

## Original-Mitteilungen.

Die Herren Autoren sind für den Inhalt ihrer Publikationen selbst verantwortlich und wollen alles Persönliche vermeiden.

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

Von Dr. Chr. Schröder, Husum.

(Mit 23 Abbildungen.)

#### III. Zur Selektionstheorie.

Schon im Jahre 1894 habe ich von vornherein, bereits in der Fassung der Überschrift meiner Dissertation: „Entwicklung der Raupenzeichnung und Abhängigkeit der letzteren von der Farbe der Umgebung“ (statt: . . . und ihre Abhängigkeit v. d. F. d. U.), deren Änderung in die sprachlich geläufigere Form mir damals auch ausdrücklich nahegelegt wurde, dem Irrtum vorbeugen wollen, als ob die Ausbildung der spezifischen Zeichnungsform in direkter Beziehung zur Farbe der Umgebung stehe; sie ist durchaus die Folge von konstitutionellen Charakteren ihres Trägers. Es ist mir eine besondere Genugtuung, mich in dieser Hinsicht nunmehr in wesentlichem Einklang zu sehen mit den Ergebnissen neuerer Arbeiten über die Zeichnungsverhältnisse der Insekten, z. B. von E. Fischer, M. von Linden, L. Kathariner, A. G. Mayer, M. C. Piepers u. a., während sich allerdings die Ansichten anderer, namentlich englischer Autoren noch in ausgesprochen selektionstheoretischen Kreisen bewegen.

Allerdings kann sich auch A. G. Mayer nicht ganz von selektionstheoretischen Einflüssen frei halten. Er schreibt selbst (p. 36): „Arguments against the theory of mimicry are derived from a number of observations of convergence of color-pattern in Lepidoptera which are widely separated geographically“ und führt als Beispiel solcher Zeichnungskonvergenz *Vanessa antiopa* L. aus Europa-Nordamerika und *Chetosia leschenaultii* Godt. aus Java an. Trotzdem fährt er fort: „Such facts are, I believe, too few to be of serious weight in combating the theory of mimicry, for they may all be due to such accidental resemblances as should be expected among the Lepidoptera whose color-patterns all follow a few simple laws . . .“

Die Anfänge der Mimikryhypothese gehen auf H. W. Bates<sup>18)</sup> zurück, der die Vögel für besonders ernste Feinde der Schmetterlingswelt hielt, dem manche Falter von ihnen nicht gefressen zu werden schienen und die Ähnlichkeit einzelner Arten aus verschiedenen Familien aufgefallen war; er neigte hiernach zur Annahme, daß die „genießbaren“ mimetischen Formen durch Selektion herangezüchtet seien, weil ihnen die Ähnlichkeit mit „ungenießbaren“ im Daseinskampfe nützlich sein müsse. Auf die briefliche Empfehlung von A. R. Wallace<sup>19)</sup> hin, der gleichzeitig namentlich noch die Hypothese der Warnfarben hinzufügte, nach welcher die ungenießbaren Formen (Imagines, wie jüngere Entwicklungszustände) durch grelle

<sup>18)</sup> Bates, H. W.: „The Naturalist on the River Amazons.“ 2 Vols., 10 pl., 789 p. London, '63.

<sup>19)</sup> Wallace, A. R.: „On the phenomena of variation and geographical distribution, as illustrated by the Papilionidae of the Malayan region.“ Trans. Linn. soc., London '65, (p. 19—22).

Farben kenntlich gemacht sein sollten, nahm sie dann Ch. Darwin auf, und seitdem hat sie sich „in dem Geiste“ der Selektionstheoretiker beinahe „stereotypiert“, wie Ch. Darwin schon für sich selbst fürchtete [<sup>20</sup>) p. 33]. Und doch haben die nächsten 40 Jahre nur eine Erweiterung der Hypothesen gebracht, nicht aber eine Kräftigung derselben durch eindeutige Beobachtungen; so ist es Fr. Müller<sup>21)</sup> nach mehr als 15 Jahren fruchtlosen Bemühens gelungen, des Rätsels Lösung der in Muster und Kopie ungenießbaren mimetischen Arten darin zu finden, daß eine solche Gesellschaft Ungenießbarer („inedible association“) in der Gemeinschaft einen größeren Vorteil ihren Feinden gegenüber besäße, die sich erst durch die Erfahrung von der Ungenießbarkeit überzeugten und naturgemäß einen prozentuell um so geringeren Verlust an Individuen unter jener „Gesellschaft“ verursachten, je zahlreicher diese sei. Die Mimikry im weitesten Sinne ist ein Hypothesengefüge, die Konvergenzerscheinungen, von denen A. G. Mayer ein treffendes Beispiel nennt, sind Tatsachen; wollte er also beide in allgemeinere Beziehungen bringen, so durfte er in logisch zutreffender Folgerung nur schreiben: Such facts are of serious weight in combating the theory of mimicry, ohne eine Änderung des Schlußteiles zu benötigen. Dieser Mangel an Kritik ist um so merkwürdiger, als A. G. Mayer wiederholt erklärt, daß die Zeichnungsercheinungen offenbar nicht das Ergebnis der Naturauslese, sondern einer „race-tendency“ seien, einer Entwicklung aus konstitutionellen Ursachen.

Mit welcher Kritiklosigkeit gerade die Mimikryhypothesen behandelt zu werden pflegen, zu welchen Mitteilungsblüten der „stereotypierte“ Glaube an sie führen kann, dafür liefert die Litteratur zahllose Belege. Diese Darstellungen sind, es ist wahr, größtenteils aus der Feder von sogenannten Naturfreunden geflossen, denen eine einseitige Lektüre den vorurteilsfreien Blick getrübt hat. Nicht immer; so las ich erst kürzlich eine Darstellung von R. Woltereck<sup>22)</sup> folgenden Inhalts: „Die Mimikry und die Entstehung der Arten. Die Mimikry ist die Anpassung par excellence. Ein sehr interessantes Beispiel davon beobachtete ich in Kamerun. Ich fand nämlich, daß zwar das Männchen der Schmetterlingsart *merope* dieselbe gelbe Färbung besaß, wie auch sonst auf der Erde, daß aber das Weibchen völlig verschieden war, indem es die schwarz-weiße Färbung einer anderen, und zwar einer wegen ihrer Giftigkeit von Vogel und Eidechse gemiedenen Schmetterlingsart angenommen hatte. In anderen Teilen Afrikas nehmen sich die Weibchen von *merope* andere giftige Schmetterlingsarten zum Muster, während sie in Madagaskar dem Männchen gleichen. Offenbar leben die Männchen so polygam, daß wenige von ihnen genügen, um die Art fortzupflanzen. Folglich fand bei ihnen auf afrikanischem Festland keine weitere natürliche Zuchtwahl und daher keine Mimikry statt. Nun muß man aber sagen: wären die Männchen nicht so konservativ gewesen, so würde es mehrere völlig verschiedene Species einer Gattung

<sup>20)</sup> Darwin, Fr.: „Leben und Briefe von Charles Darwin.“ III. Bd. Stuttgart, '87. (Zitiert nach Albert Fleischmann: „Die Darwin'sche Theorie.“ Leipzig, Georg Thieme. '03.)

<sup>21)</sup> Müller, Fr.: „Notes on Brazilian entomology.“ Trans. ent. soc. London, '78, p. 211—223.

<sup>22)</sup> Woltereck, R.: „Die Mimikry und die Entstehung der Arten.“ „Polit.-Anthropol. Revue“, '04, No. 1, p. 65. (Aus „Die Zeit“, No. 480.)

*merope* geben. Damit ist bewiesen, daß neue Species durch Mimikry, also durch Auslese entstehen können. Eine direkte Anpassung an die äußere Natur im Sinne Lamarcks ist hier ausgeschlossen, da sie sonst beide Geschlechter hätte treffen müssen.“

Ein solch gehäuftes Maß von tendenziösen Unrichtigkeiten fühlt sich eine „Monatsschrift für das soziale und geistige Leben der Völker“ veranlaßt abzudrucken, wo ihr doch eine Fülle wertvollster Arbeiten auf allen Gebieten des „geistigen Lebens der Völker“ für ihre „Berichte“ zu Gebote stände! Oder sollte es im Rahmen der genannten Zeitschrift liegen, einen solchen „Beweis“ der artbildenden Tätigkeit der Selektion immer noch für besser zu halten als gar keinen? Jedenfalls sucht die Unverfrorenheit der Darstellung ihresgleichen. Denn die Färbungsverhältnisse der *Papilio merope* Cram. - ♀ bilden eines der ältesten und andauernd im Vordertreffen gebliebenen Mimikrybeispiele, seitdem ihnen 1869 R. Trimen<sup>23)</sup> eine ausführlichere Behandlung in selektionstheoretischem Sinne geschenkt hat; es ist dasselbe Beispiel, von dem Aug. Weismann<sup>24)</sup> p. 107 schreibt, „daß alle diese Tatsachen (der Färbungserscheinungen) mit der Erklärung durch Selektion in schönstem Einklang stehen, jeder anderen Erklärung aber spotten“. R. Woltereck hat demnach nur eine alte Beobachtung in ein neues Gewand als eigene gekleidet. Denn für die „schwarz-weiße“ Form des ♀ hat z. B. O. Staudinger bereits vor 1888 [?] p. 11) einen nordwestlicheren Fundort, die Goldküste, gekannt; *Pap. merope* ist nicht über die „Erde“, sondern über „das ganze tropische West- und Ostafrika bis Natal“ [?] p. 11) und Kapland verbreitet; die „Giftigkeit“ der Danaiden erfreute sich bisher nicht des Ansehens einer allgemein anerkannten Tatsache, und die Annahme, daß die Schmetterlinge besonders unter den Verfolgungen von Vögeln (und Eidechsen) zu leiden hätten, ist bis heute auf das lebhafteste und bestimmteste bestritten worden (ich gedenke, dieser Frage eine ausführlichere Arbeit zu widmen); die „offenbar so polygam lebenden ♂ ♂“ sind eine freie Erfindung, die ♂ ♂ müssen vielmehr an Individuenzahl bedeutend überwiegen (in O. Staudingers Lep.-Liste '00/'01 kostet das ♂ 1,50 Mk., das ♀ [*hippocoon*] 6,00 Mk., die ♀ ♀ der „vars.“ *cenea* und *tibullus* bietet sie überhaupt nicht an; ähnlich wertet in der Lep.-Liste von C. Ribbe das ♂ 1,00 Mk., das ♀ 2,50 Mk.); auch wenn „die ♂ ♂ nicht so konservativ gewesen“ wären, d. h. die Färbungen der ♀ ♀ zeigen würden, müßte diese ganze Formengruppe wegen der lückellosen Zwischenglieder zu einer Species zusammengefaßt werden, und eine „Gattung *Merope*“ käme niemals, nicht einmal als Subgenus zu *Papilio s. lat.* in Frage; der Ausdruck „Zummusternehmen“ sollte in jedem Falle vermieden werden, da er unmögliche Voraussetzungen macht. Weitere Einwände, namentlich hinsichtlich des völligen Mangels einer Kritik in der Darstellung dieser „Anpassung par excellence“, ergeben sich aus der ferneren Ausführung. Jedenfalls hätte R. Woltereck besser getan, seiner Mitteilung vielleicht die folgende Form zu geben: Zur Mimikryhypothese. Gelegentlich meines Aufenthaltes in Kamerun fand ich auch den über das tropische Afrika verbreiteten *Papilio merope* Cram., dessen meist dimorphes ♀ dort den „schwarz-weißen“ Färbungstypus zeigte, wie er sich auch in Natal und dem Kaplande

<sup>23)</sup> Trimen, R.: „On some remarkable mimetic analogies among African Butterflies.“ 2 col. pl., 26 p. London, '69.

<sup>24)</sup> Weismann, Aug.: „Vorträge über Descendenztheorie.“ 3 kol. Taf. 131 Fig., 456 + 462 S. Jena, Gust. Fischer. '02.

findet. Die *merope*-♀ ♀ sehen bekanntlich verschiedenen Danaiden-Species ähnlich. Letztere hält man vielfach für „ungenießbar“, so daß man annimmt, den *merope*-♀ ♀ erwachse aus dieser Ähnlichkeit ein Vorteil den sie etwa verfolgenden Vögeln gegenüber, die sie mit den als Nahrung verschmähten Danaiden verwechseln (Mimikryhypothese). — So würde man den Eindruck einer vorurteilsfreien Darstellung empfangen.

Wenn ich es nunmehr unternehme, ein eigenes Urteil über die Färbungsverhältnisse von *Pap. merope* Cram. zu fällen, so bin ich mir sehr wohl der Schwierigkeiten desselben bei dem völligen Mangel an eigentlichem Untersuchungsmaterial bewußt; mir liegen nur die *merope* betreffenden Mitteilungen von H. Theod. Eimer-C. Fickert<sup>25)</sup>, M. C. Piepers<sup>26)</sup>, O. Staudinger<sup>7)</sup> und Aug. Weismann<sup>24)</sup> mit ihren Abbildungen vor. Mehr als zehnjährige Studien aber an einem nach Tausenden zählenden, lebenden und präparierten Material, im besonderen auch von Lepidopteren, lassen mich die Gefahr einer Entgleisung bei diesem Wagnis nicht allzusehr fürchten. Die „A. Z. f. E.“ steht einer Diskussion über diesen Gegenstand stets offen; durch eine nach bestem Vermögen vorurteilsfreie, ernste Kritik kann die schwierige Frage nur an Tiefe gewinnen.

Denn schwierig ist die endgültige, bis ins einzelne gehende Erklärung der Färbungsverhältnisse von *Pap. merope* Cram. allerdings. Das bezeugen schon die völlig entgegengesetzten Anschauungen jener Autoren darüber, welche der *merope*-Formen, ob die zeichnungsreicheren oder -ärmeren, die phylogenetisch älteren sind. H. Theod. Eimer-C. Fickert meinen [<sup>25)</sup> p. 165]: „Die Umbildung zielt auf Einfarbigkeit der Oberseite unter Verdrängen der schwarzen Grundzeichnung . . . hin“, bei einer „Farbenfolge von Weiß, Gelb, Gelbrot“. M. C. Piepers nimmt an, daß „das ursprünglich rote Pigment“ „allmählich durch Orange und Gelb oder Grün zu Weiß verblasse“, hält hiernach also scheinbar die ♀ ♀ mit weißer Grundfarbe für die phylogenetisch jüngsten Formen, während die ♂ ♂ schon wegen der erhaltenen Hinterflügel-„Schwänze“ in der „Evolution“ zurückgeblieben wären. Aug. Weismann spricht dagegen die „in Abessinien lebende, ♂-ähnliche Form“ als die ursprüngliche (Weibchenform) an. Den Versuch auch nur eines Beweises bleiben aber alle drei Autoren schuldig, trotzdem die Variationsrichtung von ausschlaggebender Bedeutung für ihre ganzen Ausführungen ist (wäre z. B. die ♂-ähnliche ♀-Form progressiv, würde die Selektion unfähig gewesen sein, die Entfernung der mimetischen ♀-Form aus ihrer geschützten Stellung zu verhindern!). Ich will es nunmehr unternehmen, meine Anschauung diesem Widerstreite der Meinungen gegenüber zu entwickeln; sie deckt sich mit keiner der anderen.

Die bindenartige Unterseitenzeichnung der Hinterflügel des von O. Staudinger [7) Taf. 7] dargestellten *merope*-♂ (vgl. Abb. 19<sub>1</sub>) läßt auf Grund der bewährten Hypothese von dem phylogenetischen Voranschreiten der Oberseitenzeichnung [<sup>9)</sup> u. a. O.] kaum einen Zweifel daran zu, daß sich die Oberseitenzeichnung des ♂ aus einer zeichnungsreicheren Form entwickelt hat. Schon das von Aug. Weismann abgebildete ♂ (vgl. Abb. 19<sub>2</sub>) besitzt eine stärkere Ausdehnung der Zeichnung. Des weiteren teilt O. Staudinger

<sup>25)</sup> Eimer, G. H. Theod., und C. Fickert: „Orthogenesis der Schmetterlinge.“ 2 Taf., 235 Abb., 513 S. Leipzig, Wilh. Engelmann. '97.

<sup>26)</sup> Piepers, M. C.: „Mimikry, Selektion, Darwinismus.“ 452 S. Leiden, E. J. Brill. '03.



[7] p. 11] mit, daß „die ♂♂ von Sansibar meist statt der schwarzen Flecken der Hinterflügel eine breite schwarze Binde besitzen“. Hiermit scheint der Typus der zeichnungsreichsten ♂♂ erreicht zu sein, leider ist aus O. Staudingers Worten nicht zu ersehen, ob die „breite schwarze Binde“ nur die Flecken der Randzellenbinde [2] p. 106] umfaßt oder auch aus der Verschmelzung mit der Saumbinde geflossen ist. Ich möchte aber aus dem Ganzen der Zeichnungsverhältnisse bei *merope* schließen, daß eine Bindenform, wie die der Abbildung 19<sub>4</sub>, das Maximum der Zeichnungsausdehnung mit deutlicher Trennung der Randzellen- und Saumbinde bedeuten wird.

Als zeichnungsärmste Form des ♀ spricht O. Staudinger *antinorii* Oberth. an, „bei der das ♀ dem ♂ gleich gezeichnet und geformt ist; letzteres hat noch weniger schwarze Zeichnung als gewöhnlich *merope*“. Das von G. Th. Eimer - C. Fickert gebrachte *niavioides* Kleit. - ♀ (vgl. Abb. 19<sub>3</sub>) dürfte



Abbildung 19<sub>1-7</sub>. *Papilio merope* Cram.

9<sub>1</sub> u. 9<sub>4</sub> links je die Unterseite der rechtsseitigen Flügelhälfte, im übrigen ihre Oberseite;  
 9<sub>1</sub> u. 9<sub>3</sub> von ♂♂, 9<sub>3-7</sub> von ♀♀. Gr. 1/2.  
 9<sub>1</sub> u. <sub>4</sub> nach O. Staudinger, 9<sub>3</sub>, 9<sub>5</sub>, 7 nach Aug. Weismann. 9<sub>3</sub> u. <sub>6</sub> nach H. Th. Eimer - C. Fickert.  
 Überführung der zeichnungsärmsten in die zeichnungsreichsten Formen.

etwa das Äußerste an Zeichnungsausdehnung eines geschwänzten ♀ wiedergeben. Diese Form kommt aber dem von O. Staudinger und Aug. Weismann abgebildeten *merope* Cram. - ♀ mit weißer Grundfarbe (vgl. Abb. 19<sub>4</sub>), wie auch dem bei Aug. Weismann zu findenden ♀ mit gelbroter Grundfarbe (vgl. Abb. 19<sub>5</sub>) in ihrer Zeichnungsanlage in allem Wesentlichen gleich. Das von H. Th. Eimer - C. Fickert des ferneren gebotene *merope* L.<sup>(3)</sup> - ♀ (vgl. Abb. 19<sub>6</sub>) stellt eine weitere Stufe der Zeichnungszunahme dar, welche in der Abbildung eines *merope* Cram. - ♀ mit gelber Färbung am Grunde der Hinterflügel bei Weismann (vgl. Abb. 19<sub>7</sub>) ihren ungefähren Höhepunkt

erreicht haben wird. Im Gegensatz hierzu wird eine der zeichnungsärmsten ungeschwänzten weiblichen Formen bezüglich der Vorderflügelzeichnung die sein, auf welche sich O. Staudingers Beschreibung bezieht (<sup>7</sup>) p. 11): „Ich besitze ein ♀ von der Goldküste, das fast ganz weiße Vorderflügel hat, und bei dem nur der Vorder- und Außenrand schwarz sind; dieses Stück hat ockergelbe Hinterflügel mit schwarzem Außenrande, in dem meist verloschene weiße Punkte stehen.“ Dieses Individuum scheint hiernach oberseitlich einer Vereinigung der Vorderflügelzeichnung des ♂ der Abbildung 19<sub>1</sub> und der Hinterflügelzeichnung des ♀ etwa der Abbildung 19<sub>5</sub> gleichzukommen.

Die Berücksichtigung der Grundfarbe ist hier nicht zu umgehen. Sie variiert bei den ♂♂ nur zwischen Weiß- und Schwefelgelb; an einer Beziehung des Grundfarbentones zur jedesmaligen Zeichnungsausbildung fehlt es. Von ♀♀ sind solche mit rein weißer, gelber (schwefelgelber [H. Th. Eimer-C. Fickert], gelbbrauner [O. Staudinger]) und gelbroter Grundfarbe bekannt. Nach H. Th. Eimer-C. Fickert mangelt es auch hier an einer bestimmten Parallele zwischen Grundfarbe und Zeichnung; so kommt nach ihm die Grundfarbe zur Zeichnungsform der Abbildung 19<sub>5</sub> weiß und gelbrot, der Abbildung 19<sub>6</sub> weiß bis gelbrot (W. C. Hewitson) in verschiedener Ausdehnung dieser letzteren Färbung vom Innenfelde aus vor. Aug. Weismann bezieht die verschiedenen Zeichnungsformen, wenigstens für Südafrika, auf bestimmte Grundfärbungen (♀ Abb. 19<sub>4</sub> weiß, 19<sub>5</sub> gelbrot, 19<sub>7</sub> gelb). An sich ist eine solche Parallelität zwischen Zeichnung und Grundfarbe nicht unmöglich [vgl. meine Ausführungen in <sup>4</sup>); doch scheint mir Aug. Weismann durch die Angaben von H. Th. Eimer, W. C. Hewitson und E. Haase widerlegt zu sein.

Das ist in kurzen Worten das Bild der Färbungsverhältnisse bei *Pap. merope* Cram. Ich werde nunmehr versuchen, den ursprünglichen Zeichnungstypus der Art zu bestimmen.

Fraglos ist dieser nicht, wie es Aug. Weismann tut, in dem zeichnungsarmen männlichen Typus (vgl. Abb. 19<sub>1</sub> u. <sub>2</sub>) zu suchen; auch ohne Kenntnis der Unterseitenzeichnung würde die unregelmäßige Lagerung der Flecken, die große Variabilität in ihrer Größe und besonders die eigenartige Verbindung von Zeichnungselementen der Randzellen- und Saumbinde auf den Hinterflügeln (vgl. Abb. 19<sub>2</sub>) auf eine phylogenetisch ältere Form mit vollkommenerer Zeichnung, etwa vom Typus der zeichnungsreichsten ♂♂, hinweisen. Die hiermit übereinstimmende, teils bindenartig ausgedehnte Zeichnungsanlage der Hinterflügelunterseite und namentlich auch die Ausbildung einer stets sekundären, sogenannten „sympatischen“, Unterseitenfärbung liefern dieser Auffassung eine weitere, mehr als hinreichende Stütze. Trotzdem aber kann ich H. Th. Eimers Ansicht nicht folgen, daß Formen, wie sie die Abbildungen 19<sub>6</sub> u. <sub>7</sub> darbieten, also die zeichnungsreichsten ♀♀, den ursprünglichen Typus erhalten hätten. Einen ursprünglichen Typus bilden diese, der Zeichnungseinfarbigkeit nahe kommenden Formen gewiß nicht; es ist mir nur aus einer subjektiven Befangenheit des Urteils im Hinblick auf die gesteckten Ziele der Ausführung begreiflich, wie H. Th. Eimer mit einer solchen Auffassung seine eigenen Zeichnungsgesetze von der ursprünglichen Längszeichnung leugnen konnte, „deren Endziel Einfarbigkeit ist, selten in heller (Pieriden), meist in schwarzer Farbe“ (<sup>25</sup>) p. 461]. Ich erinnere nur an die Abbildungen 3<sub>1-4</sub> und 5<sub>1-6</sub>, um darzutun, daß jene Formen die höchste Zeichnungsstufe, die sehr wahrscheinlich noch einer Weiterführung zur Zeichnungseinfarbigkeit fähig ist, besitzen. Wenn ich

auch selbst in seltenen Fällen (bisher nur veröffentlicht in <sup>3)</sup> für *Adalia bipunctata* L. *ab. lugubris* Ws. und in <sup>4)</sup> aus der Ontogenie der Raupe von *Timandra amata* L. [vgl. Abb. 20]) sicher eine Rückwärtsbewegung zu zeichnungsärmeren Formen festgestellt habe, so geschah diese übergangslos, plötzlich. Ich wage zu behaupten, daß kein einziges auch nur einigermaßen wahrscheinliches Beispiel wird vorgebracht werden können, bei dem sich eine Abnahme der Zeichnungsausdehnung in solchem Maße und so lückenloser Folge bis nahe zur Grundfärbungseinfarbigkeit beobachten läßt; denn darin muß jeder, der sich auch nur oberflächlich mit dem Studium der Zeichnungserscheinungen beschäftigt hat, H. Th. Eimer zustimmen, daß sich mit Hilfe der Zwischenformen das lückenlose und einheitlich geradlinige Bild einer typischen Zeichnungsentwicklung von dem einen Extrem zum anderen gewinnen läßt.



Abb. 20. 1—4. *Timandra amata* L. S. Abbild. 4. Plötzliches Auftreten einer zeichnungsärmeren längsstreifigen nach der breit querbindenartigen Zeichnung des ersten Raupenstadiums.

Kann so weder die zeichnungsärmste noch die zeichnungsreichste Form als Ausgangspunkt der Entwicklung gedient haben, so muß diese von einem auf der Verbindungslinie der beiden Extreme gelegenen Punkte nach beiden Seiten hin vorgeschritten sein, und dieser Ansicht bin ich in der Tat. Ich werde sie näher begründen

Wie ich schon im Teile II dieser Ausführungen dargelegt habe, bin ich der Überzeugung, daß der Verlauf der primären Zeichnung dem Geäder gefolgt ist. Schon *Papilio agamemnon* L. der Abb. 7 bietet unverkennbare Merkmale einer derartigen Abhängigkeit von Zeichnung und Geäder. Es dient mir zur Bestätigung meiner Auffassung, unter den kaum 80 von O. Staudinger abgebildeten *Papilio*-Species eine, nämlich den indischen *Pap. xenocles* Doubl. (vgl. Abb. 21), zu finden, welche den von mir für ursprünglich gehaltenen Typus in weitgehendster Ausprägung, wenn auch bereits in Verbindung mit einer höheren Zeichnung, besitzt. Das ganze Geäder ist von Zeichnungselementen begleitet, die infolge entsprechender internervaler Pigmentierung (vgl. Teil II) eine Bereicherung um eine Randzellen- und Saumbinde erhalten haben. Nicht ohne besonderes Interesse erscheint bei dieser Art noch die Zeichnungsanlage innerhalb der Vorderflügelzelle, deren Elemente in die Längsstreifen *s. str.* (nicht *s. Eimeri*) übergehen, die sich auf den zum Außenrand ziehenden Adern finden. Diese Zeichnungsform erinnert sehr an den phylogenetisch älteren Geäderverlauf im Puppenstadium, wie ihn z. B. A. Radcl. Grote <sup>28)</sup> bestimmt hat (vgl. Abb. 22). Von dieser Zeichnungsanlage aus kann ein Übergang sowohl in die quergestreiften der Flügelzelle von *Pap. agamemnon* L., wie in längsstreifige Elemente sehr leicht stattfinden; so kommen unter den von O. Staudinger erwähnten



Abbildung 21.

*Papilio xenocles* Doubl. S. Abb. 2. Gr.  $\frac{2}{3}$ . Nach O. Staudinger. Der Zeichnungsverlauf folgt wesentlich dem Geäder; die Elemente der Mittelzelle gehen ungebrochen in die Randzellenzeichnung.

<sup>27)</sup> Piepers, M. C.: „Über die sogenannten „Schwänze“ der Lepidopteren.“ Deutsche Ent. Zeitschr. „Iris“, '03, p. 247—285.

<sup>28)</sup> Grote, A. Radcliffe: „The principle which underlies the changes in the neuration.“ „Canad. Entomologist“, XXXII., 10. '00.

ähnlichen elf Species [7] p. 6], alle ebenfalls aus dem Gebiete Indiens und der Sundainseln, beide Zeichnungsformen vor. Die ober- und unterseitlich übereinstimmende Zeichnung, die blasse Grundfarbe, die völlige Gleichheit der Färbungsverhältnisse bei den Geschlechtern sind weitere belangvolle Zeugen, daß es sich bei *Pap. xenocles* Doubl. um ursprüngliche Färbungserscheinungen handelt.

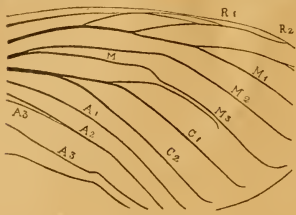


Abbildung 22.

*Pieris napi* L. S. Abb. 1.

Gr. 1/2. Nach A. Radcl. Grote.

Das Geäder entbehrt in der älteren Puppe noch der Ausprägung einer Mittelzelle.

und durch spezifische Weiterführung der übrigen Zeichnungselemente ist alsdann ein fernerer Fortschritt in der Entwicklung der Zeichnung gemacht worden, der zu einer den weiblichen Formen der Abbildungen 19<sub>3</sub> u. 4 nahe stehenden Form geführt haben wird, vielleicht mit ausgesprochenerer Beschränkung der Zellenzeichnung auf den schwarzen Keilfleck des *Pap. antinorii* Oberth. (vgl. Abb. 19<sub>2</sub>) und ohne ausgeprägte Zeichnungsverbindung zur Analecke der Vorderflügel, also ähnlicher dem ebenfalls ungeschwänzten *Pap. encelades* Boisid. von Celebes [vgl. Abb. 23 und den ursprünglichen Typus der verwandten Gattung *Ornithoptera* nach C. Fickert<sup>29</sup>]. Von diesem bei hinreichendem Untersuchungsmaterial gewiß mit größerer Sicherheit näher zu bestimmenden Typus, den gleiche Ober- und Unterseitenzeichnung und blasse (weiße) Grundfarbe des ferneren kennzeichnen, haben sich einerseits die ♂♂ stets zu zeichnungsärmeren, die ♀♀ mehr zu zeichnungsreicheren Formen entwickelt. Eine solche Divergenz der Geschlechter nimmt C. Fickert<sup>29</sup> p. 716] auch für die Gattung *Ornithoptera* an; sie ist z. B. bei der Familie der Lycaeniden eine überaus häufige Erscheinung. Auch bei ihnen ist dann der Regel nach das ♂ zeichnungsärmer (meist zeichnungsfrei!) als das der Zeichnungseinfarbigkeit zustrebende ♀, trotz übereinstimmender Unterseitenzeichnung (vgl. Abb. 24<sub>1</sub> u. 2). Bisweilen finden sich auch hier lückenlose Übergänge; in anderen Fällen können beide Geschlechter zeichnungsfrei, in anderen zeichnungseinfarben braunschwarz sein.

Ähnlich denke ich mir auch die Verhältnisse bei *Papilio merope* Cram. Es ist jener eben gekennzeichnete Zeichnungstypus zunächst jedenfalls ♂♂ und ♀♀ gemeinsam gewesen und gewiß mehr als ein bloßer

Von einer ähnlichen Zeichnungsanlage leite ich auch die Zeichnungsformen des *Pap. merope* Cram. ab. Es ist nun allerdings keine *merope*-Abart bekannt, welche auf der Zeichnungsstufe des *Pap. xenocles* Doubl. stehen geblieben wäre. Durch Rückbildung der Längsaderzeichnung, namentlich an den Flügelwurzeln,



Abbildung 23.

*Papilio encelades* Boisid.

S. Abb. 2. Gr. 2/3.

Nach O. Staudinger.

Eine vermutliche dem

Ausgangspunkte der

Zeichnungsdivergenz

bei *Pap. merope* Cram.

nahe stehende Zeich-

nungsform.

<sup>29</sup>) Fickert, C.: „Über die Zeichnungsverhältnisse der Gattung *Ornithoptera*.“ 3 Taf. „Zool. Jahrb., Abt. f. System.“, 4. Bd., p. 692—770.



Zufall, daß sich diese Färbungsübereinstimmung der Geschlechter gerade auf Madagaskar und wenigstens als Regel in Abessinien bewahrt hat, auf welche auch nach Sievers [Engler<sup>50</sup>] das Vorkommen des einzigen Veilchens des tropischen Afrika, *Viola abessinica*, beschränkt ist. Es ist vielleicht nicht einmal Zufall, daß der von mir für *Pap. merope* Cram. als ursprünglich angenommene Zeichnungstypus auf die Papilioniden-Fauna Indiens und der Sundainseln hinweist, denn die Tiergeographie und Geologie machen eine frühere Landverbindung Madagaskars nach Indien oder doch wenigstens eine starke Annäherung durch Landzuwachs sehr wahrscheinlich. Während sich, soweit ich aus der genannten Litteratur entnehmen kann, also nur in Abessinien und Madagaskar die wie die ♂♂ geschwänzten ♀♀ der auf Auflösung und Verminderung der Zeichnungsanlage des Typus gerichteten Entwicklung der ♂♂, wenn auch, der allgemeinen Regel gemäß, gleichsam mitgeschleppt und in geringerem Grade angeschlossen haben, hat die Entwicklung der ♀♀ anderenorts stets (in Abessinien seltener) den genau entgegengesetzten Weg



1. 2.  
Abbildung 24.

Abbildung 24. *Lycaena alcon* F.

1 links die Unterseite der rechtsseitigen Flügelhälfte, im übrigen ihre Oberseite.

Gr.  $\frac{1}{4}$ . Nach E. Hofmann.

Beigleicher Unterseitenzeichnung ist das ♂ (Abb. 24) oberseits zeichnungsfrei und irisierend hellblau gefärbt, das ♀ bis auf die Flügelwurzeln schwärzlich zeichnungsfarben mit auf den Vorderflügeln leicht kenntlich erhaltener Randzellenzeichnung.

hier darauf verzichten, die Annahme von M. C. Piepers, die in geradem Widerspruche nicht nur mit den chemischen Untersuchungen über die Pigmentsubstanzen, sondern selbst mit den ontogenetischen Ausfärbungserscheinungen von Larven und Imagines steht, zu widerlegen, nach der die phylogenetische Reihenfolge der Farben allgemein umgekehrt: Rot, Gelbrot, Gelb, Weiß sein soll; er hat auch bisher nirgends Zustimmung gefunden. Im übrigen mache ich besonders auf die interessanten Verhältnisse der Grundfarbe im Genus *Colias* aufmerksam.)

An meiner Auffassung der Zeichnungsverhältnisse des *Pap. merope* Cram. kann auch eine Einbeziehung des sogenannten „Schwanzes“ der Hinterflügel in die Betrachtung nichts ändern. M. C. Piepers hat diesen eigenartigen Fortsätzen der Flügelspreiten in<sup>27</sup>) eine ausführlichere Darstellung gewidmet, der ich mich leider wiederum nicht anschließen kann. M. C. Piepers sollte einen Teil der mehr als herben Kritik, die er auf die Arbeiten anderer Autoren verwendet, so wenn er<sup>26</sup>) p. 428 Aug. Weismanns Ansichten über die Mimikryhypothese [<sup>24</sup>), V. Vortrag] als „eine Wiederkäuung aller alten

<sup>50</sup>) Sievers, Wilh.: „Afrika. Eine allgemeine Landeskunde.“ 12 Kart., 16 Taf., 154 Abb., 468 S. Leipzig, Bibliogr. Institut. '91.

Dummheiten“ und „Märchen“ bezeichnet, er sollte einen Teil dieser Kritik auf das „neue Geschütz“ seines Evolutionsgedankens verwenden, dann würden ich und gewiß auch andere Autoren ihm in vieler Beziehung zustimmen können. M. C. Piepers meint in <sup>27)</sup> p. 265, „daß die Hinterflügel aller Schmetterlinge, die noch irgendwelche, wenn auch noch so geringe Spuren solcher Anhängsel (der sogen. „Schwänze“) aufweisen, früher bedeutend größer gewesen sind, und daß dies vermutlich ebenfalls bei denen der Fall war, wo nichts mehr davon zu sehen ist, d. h., daß diese Flügel einem langsam fortschreitenden Verkleinerungsprozeß unterworfen sind“. Hiernach würde demnach die männliche *merope*-Formenreihe einen phylogenetisch älteren, die weibliche einen jüngeren Typus bedeuten. Während sonst der Regel nach im Tierreiche das ♂ die progressive Form darstellt, wäre es hier und in den anderen Fällen eines gleichen Dimorphismus im Genus *Papilio*, die ich O. Staudinger entnehme (*lebedouria* Esch., *agenor* L., *tasso* Stgr.), das ♀.

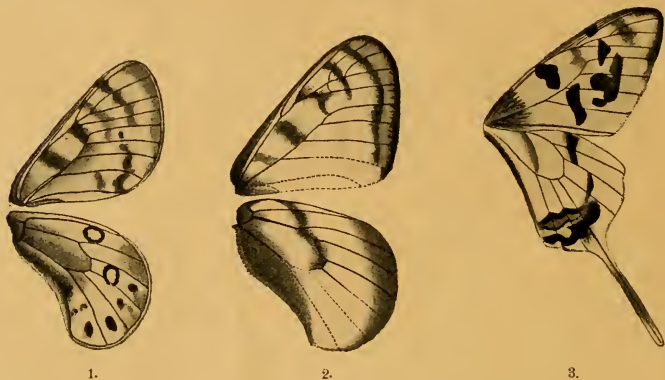


Abbildung 25<sub>1-3</sub>. 25<sub>1</sub> *Parnassius dalphius* Ev. ♀.

25<sub>2</sub> *Dorittes Bosniaskii* Reb. aus dem Miocän. S. Abb. 2. Gr.  $\frac{1}{4}$ .

Nach H. Rebel.

Die größere Flugfähigkeit der rezenten Formen wird besonders durch Zusammendrängen des kostalen Geäders erzielt.

25<sub>3</sub> *Sericinus montela* Gray. Gr.  $\frac{1}{4}$ . Nach O. Staudinger.

Das sich ergebende Mißverhältnis zwischen Zelle und Flügelspreite macht die Annahme unmöglich, daß der Hinterflügelschwanz die frühere Flügelgröße kennzeichnet.

Doch führt sich diese Evolution offenbar nicht so streng durch, daß man bezüglich der eben erwähnten Regel durch sie zu Bedenken Anlaß hätte; denn ordnet man die *merope*-♀ ♀ gemäß der M. C. Piepers'schen Farbenevolutionsregel von Gelbrot durch Gelb zu Weiß, so würden die Schwänze an den Enden der Reihe fehlen, in der Mitte vorhanden sein. In der Tat macht dieser ganz verallgemeinerte Schluß von den nicht einmal stets geäderten „Schwänzen“ [<sup>27)</sup> p. 251] auf eine frühere Flügelgröße den Eindruck auf mich, als ob man z. B. von den häufigen Hörnern, Höckern und Zähnen am Kopf der Scarabaeiden auf eine vormalige Größe des Kopfes schließen wollte. Hiermit will ich die Möglichkeit einer Verkleinerung der Flügelspreite an der einen und vielleicht gleichzeitig auch einer korrelativen Vergrößerung derselben an der benachbarten Stelle des Flügelsaumes

keineswegs in Frage stellen, obwohl z. B. die von H. Gauckler<sup>31/32</sup>) und L. von Aigner-Abafi<sup>33</sup>) behandelten Fälle von Abnormitäten der Flügelform derartiges nicht erkennen lassen. Die phylogenetische Entwicklung des Flügelgeäders und hiermit der Flügelform geht, soweit wir durch paläontologische Funde von Lepidopteren unterrichtet sind, ganz andere Wege. Wie A. Radcl. Grote<sup>34</sup>) in verschiedenen Arbeiten gefolgert und H. Rebel<sup>35</sup>) an dem fossilen Parnassier *Doritites Bosniaskii* Reb. aus der Miocänformation von Gabbro bestätigt fand, wird eine größere Flugfähigkeit durch Zusammendrängen des kostalen Geäders bei gleichzeitiger Beschränkung des subkostalen Geädersystems erzielt (vgl. Abb. 25<sub>1</sub> u. 2). Ich halte es für ausgeschlossen, daß eine Art, wie der ebenfalls zu den Parnassiern, einer jüngeren Linie der Papilionen, gehörende *Sericinus montela* Gray (vgl. Abb. 25<sub>3</sub>), im M. C. Piepers'schen Sinne verstanden werden könnte; die dem „Schwanze“ entsprechende Auszeichnung des Hinterflügels würde zu einem Größenverhältnis des Zellenraumes (cellula) zur Flügelspreite führen, für dessen



Abbildung 26.

*Papilio nireus* L. S. Abb. 2.

Gr. 2<sub>3</sub>. Nach O. Staudinger.

Die oberseitlich in die schwanzförmige Hinterflügelausbuchtung eintretende Grundfarbenfleckreihe macht einen verhältnismässig rezenten Ursprung des Schwanzes wahrscheinlich.



Abbildung 27.

*Antheraea pernyi* L.

S. Abb. 2. Gr. etwa 3/5.

Nach H. Gauckler.

Eine bei wiederholter Inzucht aus der normalen entstandene Flügelform.

Annahmemöglichkeit sich nichts wird anführen lassen. Noch mehr würde das für die nächstverwandten *Leptocircus spec.* gelten. M. C. Piepers gerät allerdings bei Formen wie diesen selbst gelegentlich [27] p. 270] in Zweifel an der Richtigkeit seiner Hypothese, die ihn hätten zu einer energischen eigenen Kritik veranlassen sollen. Ich kann aber auf weitere Einzelheiten seiner an Spekulationen reichen Ausführung hier nicht eingehen und möchte

<sup>31/32</sup>) Gauckler, H.: „Über Mißbildungen und Formveränderungen der Schmetterlingsflügel und deren mutmaßliche Entstehungsursachen.“ I., 8 Fig., p. 84—87. II., 1 kol. Taf., p. 417—418. „A. Z. f. E.“, Bd. II, '97.

<sup>33</sup>) v. Aigner-Abafi, L.: „Mißbildungen bei Schmetterlingen.“ 1 Fig. „A. Z. f. E.“, Bd. V, p. 99—100.

<sup>34</sup>) Grote, A. Radcliffe: „Fossile Schmetterlinge und der Schmetterlingsflügel.“ 1 Fig. „Verh. k. k. zool.-bot. Ges.“ Wien, '01, p. 655—659.

<sup>35</sup>) Rebel, H.: „Fossile Lepidopteren aus der Miocänformation von Gabbro.“ 1 kol. Taf., 14 S. „Sitzungsber. kais. Akad. Wiss.“ Wien, Bd. CVII, Abt. I, VII '98.

nur noch auf die für diese Darlegungen bemerkenswerte Ober- bzw. Unterseitenzeichnung von *Papilio nireus* L. (vgl. Abb. 26) hinweisen; die Grundfarbenfleckenreihe der Hinterflügel tritt oberseitlich vor dem Flügelanhang in diesen hinaus, auf der Unterseite nicht im mindesten, was doch bei der ausgesprochenen Folgewilligkeit der Zeichnung hinsichtlich der Flügelform [vgl. <sup>32</sup> u. <sup>33</sup>] anzunehmen wäre, wenn dieser Schwanzlappen nicht rezenteren Ursprunges wäre als die bis fast zur Zeichnungseinfarbigkeit getriebene Färbung. Über eine lehrreiche experimentelle Beobachtung dieser Art berichtet H. Gauckler<sup>32)</sup> nach J. Wullschlegel, wonach dieser aus ganz normal gehaltenen Zuchten während dreier Inzucht-Generationen in zunehmender Ausbildung Formen, wie die der Abbildung 27 von *Antheraea pernyi* L., erhielt, die bei weiterer Inzucht wieder zur Normalform zurückgingen. So halte ich auch die „Schwänze“ für Exkreszenzen der Flügelspreite, die aus konstitutionellen Ursachen und, ich möchte sagen, selbstverständlich nicht aus selektionstheoretischen hervorgegangen sind; letzteres ist schon deshalb auszuschließen, weil diese „Schwänze“, die nach vorgeschrittenen Darwinianern der Irreführung verfolgender Vögel dienen sollen, auch nicht mimetischen ♀ ♀ fehlen können, die doch „des Schutzes mehr bedürfen“ [<sup>24</sup>] p. 108] als die langgeschwänzten ♂ ♂. Naturgemäß werden und pflegen gerade solche Auswüchse stark zu variieren, und es spricht nichts dagegen, daß sie auch gelegentlich rückgebildet werden.

Es liefert demnach auch der Evolutionsgedanke M. C. Piepers' betreffs des Vorkommens der Hinterflügelschwänze bei der männlichen Reihe und ihres Fehlens bei der weiblichen keinen Einwand gegen meine Annahme, daß sich von einem zwischen den *Pap. merope* Cram.-♀ ♀ der Abbildungen 19<sub>3</sub> u. 4 und etwa dem *Pap. xenocles* Doubl. stehenden Typus aus nach der einen Seite der männliche geschwänzt werdende Typus, dem die ♀ ♀ nur an wenigen Örtlichkeiten folgten, entwickelte, nach der anderen der weibliche, ungeschwänzt bleibende Typus. Findet aber von einem Punkte nach entgegengesetzten Richtungen hin eine Bewegung statt, so bilden beide zusammen eine Gerade, auf welcher der Punkt liegt. So ist es verständlich, daß so hervorragende Zoologen, wie H. Th. Eimer und Aug. Weismann, zu genau entgegengesetzten Ansichten über die Entwicklungsrichtung der Zeichnung gelangen konnten, beide gleichermaßen in der Richtungswahl beeinflusst, wenn auch zweifelsohne unbewußt, von den Gedanken, deren Bestätigung die Färbungserscheinungen von *Pap. merope* Cram. dienen sollten.

Ich habe es bereits hervorgehoben und lege hierauf noch einmal den größten Nachdruck, daß sich die bekannten Formen des *Pap. merope* Cram. — und ich fürchte nicht, daß man nicht einfügbare noch finden könnte! — in eine einfache geradlinige Variationsreihe, ohne Seitenzweige, ordnen lassen, so daß das typische Bild einer einfachen Zeichnungsentwicklung entsteht. Hieraus ergibt sich aber mit zwingender Notwendigkeit, daß jedenfalls von einem Hinausdrängen der Färbungsverhältnisse durch die natürliche Auslese im Daseinskampfe zugunsten des Entstehens mimetischer Formen nicht im geringsten die Rede sein kann. Die Voraussetzung einer artbildenden Tätigkeit der Selektion findet keine Unterstützung; die Zeichnungsentwicklung geht die ihr durch konstitutionelle Faktoren bestimmten eigenen Wege.

Dem steht nicht entgegen, daß das Färbungsäußere einzelner Faunengebiete ein einheitlich charakteristisches Gepräge hat, daß z. B. C. Fickert [<sup>29</sup>] p. 748], in voller Übereinstimmung mit anderen Autoren, erklärt, daß



„sich nach allgemeiner Erfahrung auf einer (Sunda-) Insel auch von beträchtlicher Größe, wie etwa Java, nie zwei oder mehr Lokalvarietäten einer und derselben (*Ornithoptera*-) Art herausbilden können . . .“. Es sind gerade in der letzten Zeit mehrere Arbeiten<sup>36</sup> und <sup>37)</sup> erschienen, welche, teils auf experimentellem Wege gewonnen, den Färbungsverhältnissen eine physiologische Grundlage geben. Wie ich es schon 1894 in <sup>3)</sup> ausgesprochen habe, ist hiernach die Zeichnungsstufe auch von den äußeren Lebensbedingungen abhängig, nicht aber ihre spezifische Entwicklung. Zieht man noch in Betracht, daß bei einer Abhängigkeit der Zeichnung vom Geäder und bei der in letzterer Hinsicht wenig bedeutenden Unterschiedlichkeit der Rhopaloceren-gruppe und bei dem gleichartigen Fortschreiten der Zeichnungsentwicklung ganz naturgemäß Konvergenzerscheinungen der Färbung und mit Vorliebe gerade an denselben Örtlichkeiten auftreten müssen, wie schon H. Th. Eimer betonte, so müßte sich, sollte man denken, der Nimbus, mit dem z. B. die Färbungsverhältnisse von *Papilio merope* Cram. umgeben zu werden pflegen, verlieren.

Zudem bildet die „zum Muster genommene“ Familie der Danaiden, wie H. Riffarth [<sup>38)</sup> p. 2] im besonderen für die Gattung *Heliconius* ausführt, eine der interessantesten Familien der Rhopaloceren wegen der folgenden Eigenschaften: 1. „der außerordentlich großen Variabilität und des Ineinanderfließens einzelner scheinbar sehr entfernt stehender Formen, wie es in keiner anderen Familie der Tagfalter in nur annähernder Weise wiederzufinden ist; 2. der analog vorhandenen, leicht miteinander zu verwechselnden Zeichnungsanlagen, die sich in verschiedenen Gruppen wiederholen; 3. der analogen Zeichnungscharaktere, die dieselben mit den meisten Gattungen der Neotropiden und auch mit vielen anderen Familien der Rhopaloceren aufweisen“. Bei einer derartigen unvergleichlichen Variationsamplitude der „nachgeahmten“ Familie von den ursprünglichsten bis zu den höchsten Zeichnungsformen bedarf es für den nüchternen Verstand erst recht nicht der Mimikryhypothese, um Ähnlichkeiten dieser mit anderen Rhopaloceren-Familien zu begreifen; es handelt sich für ihn um Konvergenzerscheinungen, deren örtlich ähnliche Ausprägung wahrscheinlich eine Folge der gleichen physiologischen Bedeutung der Färbung ist. Daß so einzelne Formen einer lückenlos vorhandenen Variationsreihe in größerer Individuenzahl auftreten, „Hauptformen“ [<sup>24)</sup> p. 108] bilden, hat nichts Auffälliges; eine solche mehrgipflige Häufigkeitskurve ist von mir auch für die Variabilität der *Adalia bipunctata* L. <sup>4)</sup> bestimmt worden.

Wenn Aug. Weismann „noch hinzunimmt“, daß zwischen den beiden Lokalformen von (der nachgeahmten) *Danaüs echeria* Übergänge vorkommen, und daß auch die nachahmenden Weibchen von *P. merope* diese Übergänge lokal genau mitmachen, so ist ihm dieser Satz wohl im Eifer der Darstellung des schönen Beispiels, das „jeder anderen (als selektionstheoretischen) Erklärung spottet“, kritiklos entschlüpft. Oder macht auch z. B. das nach

<sup>36)</sup> von Linden, M.: „Beobachtungen über die Bildung der Flügel Schuppen und Haare bei den Lepidopteren.“ 1 Taf. „Zeitschr. f. wiss. Zoologie“, Bd. 21, p. 305.

<sup>37)</sup> Schröder, Chr.: „Kritik der von E. Fischer (Zürich) aus seinen „Lepidopterologischen Experimentalforschungen“ gezogenen Schlüsse auf Grund einer neuen Erklärung des Wesens derselben.“ „A. Z. f. E.“, Bd. VIII, p. 437—447.

<sup>38)</sup> Riffarth, Heinr.: „Die Gattung *Heliconius* Latr.“ 1. Teil: 33 S. Berlin, R. Friedländer & Sohn. '00.

O. Staudinger gekennzeichnete ♀ von der Goldküste einen solchen Übergang lokal mit? Überhaupt, wie steht es mit der „genauen Nachahmung“ zwischen dem *Papilio merope* Cram. und den Danaiden? Ich gebe die von Aug. Weismann gebrachten Figuren des *merope*-♀, „einer der mimetischen Weibchenformen“ und *Danais chrysippus* L., des „nachgeahnten, erheblich kleineren, immunen Vorbildes“ wieder (vgl. Abb. 28<sub>1</sub> u. 2). Jeder vorurteilsfreie Beschauer wird höchstens den Eindruck einer allgemeinen Ähnlichkeit, nie aber einer genauen Nachbildung erhalten; also nicht einmal die „Hauptformen“ gleichen einer Kopie. Dabei soll die Selektion (z. B. bei blattähnlichen Orthopteren) Rippen, Verfärbungen, Fraßlöcher von Insektenangriffen und andere wunderbare Feinheiten des „Musters“ heranzüchten können; den beiderseitigen, roten Analfleck im Hinterflügel des *Pap. xenocles* Doubl. (vgl. Abb. 21) aber kann sie nicht verständlich machen. Es ist fast scherzhaft, wie sich jene mangelnde spezifische Übereinstimmung zwischen den



Abbildung 28<sub>1-2</sub>

28<sub>1</sub>. *Papilio merope* Cram. ♀. 28<sub>2</sub>. *Danais chrysippus* L. S. Abb. 2. Gr. 1/2

Nach Aug. Weismann.

Die mimetische *Papilio spec.* besitzt nur oberflächliche Ähnlichkeit mit der „nachgeahnten“ *Danais spec.*

*merope*-♀♀ und spezifischen Danaiden-Formen in einer verschiedenen Liste der Musterformen z. B. bei Aug. Weismann und O. Staudinger ausspricht. Ersterer ist [24] p. 107] nicht im Zweifel, *Danais echeria* und Lokalvarietäten, *Danais chrysippus* und *Amauris niavius* als solche zu betrachten; letzterer schreibt dagegen [7] p. 11]: „Einzelne ♀♀ imitieren fast ganz die *Amauris niavius* L., andere *Hypolimnys dubius* Beauv., *anthon* Doubl., *salmacis* Dru. ♀♀“. Nach O. Staudinger imitiert der *Papilio cynorta* Fab. die *Danais echeria*. Die kurze Besprechung der *Pap. xenocles* Doubl.-Gruppe (vgl. Abb. 21) beginnt derselbe Autor [7] p. 6] mit den Worten: „Es ist dies eine der sog. mimetischen *Papilio*-Arten, welche *Danais* nachahmen; die Ähnlichkeit mit einzelnen Arten ist aber selten so, daß man diese Art genau anzugeben imstande wäre, meist wird nur der allgemeine Habitus der Gattung nach-

geahmt.“ Und zu *Pap. encelades* Boisd. (vgl. Abb. 23) (und der nächst stehenden *veiovis* Hew. gleichfalls von Celebes) bemerkt derselbe Autor mit feiner Ironie: „Beide Arten können zu der Gruppe der nachahmenden indischen Papilionen gerechnet werden, obwohl sie in Wirklichkeit keiner mir bekannten Art einer anderen Gattung nahe kommen.“ Sollte das an O. Staudingers ungenügenden lepidopterologischen Formenkenntnissen gelegen haben? Jeder Entomologe, ich darf sagen, jeder Zoologe weiß, daß es wohl die bedeutendsten waren, die ein Lepidopterologe überhaupt besessen hat!

Diesen Urteilen O. Staudingers sei noch ein letztes hinzugefügt [7] p. 6]: „Schließlich muß ich noch bemerken, daß mit sehr wenigen Ausnahmen alle sog. mimetischen Arten selten, manche sogar außerordentlich selten zu sein scheinen.“ Diesem eigentümlichen Zusammentreffen sucht Aug. Weismann mit den Worten zu begegnen [24] p. 108]: „Man begreift, daß bei ohnehin selteneren Arten vor allem die Weibchen geschützt werden mußten.“ Das könnte man vielleicht begreifen, nicht aber die größere Häufigkeit der ungeschützten ♂♂, nicht aber, daß die ungeschützten ♀♀ in Abessinien und Madagaskar noch immer leben, nicht aber die Methode der Beweisführung des ganzen Absatzes zur Entscheidung der Frage, warum „nur die Weibchen Nachahmer sind“, die nämlich unter anderem behauptet, daß „die Männchen bei den Schmetterlingen in bedeutender Überzahl auftreten“. Ich führe hiergegen nur die Beobachtungen von M. Standfuß [39] p. 192] über die Geschlechtsverteilung von 32176 gezogenen Schmetterlingen an, nach denen „das Zahlenverhältnis erstens ein sehr konstantes ist, und zweitens auf je 100 weibliche Individuen etwa 105 bis 107 männliche betragen wird“; mit diesen Ergebnissen decken sich im wesentlichen die meiner Untersuchungen an annähernd 9000 Individuen.

Doch bin ich hiermit bereits in eine Polemik geraten, die ich abbrechen möchte, wenn sie sich auch sowohl hinsichtlich des betrachteten besonderen Falles, wieder Mimikryhypothese im allgemeinen und ihrer selektionstheoretischen Begründung noch weit fortsetzen ließe. Denn es ist selbstverständlich, daß sich die Schwierigkeiten, an denen die Selektionstheorie ganz allgemein leidet, auch auf die Mimikryhypothese, und zwar zum Teil in erhöhtem Maße erstrecken. Es sind das hier vornehmlich: Unrichtigkeit der behaupteten Richtungslosigkeit individueller Abweichungen (vgl. auch die vorliegende Ausführung); Unmöglichkeit eines Nutzens von „dem ungeübten Auge ganz unkenntlichen Abänderungen“ [40] p. 50] im Daseinskampfe und eines Erfassens solcher Abänderungen durch die natürliche Auslese (vgl. auch Abb. 28!); Unfähigkeit der Erhaltung selbst erblicher, individueller Abänderungen bei Kreuzungen mit der Stammform oder anderen Variationen, wenn nicht aus konstitutionellen Ursachen [vgl. 4)]; Undenkbarkeit, daß während des Heranwachsens der Jugendstadien (Metamorphose) gerade die begünstigten Imagines gerettet werden, da sie unter ganz abweichenden biologischen Verhältnissen leben; erhöhte Unfaßbarkeit, wie gleichzeitig völlig unabhängige Charaktere (z. B. Färbungsabstufungen, Zeichnungselemente, Flügelform . . .) zu einer Gesamtwirkung von der Selektion vereinigt werden können; im *merope*-Falle potenzierte Unmöglichkeit, daß sich

39) Standfuß, M.: „Handbuch der paläarktischen Großschmetterlinge für Forscher und Sammler.“ 8 kol. Taf., 8 Fig., 392 S. Jena, Gust. Fischer. '96.

40) Darwin, Ch.: „Über die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl.“ Übers. v. Victor Carus. VII. Aufl., 578 S. Stuttgart, E. Schweizerbart. '84.

nicht nur „eine dem Männchen ganz ähnliche Weibchenform“ und „vier Haupt-Nachahmungsformen“ [24] p. 108], sondern auch noch „lokal genau mitmachende Übergänge“ [24] p. 107] auf dem Wege der Naturauslese ausbilden sollen, abgesehen davon, daß man nicht einzusehen vermag, warum nicht schon eine dieser ihrem Modell „in der Tat aufs täuschendste gleichenden“ Weibchenformen [24] p. 107] für die Erhaltung der Art genügt hat. Ich muß aber die Ausführung dieser und verwandter Streitpunkte auf eine andere Gelegenheit verschieben.

Mir lag vor allem daran darzutun, daß sich die Färbungsverhältnisse des *Pap. merope* Cram. auf Grund allgemeinsten Erscheinungen in der Entwicklung von Zeichnung und Grundfarbe und ohne jede auf dem Boden der Selektionstheorie schwebende Hypothese begreifen lassen, frei von jenen Undenkbarkeiten, um deren Glaubensfähigkeit, weil einer mühsamen, kritischen Betrachtung überhebend, man die Anhänger dieser Hypothesen beneiden möchte. Solche kritischen Arbeiten im Anschlusse an konkrete Beispiele erachte ich als nächste Aufgabe der Wissenschaft, um in diesen Fragen zu einem Fortschritte, zu einer berechtigten Erkenntnis von der Bedeutung der Selektion zu gelangen, die meines Erachtens nur eine negative Wirkung durch Ausmerzen der schwächeren Individuen haben kann, also eine Wirkung, welche dem Begriffe der Selektionstheorie Darwins, dem Auswählen des „Besten aus dem Überfluß des Lebens“ [41] p. 47], durchaus nicht entspricht. Die bisher vielfach geübte Methode eines ganz allgemeinen Gegen„beweises“ gegen die Mimikryhypothese wird zu einem Ziele kaum führen. Von wenigen Fällen abgesehen, (z. B. Konvergenz-[Nachahmungs-]Erscheinungen von Tieren an getrennten Örtlichkeiten) ist es allgemein nicht leicht möglich, einen Anhänger der Mimikryhypothese in Verlegenheit zu setzen; 40 Jahre reichlicher Gedankenarbeit zugunsten der als richtig prästabilierten Hypothese haben eine Fülle von Auswegen geschaffen, wie das folgende kurze Schema über die Färbungsverhältnisse der Insekten erläutern mag:

I. Färbungsübereinstimmung im allgemeinen. A. Form ohne irgendwie ausgesprochene Beziehungen. Je nachdem die matte Färbung grünlich, grau oder mehr bräunlich gestimmt ist, schützende Ähnlichkeit mit Gras und Laub, Erde oder Rinde; der nähere Färbungston und Zeichnungseigentümlichkeiten gewähren die bequeme Möglichkeit näherer Beziehungen (Schutzfärbung). Sind die so ausgezeichneten Tiere „genießbar“, handelt es sich um 1. passive Schutzfärbung (Mimikry), um dem Auge der Feinde zu entgehen; sind sie „ungenießbar“, um 2. aktive oder aggressive, zu dem Zwecke, sich ungesehen der Beute nähern zu können. B. Form, sich mehr oder minder der anderer Objekte nähernd, und zwar 1. leblosen oder pflanzlichen (Blättern, Stengeln, abgebrochenen Zweigen u. a.), wie bei I A 1 u. 2 als passive und aktive Mimikry s. lat. zu unterscheiden; 2. anderen Tieren (derselben oder einer anderen Insektenordnung) ähnelnd [a] beide Formen „genießbar“, vielleicht derselben Familie angehörig: keine Mimikry (sondern Konvergenzerscheinung). a<sup>1</sup>) „genießbar“ und „ungenießbare“ Form, erstere in bezug auf die letztere mimetisch (*Pap. merope* Cram.), echte Mimikry; b) beide Formen „ungenießbar“, von Fr. Müller erklärt als eine „mimetische Assekuranz-Gesellschaft“ [24] p. 127]. II. Keine Färbungsübereinstimmung;

<sup>41</sup>) Braasch, A. H.: „Der Wahrheitsgehalt des Darwinismus.“ 182 S. Weimar, H. Böhlau Nchfl. '03.



grell abstechende Farben. A. Bei beiden Geschlechtern. Wenn ungenießbar, sind es 1. „Warnfarben“, damit sich die Feinde nicht erst ihren Magen verderben; wenn genießbar, liegen 2. „Schreckfarben“ vor, welche die Verfolger namentlich bei plötzlicher Entfaltung verblüffen sollen. B. 1. Nur beim männlichen Geschlecht: Aus der Bevorzugung bunter Farben der ♂♂ seitens der „auslesenden“ ♀♀ entstandene „Schmuckfarben“. 2. Nur beim weiblichen Geschlecht: Selten vorkommend, allgemeine Erklärung vacat. C. Um diese lebenserhaltende Wirksamkeit noch zu erhöhen, kommen auch Kombinationen dieser Eigentümlichkeiten vor, so bei zahlreichen Hemipteren ausgesprochene Schutzfärbung, verbunden mit einer durch „Stinkdrüsen“ hervorgerufenen Ungenießbarkeit. Die Mimikryhypothese [als eine „reine Hypothese“, nicht aber Theorie bezeichnet sie auch Chr. Aurivillius!<sup>42)</sup>] erscheint demnach wie ein Maulwurfsbau, mit zahlreichen Auswegen, aber ohne ausreichende Festigkeit; jeder einzelne Bestandteil derselben ist ebenso bröckelig wie das Erdgefüge dieses Baues.

Schon im ersten Studiensemester<sup>43)</sup> wandte ich mich, gestützt auf die „richtungslosen“ Beobachtungen der früheren Jahre, in scharfer Weise gegen eine populär-anthropomorphe Darstellung der Mimikryhypothese. Ich gelangte dann zu einer höheren Einschätzung ihres Inhaltes, um nunmehr, nachdem ich wiederum um Jahre freier, auf die eigene Kritik gestellter Beobachtungen gereift bin, zur ganzen Schärfe meiner ersten unbeeinflussten Auffassung zurückzukehren. Es ist mir hiermit wenigstens zuletzt ergangen wie H. Th. Eimer, dessen Entwicklung M. von Linden [<sup>10)</sup> p. 222] zutreffend so charakterisiert: „Solange Eimer noch an die Wirksamkeit der Auslese bei der Gestaltung der organischen Formen glaubte, suchte er das Spiel des Zufalls bei der Entwicklung der Zeichnung dadurch auszuschalten, daß er die drei Haupttypen der Zeichnung als Anpassung an die in den geologischen Perioden sich folgenden Vegetationsformen betrachtete . . . Unbefriedigt durch diese noch auf Darwin'sche Anschauung gegründete Theorie, sah sich auch Eimer veranlaßt, mehr und mehr konstitutionelle Ursachen in den Vordergrund zu stellen.“ Das ist es eben: die Darwin'sche Theorie erscheint als subjektives Fürwahrhalten, das sich selbst über die Lücken des schwankenden Hypothesenbodens, dem auch immer von neuem aufgestellte Hypothesen keine Sicherheit gewähren können, mit Unrichtigkeiten oder höchst zweifelhaften Voraussetzungen hinwegtäuscht.

Die „Mimikry“-Erscheinungen des *Papilio merope* Cram., jenes „mit der Selektionstheorie in schönstem Einklange stehenden Beispiels“, glaube ich auf natürlichere Art erklärt zu haben, als es die mit den unmöglichsten Hypothesen arbeitende Mimikryhypothese auf dem Boden der Selektionstheorie vermag, ohne hiermit dem berüchtigten „Zufall“ in die Hände gefallen zu sein. Eine vorurteilsfreiere Selbstkritik auf seiten der Darwinianer tut not; sie hat aber bereits begonnen, ihre Kreise zu ziehen, die fraglos weitere Ausdehnung gewinnen werden. Der nüchterne Verstand fängt an, sich mit den übernommenen wissenschaftlichen Glaubenssätzen kraftvoll zu befassen; dieser allein wird Klarheit in diese Fragen bringen, soweit uns eine solche zugänglich sein wird, und ihm empfehle ich meine Darstellung zur Beurteilung.

<sup>42)</sup> Aurivillius, Chr.: „*Rhopalocera Aethiopica*.“ 6 kol. Taf., 41 Fig., 561 S. Stockholm, P. A. Norstedt & Söner. '98.

<sup>43)</sup> Schröder, Chr.: „Mimikry oder nicht?“ „Entom. Zeitschr.“ (Guben), No. 10/11. '92.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://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. 281-297](#)