 *Castnia sp.* Es liegt demnach der mühevollen Arbeit ein sehr reichhaltiges Material zugrunde; wenn sie meines Erachtens trotzdem nur einen sehr fraglichen Wert hat, trägt nur die angewandte Methode hieran die Schuld. Die rein statistischen Untersuchungen beziehen sich ausschließlich auf die Färbungsverhältnisse der Flügel jener Lepidopteren.

Ich sage absichtlich „Färbungsverhältnisse", also Grundfarbe und Zeichnung, denn daß sie sich nur auf die Zeichnung („color-pattern") beziehen, ist eben der verhängnisvolle Irrtum A. G. Mayers. Seine Definitionen

---

[2]) Schröder, Chr.: „Die Zeichnungsvariabilität von *Abraxas grossulariata* L. (Lep.), gleichzeitig ein Beitrag zur Descendenztheorie." 100 Abb., 49 S., „*A. Z. f. E.*", Bd. VIII, '03.

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

dieser „color-patterns“ lauten (p. 38): „A spot is a marking situated within an interspace or, more rarely upon a nervure. A row of spots is a linear series of such markings. . . . A band is stripe of color extending over more than one interspace. . .“

Abbildung 1.
Ornithoptera brookeana ♂.
Oberseite des rechten Vorderflügels.
Gr. $^1/_1$. Nach A. G. Mayer.
Die keilförmigen, mit ihrer Mitte auf den Randadern liegenden Adern gehören der Grundfarbe, nicht der Zeichnung an.

Es ist mir zunächst gar nicht in den Sinn gekommen, an diesen harmlosen Definitionen Anstoß zu nehmen; erst der sorgfältige Vergleich von Tafel und Tafel-Erklärung überraschte mich mit der für eine solche Arbeit allerdings kaum entschuldbaren Tatsache, daß ihr Autor die Begriffe „Grundfarbe“ und „Zeichnung“ völlig durcheinander wirft.

Von den 24 Abbildungen der beiden Tafeln wird bei 21 die Grundfarbe als Zeichnung angesprochen, wie ich ohne viel Wahl an der Fig. 8, Taf. I (vgl. Abb. 1 dieser Ausführung) begründen werde, zu welcher die Tafelerklärung bemerkt: „*Ornithoptera brookeana*, male. Borneo-Showing a row of spots . . .“ Also jene wurzelwärts von der Saumbinde gelegenen Grundfarbenreste werden als „Flecken“ bezeichnet und kurzweg mit echten „spots“ und „rows of spots“ der wirklichen Zeichnung (Taf. I, Fig. 12, Taf. II, Fig. 19 u. 23) unentwirrbar vermengt in 29 Statistiken verarbeitet. Wenn ich es auch kaum für möglich halte, daß sich jemand bei einiger Überlegung der Richtigkeit meiner Auffassung verschließen könnte, will ich doch noch einige begründende Hinweise anschließen; lasse ich doch schon seit zehn Jahren [vgl. [3]) p. 33] bewegliche Klage darüber ertönen, daß Grundfarbe und Zeichnung für die Beschreibung von Lepidopteren und ihren Entwickelungsstadien selbst bei ganz einfachen Verhältnissen verwechselt werden.

Bei der Normalform der *Abraxas grossulariata* L. (vgl. Abb. 2_1) wird

Abbildung 2_{1-4}.
Abraxas grossulariata **L. und** ***abs.*** Oberseite der rechtsseitigen Flügelhälfte.
Gr. $^1/_1$.
Überführung der normalen in fast völlig zeichnungsschwarze Formen.

niemand etwas anderes denn die schwarzen Fleckenreihen und Bindenteile als Zeichnung betrachten; bei den experimentell von mir erzielten, in gleich-

[3]) Schröder, Chr.: „Entwickelung der Raupenzeichnung und Abhängigkeit der letzteren von der Farbe der Umgebung.“ 1 Taf., 67 S. Berlin, R. Friedländer & Sohn. '94.

sinniger Ausprägung auch unter natürlichen Bedingungen beobachteten Aberrationen (vgl. Abb. 2_2—$_4$), die durch eine Legion von Übergängen mit der Grundform in Verbindung stehen, würde die optisch weiße Grundfarbe des Typus plötzlich zur Zeichnung gewandelt sein! Oder: Jeder wird die schwarzen Flecken auf dem orangeroten Grunde der *Adalia bipunctata* L. (vgl. Abb. 3_1) für die Zeichnung halten; auch hier sind melanistische, im Freien häufige Aberrationen (vgl. Abb. 3_2 u. $_3$, *ab.* 6-*pustulata* L. bzw. *ab.* 4-*maculata* Scop.) durch lückenlose Übergänge mit der Stammform verbunden, die selbst bis zu solchen Extremen wie der *ab. lugubris* Ws. (vgl. Abb. 2_4) reichen. Die Benennung 6-*pustulata* und 4-*maculata*, welche sich offenbar auf die Grundfarbenreste als Zeichnungselemente bezieht, würde auch hier einer völlig irrtümlichen Beurteilung der Färbungsverhältnisse entspringen; ganz dasselbe, nur in verschiedener Ausdehnung, kann niemals bald Zeichnung, bald Grundfarbe sein.

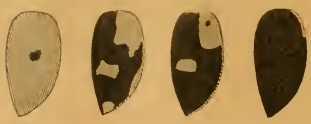

Abbildung 3.
Adalia bipunctata* L. und *abs.
Oberseite
des rechtsseitigen Deckflügels.
Gr. etwa $^9/_2$.
Überführung der normalen in fast völlig zeichnungsschwarze Formen.

Oder, während bisher zwar demselben Artkreise angehörende, aber doch verschiedene Individuen dem Beweise dienten, führe ich nunmehr Erscheinungen der Zeichnungsontogenie, also desselben Individuums an: *Cabera pusaria* L. besitzt im ersten Raupenstadium eine einfache, breite, gerade durchgehende, tiefbraune Dorsale und jederseits eine gleiche Basale (vgl. Abb. 4_1). Die normale Zeichnungsform der erwachsenen Raupe (vgl. Abb. 4_4) entwickelt sich durch die Übergänge der früheren Stadien (vgl. Abb. 4_2 u. $_3$); trotzdem sie nunmehr die gelblichgrüne Grundfarbe an Ausdehnung nicht unbedeutend übertrifft, wäre es doch ganz ungereimt, sie dann plötzlich als Grundfarbe und diese als die Zeichnung zu betrachten. Ebensowenig aber ist dieses Verfahren für die seltenere Färbung der erwachsenen *pusaria*-Raupe, welche die Abbildung 4_5 angibt, zulässig, die ebenfalls durch etwas schärfer abgesetzte Übergänge mit der Zeichnungsform des ersten Stadiums (vgl. Abb. 4_1) zusammenhängt, wenn auch bei ihr nur noch wenige punkt- oder strichförmige Reste der Grundfarbe übrig geblieben sind. Oder schließlich, ebenfalls eine Erscheinung der Ontogenie desselben Individuums: die Ausfärbung der *Adalia bipunctata* L. *ab. semirubra* Ws. (vgl. Abb. 5_1—$_6$), welche auf das überzeugendste die mit der Zeichnungsentwickelung verbundene Pigmentzunahme dartut, die naturgemäß auch bei den divergenteren Aberrationen (bis zur *ab. lugubris* Ws.; vgl. Abb. 3_4) einen Verlauf nimmt, der keinen Zweifel darüber läßt, daß das Schwarz der Färbung in allen diesen (und anderen) Fällen die Zeichnung bedeutet, wie es nur die Oberflächlichkeit der älteren Systematik verkennen konnte (es scheint allerdings, als ob auch noch heute manche Systematiker der Biologie

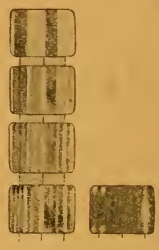

Abbildung 4_{1-5}.
***Cabera pusaria* L.**
Ontogenetische Entwickelung der Zeichnung der Raupe.
Schematisierte Darstellung nach den Verhältnissen an einem der ersten Abdominalsegmente, reichlich der rechtsseitigen Körperhälfte; der Strich links bezeichnet die dorsale, der Strich rechts die ventrale Mediane, der mittlere die sogen. „Seitenlinie"; oben die jüngste Zeichnungsform, unten die der erwachsenen Raupe.
Entstehung einer die Grundfarbe überwiegenden Zeichnung aus Anfängen geringer Ausdehnung.
Abb. 4_5. Erwachsene und ungewöhnlich zeichnungsreiche Form derselben Art.

mehr oder minder ganz entraten zu können vermeinen, wie mir z. B. bereits vor längerer Zeit eine flüchtige Durchsicht der Coccinelliden-Schätze des Berliner Naturhistorischen Museums zeigte, unter denen sich von J. Weise als getrennte *novae species* beschriebene Formen mit unbedingter Zeichnungszusammengehörigkeit finden). Würde A. G. Mayer sich nicht so einseitig mit seinen Zeichnungsstudien auf die Lepidopteren-Imagines beschränkt und dadurch den Blick besonders für die bei Coleopteren und Raupen bequem zu beobachtenden ontogenetischen Zeichnungsverhältnisse verloren haben, könnte er weiter auch nicht so sehr überzeugt sein, „that this series (von Zeichnungsstufen: Längs-, Flecken-, Querzeichnung) has not phylogenetic significance". Leider besitzen also die A. G. Mayer'schen Ausführungen wegen dieser im einzelnen bei der Anlage der Arbeit nicht nachzuprüfenden öfteren Verwechselung von Grundfarbe und Zeichnung keinerlei Sicherheit in ihren Ergebnissen. Ich sage „leider", denn ich bedauere einmal, dieses harte Urteil über eine so mühevolle Untersuchung abgeben zu müssen, und zweitens deshalb, weil diese mir demnach nur einen sehr fraglichen Beleg für meine eigene Auffassung gewähren kann, die sie an sich zu bekräftigen durchaus geeignet ist. Es sei dies im folgenden gezeigt.

Abbildung 5_{1-6}.

Adalia bipunctata **L.** ***ab. semirubra*** **Ws.** S. Abb. 3. Gr. $^1/_1$.
Ontogenetische Entwickelung der Zeichnung der sich ausfärbenden Imago, aus zeichnungsschwachen Anlagen.

Wegen des unsicheren Grundes der ganzen Arbeit erscheint es zwecklos, die 29 statistischen Zusammenstellungen sämtlich in Rücksicht auf meine Anschauungen zu bewerten; ich werde mich auf drei besondes ausgesprochener Beobachtungsreihen beschränken. Erstens Tabelle III, welche die Zahlenverteilung der Fleckenreihen und Querbinden auf den Vorderflügeln angibt. Nach ihr ist die Anzahl der Arten (soweit untersucht!), welche beziehungsweise 0, 1, 2, 3 . . . 10 oder 11 Fleckenreihen oder Binden auf der Vorderflügeloberseite zur Ausbildung bringen, beim Genus *Papilio:* 26, 128, 147, 84, 37, 33, 13, 33, 27, 8, 3, 3 (auf der Vorderflügelunterseite: 10, 58, 131, 113, 68, 37, 23, 26, 11, 6, 5); beim Genus *Ornithoptera:* 0, 10, 23, 19, 7 (5 und mehr Reihen auf demselben Flügel nicht vorhanden); bei der Familie der *Hesperidae:* 47, 124, 175, 158, 91, 55, 31, 9, 2, 2 (10 und 11 Reihen fehlen); beim Genus *Castnia:* 1, 6, 11, 17, 12, 2, 2, 1, 1 (9, 10 und 11 Reihen fehlen). Wenn der Verfasser hierzu bemerkt (p. 40): „The interesting fact in the arrangement of the rows of markings in all of these Lepidoptera is that they fall into frequency polygons which are almost as regular as one would expect to find in frequency curves obtained from a study of the variations of individuals of one species", wenn also der Verfasser die hier auftretenden Variabilitätserscheinungen mit Recht der Variabilität innerhalb der Artgrenzen gleichstellt, folgt daraus ohne Zweifel, daß eine Statistik der Gesamtheit des Färbungscharakters keinerlei Stützpunkt für die Mutationstheorie liefert, im Gegenteil nur zugunsten der fluktuierenden Artbildung angeführt werden kann.

Zweitens Tabelle XVIII, welche die Zahlenverhältnisse in der Anordnung der aus drei Flecken bestehenden Zeichnungsreihen auf der Vorderflügeloberseite bei den drei Subgenera von *Papilio* zeigt; ich lasse die schematische

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

Darstellung dieser verschiedenen Zeichnungsanlagen folgen (vgl. Abb. 6_{1-17}). Jeder wird sofort erkennen, daß es sich gar nicht um die Zeichnung, sondern um die fleckenartigen letzten Reste der Grundfarbe handelt. Da aber dieser Irrtum durchgehends begangen ist, könnte ihm hier weniger Bedeutung zugemessen werden. Die im Subgenus *Papilio s. str.* gewonnenen Zahlen sind in beziehentlicher Verteilung auf die afrikanischen, paläarktischen, amerikanischen und australischen Species für das Zeichnungsschema 6_1: 4, 2, 0, 3; 6_2: 0, 0, 3, 0; 6_3: 0, 0, 2, 0; 6_6: 0, 0, 0, 1; 6_{13}: 0, 0, 0, 1; 6_{14}: 0, 0, 2, 2; 6_{15}: 0, 0, 4, 0; 6_{16}: 0, 0, 0, 2; 6_{17}: 0, 0, 1, 0; im ganzen für die 17 Zeichnungsformen 9, 3, 2, 0, 0, 1, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 1, 4, 4, 2, 1 Arten. Im Subgenus *Cosmodesmus* ergaben sich für die Gesamtheit der vier Faunen: 12, 5, 0, 1, 1, 0, 4, 11, 1, 1, 0, 2, 0, 2, 0, 0, 0 Arten; im Subgenus *Pharmacophagus:* 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 7, 4, 2, 0, 4, 16, 0, 0 Arten.

Der Verfasser führt hierzu, nachdem er auf den Gegensatz der Subgenera *Cosmodesmus* und *Pharmacophagus* und das unterschiedliche Verhalten innerhalb des Subgenus *Papilio s. str.* hingewiesen hat, u. a. aus: „It is evident, that . . . the situation . . . of these rows of three spots . . . in one sub-genus is very different from that in the other. It is therefore not due to a race-tendency to develop rows of three spots on any particular part of the wing. . . . This is probably not caused by environmental conditions . . . It seems difficult to explain the condition on the ground of natural selection . . .“ Er will hiermit offenbar sagen, daß er die beobachteten Unregelmäßigkeiten der Häufigkeitsverhältnisse — übrigens ist die Anordnung der Zeichnungsschemen, von der Unvollständigkeit des allerdings reichen Materials abgesehen, nicht entfernt als phylogenetisch zutreffend zu begründen; eine andere Anordnung würde ganz andere Frequenzkurven ergeben! — als Mutationserscheinungen deutet, obwohl ich eine solche Erklärung in der ganzen Ausführung vergebens gesucht habe, bis sich plötzlich im Schlußsatze die bereits zitierte Erklärung findet: „On the whole this research favors the theory . . . (of) mutation.“ Wären nun jene drei Flecken tatsächlich die Zeichnungsanfänge, so hätte es immerhin eine gewisse Berechtigung, von einer regellosen, launenhaften Verteilung dieser Zeichnung zu sprechen. Eine Mutationserscheinung im H. de Vriesschen Sinne aber läge hiermit trotzdem noch nicht vor; denn diese betrifft eine Mehrzahl von Charakteren, von der hier gar keine Rede ist, wie H. de Vries im Vorworte des ersten Bandes seines genannten Werkes schreibt: „Die durch je einen solchen Stoß entstandenen Formen unterscheiden sich voneinander ebenso scharf und in ebenso zahlreichen Punkten, wie . . . viele nahe verwandte Arten der besten Botaniker, selbst von Linné.“ Es ist sich A. G. Mayer hierüber offenbar gar nicht klar geworden; denn unmöglich kann er die Einzelheiten der „Zeichnung“ als eine Mehrzahl von Charakteren betrachten, und daraus, daß diese Zeichnungsformen verschiedenen Arten angehören, ergibt sich keineswegs, daß hier überhaupt Sprungvariationen vorliegen.

Abb. 6. Die Verteilung der 3flecken-Zeichnung, wie sie A. G. Mayers Tafel XVIII zugrunde liegt.

Nun aber sind jene Flecken ganz entschieden keine Zeichnungsanfänge, sondern die letzten Überbleibsel der Grundfarbe. Ich darf hierbei einen Augenblick verweilen. Die Abb. 7 gibt die Zeichnung des *Papilio agamemnon* L.-♂ wieder. Wie es die bereits dargestellten Ontogenien (vgl. Abb. 4 u. 5) lehren und eigentlich selbstverständlich ist, muß eine weitere Ausdehnung

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

Abbildung 7.
Papilio agamemnon **L.** ♂.
S. Abb. 1. Gr. $^1/_1$.
Nach O. Staudinger.

der Zeichnung, d. h. des schwarzen Pigmentes, ein vermehrtes Schwinden der Grundfarbe zur Folge haben. Nun wird es spezifisch verschieden sein, wie sich diese Pigmentzunahme im besonderen gestaltet, an welchen „particular" Stellen des Flügels ihr die Grundfarbe zunächst weicht. Vorerst können das mehr individuelle Unterschiede sein, die sich späterhin vererben. So lassen die abgebildeten sechs melanistischen Falter von *Abraxas grossulariata* L. (vgl. Abb. 8_{1-6}), zu denen ich Hunderte hinzufügen könnte (vgl. auch Abb. 2), diese individuellen Unterschiede in ausgezeichneter Weise erkennen; wie ich aber in [2]) dargelegt habe, handelt es sich hier nur um die sogen. fluktuierende Variabilität. Auch daß derartige Zeichnungseigentümlichkeiten, selbst solche unbedeutendster Natur, vererbt werden, habe ich in [2]) wiederholt experimentell dargetan. Zwei Beispiele für mehr, die ich hier wiedergebe, mögen diese sehr beachtenswerte, weil noch immer von unbelehrbaren Theoretikern umstrittene Tatsache erhärten: Erstens: Von einem *Abr. grossulariata* L.-Paare, dessen ♂ die Abb. 9_1 darstellt, erhielt ich unter den Nachkommen acht Individuen (♂♂ und ♀♀) derselben Form (vgl. Abb. 9_2), die mit ersterem übereinstimmen, u. a. in der ausgeprägten Trennung der Vorder- bzw. Innenrandshälften der saumwärtigen Queraderbinde (Q_s), in der starken Reduktion der Randzellenbinde (R) zwischen der Cubitalader 2 und 1 (cu_2 und cu_1) wie cu_1 und der Medianader 3 (m_3) und in dem Vorhandensein des auf der phylogenetischen Media liegenden kleinen Fleckens. Zweitens: Unter den Nachkommen des in der Abb. 9_3 wiedergegebenen ♀ von auffallender und seltener Zeichnungsarmut fand sich unter

Abbildung 8_{1-6}. ***Abraxas grossulariata*** **L. und** ***abs.***
S. Abb. 2. Grösse $^1/_1$. Melanistische Formen mit individuell verschiedener Ausprägung der Zeichnungselemente.

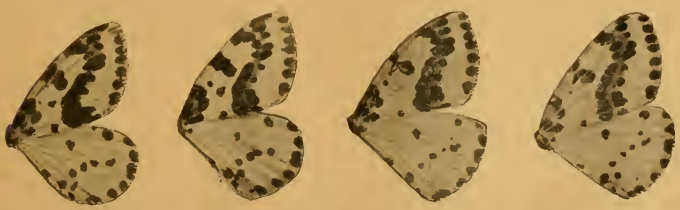

Abbildung 9_{1-4}. ***Abraxas grossulariata*** **L.** S. Abb. 2. Gr. $^1/_1$.
Weitestgehende Übereinstimmung individueller Zeichnungsmerkmale bei Eltern (9_1 und 9_3) mit ihren Nachkommen (9_2 bzw. 9_4).

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

15 ähnlichen Individuen auch das in der Abb. 9_4 dargestellte, welches „eine bis ins einzelne gehende Wiederholung des elterlichen ♀“ bildet.

Ganz entsprechend ist auch die Entstehung der Zeichnungsformen der Tabelle XVIII (vgl. Abb. 6) auf einen zeichnungsärmeren Vorfahren-Typus — er könnte der Abb. 7 ähnlich gedacht werden (vgl. auch Abb. 21)! — zurückzuführen, aus dem sich die heute scharf getrennten Formen aus konstitutionellen Ursachen verschieden, aber durchaus auf dem Wege fluktuierender Variabilität entwickelten, vermöge der tatsächlichen „Vererbung erworbener Eigenschaften“. Nichts von diesen Erscheinungen spricht für die H. de Vries'sche Mutationstheorie.

Drittens: Tabelle XXIII, welche das Zahlenverhältnis der Zeichnungsbinden der Vorderflügeloberseite in Beziehung auf ihre Ausdehnung über zwei oder mehr Zwischenaderflächen („Felder“) bei den Subgenera von *Papilio* kennzeichnet. Sie schließt sich an die Tabelle VIII an, welche Zahl und Länge aller Binden des Vorderflügels der besprochenen Gattungen und Familie angibt. Ohne zunächst die Zwischenstufen, bei denen die Binde sich z. B. über mehr als drei, aber weniger als vier Felder ausdehnt, berücksichtigen zu wollen, seien die Häufigkeitszahlen der Binden, nach ihrer Ausdehnung über 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8 und 9 Felder geordnet, für die Vorderflügeloberseite des Genus *Papilio* aus der Tabelle VIII entnommen: 22, 115, 23, 6, 5, 10, 16, 123. Die genau entsprechenden Zahlenwerte aus XXIII lauten für das Subgenus *Papilio* bei den afrikanischen Species (die Indices geben den Reihenwert [Abscisse] 2—9 an!): 1_3, 1_4, 1_7, 1_8, 9_9; bei den paläarktischen: 1_2, 5_3, 5_9; bei den amerikanischen: 2_2, 16_3, 4_4, 8_9; bei den indoaustralischen: 1_2, 7_3, 3_4, 1_5, 2_6, 3_7, 2_8, 22_9, 22_9; im ganzen: 4_2, 29_3, 8_4, 1_5, 2_6, 4_7, 3_8, 44_9. Als Zahlen für das Subgenus *Cosmodesmus* finden sich angegeben bei den afrikanischen: 4_2, 12_3, 1_5, 5_9; bei den paläarktischen: 4_3, 1_4, 1_6, 1_7, 2_9; bei den amerikanischen: 14_2, 33_3, 5_4, 2_5, 1_6, 3_7, 7_8, 33_9; bei den indoaustralischen: 4_2, 37_3, 1_5, 1_6, 2_7, 6_8, 22_9; im ganzen: 18_2, 86_3, 6_4, 4_5, 3_6, 6_7, 13_8, 62_9. Für das Subgenus *Pharmacophagus* im ganzen sind es die Werte: 9_4, 1_5, 17_9.

A. G. Mayer bemerkt hierzu und zu den entsprechenden Tabellen XXIV, XXV (p. 55/56): „Both the sub-genera *Papilio s. str.*, and *Cosmodesmus* are alike in that they display well defined maxima in bands of 3 and 9 interspaces in length, and a very low mininum in bands 5 or 6 interspaces long. These conditions are also displayed by the American and Indo-Australien species of both sub-genera and by the Palaearctic *Papilio s. str.*, and African *Cosmodesmus*. . . . We see then that the *Papilios* of the most widely separated regions, living under different environmental conditions and subjected to the attacks of dissimilar ennemies, follow one and the same peculiar laws of color-pattern in their bands. Apparently this law cannot be due to environmental influences, for it remains the same under diverse conditions of environment. . . . While it is somewhat difficult to explain the prevalent band arrangement of *Papilio s. str.*, and *Cosmodesmus* as being due solely to natural selection, we seem to meet with no difficulty if we assume it to be due to a persistent race-tendency.“

Es liegt auch diesen Tabellen eine des näheren nicht zu erweisende, weitest gehende Vermengung von Grundfarben- und Zeichnungsteilen zugrunde; sie würden aber selbst bei unbedenklicher Grundlage aus ihren Häufigkeits-

[4]) Schröder, Chr.: „Die Variabilität der *Adalia bipunctata* L. (Col.), gleichzeitig ein Beitrag zur Descendenztheorie.“ 1 Taf., 5 Abb., 34 S., *„A. Z. f. E.“*, Bd. 6/7, '01/'02.

[5]) de Vries, Hugo: „Die Mutationstheorie.“ Bd. I, 8 kol. Taf., 181 Fig., 648 S. Leipzig, Veit & Co. '01.

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

zahlen typische, komplexe (zweigipflige) Kurven der fluktuierenden Variabilität ergeben, wie A. G. Mayer zutreffend hervorhebt. Dabei läßt er allerdings (nicht ohne Recht) die im Schema der Tabelle XXIII eingefügten erwähnten Zwischenstufen und ihre Häufigkeitszahlen unberücksichtigt (wenn er sie nicht in die folgende Zahl eingeschlossen denkt), einschließlich derer z. B. die vorgenannte Zahlenreihe für die amerikanischen *Cosmodesmus*-Arten sein würde: 3, 14_2, 3, 33_3, 0, 5_4, 0, 2_5, 1, 1_6, 0, 3_7, 0, 7_8, 0, 33_9; die entsprechende Kurve würde äußerst diskontinuierlich sein und ein unzutreffendes Bild der Erscheinung liefern: eine weitere Mahnung zur Vorsicht bei der Beurteilung aller dieser Fragen. Ich darf davon absehen, die Ausführungen A. G. Mayers in Hinsicht auf die H. de Vries'sche Mutationstheorie noch weiter zu kritisieren; ich kann rein nichts zu ihrer Begründung aus ihnen gewinnen. Nur das möchte ich hinzufügen, daß die angewendete statistische Methode der tatsächlichen Variabilität mancher Arten in der Bindenlänge und Fleckenzahl keinerlei Rechnung trägt. Allerdings bildet A. G. Mayer auf Tafel II Fig. 17 und 18 zwei in der Fleckenzahl des Hinterflügels um 3 abweichende *Papilio antenor* ab; die Berücksichtigung dieser Formen aber würde bei Genera mit stark variablen Arten die ganze Untersuchungsmethode unmöglich machen.

Und auch das möchte ich hier sofort scharf betonen, daß sich A. G. Mayer in einem starken Irrtum befindet, wenn er durch diese statistische Methode Aufschlüsse über die Zeichnungsstufe der „primitive ancestors of the Papilios" zu erlangen hofft, wenn er ihnen neben anderen Merkmalen, nur weil seine Tabelle VI zwei entsprechende Maxima nachweist, eine „decided tendency (diese in der ganzen Charakteristik stetig wiederkehrende „tendency" ein sehr dehnbarer Begriff!) to possess rows of either 9 or 3 spots" (p. 54) für die Vorderflügeloberseite zuschreibt. Ohne morphologische Beziehung der Färbungsverhältnisse auf die Flügelfläche, und zwar im Rahmen der Gesamtzeichnung, kann diese Art der Statistik nicht einmal zur Kenntnis der heute vorherrschenden *Papilio*-Form, geschweige denn zur Auffindung phylogenetischer Beziehungen oder der ursprünglichen Zeichnungsform führen. Die Tabellen VIII und XXXI lassen z. B. das eine von zwei Maxima für Querbinden, die sich über neun „Felder" erstrecken, erkennen. Wenn der Verfasser nicht zufällig (weil der einzige derartige Hinweis) in seiner Ausführung (p. 56) hinzufügte, daß diese Binden „are those which extend entirely across the wing near the outer border" (durchweg offenbar der Grundfarbenstreifen wurzelwärts neben der Saumbinde), der Tabelle hätte das niemand entnehmen können; niemand hätte diese phylogenetisches Interesse besitzende Konstanz jener Binde, die deshalb noch durchaus nicht „primitive" sein müßte, ahnen können. Es liegt daher an der Beschränktheit seiner Studiengebiete und an der Untersuchungsmethode, wenn A. G. Mayer den Zeichnungserscheinungen keine „phylogenetic significance" zuerkennen kann.

Doch berühre ich hiermit bereits den Inhalt des nächsten Abschnittes meiner Ausführungen; ich hebe nur nochmals abschließend hervor, daß die A. G. Mayer'sche Arbeit nach keiner Richtung hin eine Bestätigung der Mutationstheorie liefert und alles andere als eine Widerlegung früherer Arbeiten von mir bedeutet. Nach wie vor halte ich die Wertschätzung der Mutationen für die Artbildung, wie sie H. de Vries und andere Autoren mit ihm vertreten, für den Tatsachen wenigstens der Zoologie zuwiderlaufend. Mutation kann zweifellos zur Artbildung führen, ebenso sicher aber auch die fluktuierende Variabilität, wie eine Masse einer anderen Stelle zugeworfen oder zugewälzt werden kann.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Allgemeine Zeitschrift für Entomologie

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: 9

Autor(en)/Author(s): Schröder Christoph

Artikel/Article: Kritische Beiträge zur Mutations-, Selektions- und zur Theorie der Zeichnungsphylogenie bei den Lepidopteren. 215-223