

ZEITSCHRIFT DER WIENER ENTOMOLOGISCHEN GESELLSCHAFT

29. Jahrgang

Wien, 15. Mai 1944

Nr. 5

Mitgliedsbeitrag: Jährlich RM 10.—; bei Zahlungen nach dem 31. März sind 33 Rpf mehr zu entrichten. — **Zahlungen** auf das Konto Postsparkassenamt Wien Nr. 58.792, Wiener Entomologische Gesellschaft. — **Briefe, Bücher, Zeitschriften, Anfragen** wegen Zustellung der Zeitschrift sowie sonstige Anfragen (mit Rückporto) sende man an Herrn Architekt Witburg Metzky, Wien 1, Stubenring 16. — **Manuskripte und Besprechungsexemplare** an Schriftwalter Herrn Hans Reisser, Wien 1, Rathausstr. 11. — Die Autoren erhalten 50 Separata kostenlos, weitere gegen Kostenersatz. **Einzelne Hefte** — auch zum allfälligen Ersatz verlorener — werden nach Maßgabe des Restvorrates zum Preise von RM 1.— einschließlich Porto abgegeben.

Inhalt: Heikertinger: Schmetterlingsmimikry. S. 129. — Leinwather: *Daphnis nerii* L. S. 141. — Lének: *Boarmia hybr. nov. pseudoselenaria* Lének. S. 141. — Gelpke: *Larentia caesiata* Schiff. der deutschen Mittelgebirge. S. 145. — Skala: *Minen* aus Westrußland. S. 150. — Silbernagel: Schmetterlinge von Ochrid. S. 153. — Gradl: *Scioptera tenella* Spr. in Vorarlberg. S. 156. — Grabe: Kleinschmetterlinge Westfalens. S. 158. — Dr. O. Meder †. S. 160. — **Literaturreferat** S. 160. — **Mitgliederliste** S. 160.

Das Problem der Schmetterlingsmimikry - und seine Lösung.¹⁾

Von Franz Heikertinger, Wien.

(Mit 7 Tafeln und 4 Abbildungen.)

I. Das Werden der Hypothese und ihre Rolle in den großen Problemen der Biologie.

Das Thema „Mimikry“ ist so umfangreich, daß es unmöglich ist, im Rahmen einer einzigen Vortragsstunde oder einer räumlich beschränkten Abhandlung ein zureichendes Bild des gesamten Problemkreises zu geben. Gerade das aber wäre die notwendige Voraussetzung für das volle Verständnis der Rolle, die die Mimikry im Streit der wissenschaftlichen Meinungen gespielt hat, einer Rolle, die hauptsächlich in ihrer Verknüpfung mit den größten Werdeproblemen der Biologie, mit der Frage nach der Entstehung der Arten und ihrer Farbkleider gelegen ist.

Ich kann daher, ehe ich auf das im Titel gekennzeichnete engere Thema eingehe, nur einen ganz kurzen Blick auf die Beziehungen des Mimikryproblems zu jenen großen Werdeproblemen

¹⁾ Nach einem am 11. Februar 1944 im Rahmen der Veranstaltungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in der Universität Wien gehaltenen Vortrag, der für den Druck etwas abgeändert und erweitert worden ist. — Ich leiste der Einladung der Leitung dieser Zeitschrift, den Inhalt meines Vortrages hier zu veröffentlichen, um so lieber Folge, als mir hiedurch Gelegenheit geboten wird, meine bislang zumeist in allgemein-biologischen Zeitschriften veröffentlichten Untersuchungsergebnisse in zusammengefaßter Darstellung weiteren, besonders lepidopterologisch interessierten Kreisen zugänglich zu machen, und damit zur endlichen Bereinigung dieser belangreichen, immer noch nicht ganz zur Ruhe gelangten Fragen beizutragen.

werfen, kann nur in knappen Strichen zeigen, wo und wie die Kritik eingesetzt hat, und wie ich schließlich dazu gelangt bin, an Stelle der unbrauchbaren Erklärungsversuche der Hypothesen einfache, natürliche Erklärungen zu setzen.

Als erstes wäre die Frage zu beantworten: Wer hat die Mimikryhypothese aufgestellt und in welchem Sinne hat er sie aufgestellt?

Im Jahre 1859, im Geburtsjahr von Darwins weltbewegendem Hauptwerk, ist der englische Forscher Henry Walter Bates von einem elfjährigen Sammelaufenthalt am Amazonasstrom zurückgekehrt und hat über Anregung Darwins eine ausführliche Reisebeschreibung veröffentlicht. In dieser, eingehender aber noch in einer Arbeit über die Schmetterlingsgruppe der Heliconiden des Amazonastales, findet sich die erstmalige Darstellung dieser Hypothese²⁾.

Unter dem Begriff „*Heliconidae*“ faßt Bates mehrere heute getrennte Schmetterlingsgruppen zusammen: erstens die „danaoiden Heliconiden“, wie er sie nennt, die heutigen Lycoreinen und Ithomiinen (Neotropinen) umfassend, und zweitens die „acraeoiden Heliconiden“, die heutigen Heliconiinen. Alle diese Gruppen zeigen in Habitus, Färbung und Zeichnung weitgehende Ähnlichkeiten. Diese Ähnlichkeiten als Problem aufzugreifen, fand Bates jedoch keine Veranlassung; die natürliche Verwandtschaft dieser Gruppen untereinander ließ das Auftreten von Parallelismen hinreichend verständlich erscheinen. Zu einem Problem wurden die Ähnlichkeiten erst dann, als Bates feststellte, daß sich unter den Ähnlichkeitspartnern vereinzelt auch Tiere aus einer anderen, mit den Heliconiden nicht näher verwandten Schmetterlingsgruppe befanden. Es waren dies Arten der Gattung *Leptalis*, wie er sie bezeichnete, heute *Dismorphia*, als Untergruppe Dismorphiinen zur Familie der Pieriden gestellt. Über die Berechtigung dieser Zuteilung zu den Pieriden wird im folgenden noch gesprochen werden.

Bates legte sich die Frage vor: Wie sind diese auffälligen Ähnlichkeiten nicht verwandter Tiere zu erklären?

Es war nur natürlich, daß Bates der Erscheinung jene Ideen nahebrachte, die damals neu waren und die gesamte wissenschaftliche Welt bewegten: die Ideen vom Kampf ums Dasein und der Auslese des Bestausgestatteten. Und er argumentierte folgendermaßen:

Die Heliconiden — es handelt sich bei Bates fast durchwegs um Ithomiinen, nicht um Heliconiinen heutigen Sinnes — sind häufige Tiere; sie tragen ein auffälliges Kleid, verbergen sich nicht; sie fliegen langsam, zeigen keine Scheu. Sie geben

²⁾ Contributions to an Insect Fauna of the Amazon Valley. *Lepidoptera: Heliconidae*. Trans. Linn. Soc. London, XXIII, 1862, 495—562, pl. 53, 56.

mithin eine leichte Beute für ihre Feinde ab. Nun aber stehen alle Tiere im unerbittlichen Daseinskampf, sind umgeben von Feinden; nur jene vermögen siegreich aus diesem Kampf hervorzugehen, die sich wirksam gegen ihre Feinde zu verteidigen oder zu schützen wissen. Aus der Häufigkeit der Heliconiden ergibt sich nun mit zwingender Logik, daß sie ein wirksames Schutzmittel gegen ihre Feinde besitzen müssen; sie wären längst untergegangen im Daseinskampf, wenn sie es nicht besäßen. Welcher Art dieses Schutzmittel ist, weiß Bates nicht zu sagen. Nur in Form vorsichtiger Vermutungen erwähnt er, daß sie unschmackhaft für Insektenfeinde sein könnten. Einige von ihnen besitzen ausstülpbare Drüsen nahe dem After; es sei bekannt, daß ähnliche Organe bei anderen Insekten (Carabiden, Staphyliniden) übelriechende Flüssigkeiten oder Gase absondern, die als Schutz der Art dienen³⁾.

Und nun schließt Bates, wieder in typisch konditionaler Fassung, weiter: „Wenn sie ihr blühendes Gedeihen diesen Ursachen verdanken, dann wird es verständlich sein, weshalb die Leptaliden, deren geringe Individuenzahl minder geschützte

³⁾ Ich habe die Darlegungen Bates' nach seiner Originalarbeit ausführlich und unter teilweise wörtlicher Anführung wiedergegeben im ersten Teil einer Artikelreihe: „Welchen Quellen entspringen die biologischen Trachthypothesen? I. H. W. Bates.“ Zool. Anz. 53, 1921, 287—298. Erwähnt sei, daß sich die Annahme von einem „Ekelgeruch“ der Heliconiden (weitesten Sinnes) bei Untersuchung als nicht zutreffend herausgestellt hat. So sagt Fritz Müller, einer der Hauptverfechter und Ausbauer der Mimikryhypothese, nach eigenen Erfahrungen in Brasilien, von den Ithomiinen: „... doch hat man bei ihnen, so viel ich weiß, einen widerlichen Geruch noch nicht wahrgenommen; der Geruch, den die Duftpinself der Männchen verbreiten, ist meist sehr schwach und nichts weniger als unangenehm, vielmehr vanille- oder rosenähnlich... So haben wir also zahlreichen Nachahmern als Vorbild dienende Arten ohne für uns erkennbare Widrigkeit.“ Und als Fußnote hierzu fügt er bei: „Woher rührt wohl die von Professor Delboeuf (Kosmos, Bd. II, S. 106) angeführte Angabe, daß ‚die Heliconiden‘ (es handelt sich a. a. O. nicht um *Heliconius*, sondern um *Ithomia!*), wenn sie in Gefahr kommen, eine ekelerregende Flüssigkeit aussondern, welche sie zum unangenehmsten aller Nahrungsmittel macht? — Wahrscheinlich entfloß sie der Feder eines jener zahlreichen Nachbeter von Bates und Wallace, die die bahnbrechenden Arbeiten dieser unübertrefflichen Beobachter... bis zur völligen Platttheit breit treten und dabei glauben, durch Übertreibung und eigene Zutat dem oft aufgewärmten Gerichte neue Würze geben zu müssen.“ — Dies schreibt kein Kritiker, sondern einer der wärmsten Verteidiger der Hypothesen (Kosmos III, 1879, 105).

Und ein anderer, geradezu leidenschaftlicher Verfechter der Mimikry, E. Study, sagt von Arten der Ithomiinengattung *Tithorea*: „Sie haben aber, nach A. Schultze, der jedes gefangene Stück daraufhin untersucht hat, nur einen ganz schwachen, nicht einmal unangenehmen Geruch.“ (Zool. Jahrb. 42, 1926, 430.)

Schließlich sei noch bemerkt, daß auch die Meinung von einer Schutzwirkung der für den Menschen tatsächlich widerlich stinkenden Sekrete der Carabiden, Staphyliniden, Silphiden, Tenebrioniden usw. unzutreffend ist. Wie durch Mageninhalts- und Exkrementenuntersuchung reichlich erwiesen ist, bilden die genannten Käfergruppen eine Hauptnahrung an der Erde jagender Wirbeltiere, insbesondere Vögel.

Lebensbedingungen verrät, sich in ihr Kleid hüllen, um auf diese Art an ihrer Immunität teilzunehmen.“⁴⁾

Nochmals betont Bates die bedingte Fassung: „Es ist nicht unberechtigt, anzunehmen, daß manche Arten von insektenfressenden Tieren genommen werden, während andere, in ihrer Gesellschaft fliegende, verschmäht werden. Ich konnte mich infolge der außerordentlichen Seltenheit der Lepetaliden allerdings nicht an Ort und Stelle überzeugen, daß diese auf solche Weise ausgelesen würden. . . . Alles, was wir sagen können, ist, daß einige Arten durch ihre große Häufigkeit im Falterstadium zeigen, daß sie während dieser Zeit, ehe sie ihre Art fortgepflanzt haben, sich durch irgendwelche Mittel einer Immunität gegen tatsächliche Verfolgung erfreuen, und daß es daher ein Vorteil für andere, nicht so glückliche, auch in anderer Weise nicht geschützte Arten sein muß, wenn sie jenen so ähnlich werden, daß sie mit ihnen verwechselt werden.“

Auf diese Vermutungen wird das ganze Gebäude der Mimikryhypothese gegründet; und an dieser Begründung hat sich auch in den darauffolgenden Jahrzehnten nichts Wesentliches geändert. Wir, in der experimentellen Richtung der Zoologie aufgewachsen, können dies nur verstehen, indem wir uns auf den damaligen Standpunkt der unbedingten Gültigkeit des Daseinskampfgedankens stellen. Aus ihm ergibt sich klar, daß die Ithomiinen ein Schutzmittel besitzen müssen; sonst könnten sie nicht da sein. Das genüge als Nachweis; zu ergründen, wo dieses Schutzmittel lag, war eine Sache von sekundärer Wichtigkeit, deren Erörterung Zeit hatte. Der Hauptbeweis war vermeintlich erbracht.

Und in Verfolgung des dargelegten Gedankenganges ergibt sich weiter von selbst nach der Darwinschen Selektionshypothese: Wenn dem so ist, dann muß der Schutz natürlich um so größer, vollkommener sein, je größer, vollkommener die Ähnlichkeit ist. Es werden daher von den „Nachahmern“ stets die allerähnlichsten die größte Aussicht haben, tatsächlich mit Ithomiinen verwechselt zu werden und an deren Geschütztsein teilzuhaben. Es werden daher ständig die allerähnlichsten Formen ausgelesen. Diese vererben ihre günstigen Besonderheiten auf ihre Nachkommen, aus denen wieder die Bestausgestatteten ausgelesen werden; und so wird die Ähnlichkeit Schritt für Schritt zu den heute vorliegenden Vollkommenheiten emporgesteigert. Darin liegt der Leitgedanke und das Wesen der von Bates geschaffenen Mimikryhypothese.

⁴⁾ Sperrdruckhervorhebung hier und im folgenden von mir. — Es ist der Gegenschluß zu beachten: Geringe Individuenzahl zeigt geringes Geschütztsein an.

Dies erhellt einwandfrei aus Bates' eigenen Worten (S. 512): „Dieses Prinzip (welches die Ähnlichkeiten hervorruft) kann kein anderes sein als natürliche Zuchtwahl und die auslesenden Faktoren insektenfressende Tiere, welche jene Abänderungen oder Varietäten, welche nicht hinreichend Ithomien ähnelten, um sie zu täuschen, allmählich ausrotteten.“

Und weiter: „Wenn eine mimetische Art variiert, werden einige ihrer Varietäten mehr oder minder getreue Abbilder der nachgeahmten Objekte sein. . . . Die minder vollkommeneren Grade der Ähnlichkeit werden Generation um Generation ausge- merzt und nur die anderen bleiben übrig, um ihre Art fortzu- pflanzen.“

Zwei Tatsachen wollen wir aus dem Dargelegten besonders ins Gedächtnis nehmen. Erstens: Bates führt nicht nur Ähnlich- keitstatsachen vor; er sucht auch die Frage nach ihrem Nutzen und vermittelt des Nutzens die Frage nach ihrem Entstehen zu lösen. Er verwendet hierzu die Auslesehypothese Darwins. Es liegt klar: Die Mimikryhypothese ist von allem Anfang an als selektionistische Hypothese aufgestellt worden. Das ist eine primäre Verknüpfung, die wir nie vergessen dürfen. Es geht nicht mehr um die Ähnlich- keit zweier Tagfalter, sondern um die großen, allgemeinen Pro- bleme des Werdens der Tiertrachten im Wege der natürlichen Auslese.

Und zweitens: Tatsachenerfahrungen zur Sicherung der Grundannahme, daß die betreffenden Tiere scharf in zwei Gruppen zerfallen: in „ekelhaft“ schmeckende „Modelle“ und in wohl- schmeckende „Nachahmer“, und daß die „Feinde“ dementspre- chend handelten, solche Tatsachenerfahrungen fehlen völlig. Alles ist Annahme, Vermutung; alle Fassungen sind konditional: Wenn . . . , dann . . .

Bates hat späterhin nichts mehr über Mimikry ge- schrieben; ja, es scheint fast, als sei er der stürmischen Weiter- entwicklung seines Gedankens einigermaßen skeptisch gegenüber- gestanden. Dafür hat die Schar seiner Nachfolger die konditionale Fassung seiner Vermutungen völlig abgestreift. Binnen wenigen Jahren hat die Mimikryhypothese alles Bedingte, Hypothetische verloren und wurde wie eine längst gesicherte Gewißheit abge- handelt. Obwohl keinerlei wirklich beweiskräftige Tatsachen- erfahrungen hinzugetreten waren — unbestimmte anekdotische Gelegenheitserinnerungen und dergleichen zählen kaum im Ernst —, wurde von diesen Faltergruppen glattweg behauptet, daß sie: „ . . . weder je ein Vogel, noch eine Spinne, noch eine Eidechse, noch ein Affe anrühre, obgleich diese Tiere andere Schmetterlinge fressen. Der Grund ist einfach der, daß sie zur Nahrung nicht tauglich sind, indem ihre Säfte einen pene-

tranten Geruch und Geschmack haben, vor welchem alle Tiere sich durchaus ekeln.“⁵⁾)

So standen die Dinge, bis andere Forscher, allen voran der Engländer E. B. Poulton und seine Schule; endlich dem von Kritikern erhobenen Ruf nach exakten Beobachtungen und Versuchen wenigstens teilweise Rechnung trugen. Auf Anregung Poultons wurden von Offizieren und Beamten in den britischen Kolonien Erfahrungen gesammelt und — vorwiegend in den Jahrzehnten um die Jahrhundertwende und zumeist in den *Transactions of the Entomological Society of London* — veröffentlicht. Viel schätzenswertes Material wurde hiebei geliefert, das bei objektiver Verarbeitung recht wohl einiges Licht in die Fragen bringt. Leider muß sachlich festgestellt werden, daß die Verarbeitung und Ausdeutung nicht objektiv erfolgte. Poulton, selbst ein Fanatiker des Mimikry- und Selektionsgedankens, hatte seine Gewährsmänner mit seinem Geiste erfüllt und sie hinausgesandt nicht mit dem Auftrag, zu untersuchen, ob die Tatsachen mit den Voraussetzungen in Übereinstimmung stehen, sondern mit dem Wunsch, zu zeigen, daß diese für unbedingt sicher gehaltenen Voraussetzungen in den Tatsachen voll erfüllt sind. Und das sind grundverschiedene Dinge, die in der Art der Beobachtungsberichte und Versuchstellungen zum Ausdruck kommen. Die Ergebnisse unterzog Poulton schließlich einer Deutung in seinem Sinne, wobei er das den Voraussetzungen Widersprechende mit Hilfshypothesen zuweilen recht abenteuerlicher Art hinwegphilosophierte und zu rechtbog. Ich habe dieses im Interesse einer wirklichen sachlichen Klärung der Angelegenheit bedauerliche Vorgehen andernorts näher beleuchtet.

Ein Wort muß noch darüber gesagt werden, warum gerade die Mimikryhypothese — und die Tiertrachthypothesen im allgemeinen — eine so hohe Bewertung gefunden haben, warum so heiß und erbittert um ihr Aufrechtbleiben gekämpft wurde. Die Ursache liegt eben in der oben angedeuteten Verknüpfung mit den großen Werdeproblemen. Man schied in den ersten Zeiten des Kampfes nicht klar und scharf genug die zwei Teile in Darwins Gedankenbau: die *Deszendenztheorie* oder *Abstammungslehre*, die heute längst durchgedrungen ist und

⁵⁾ Man vergleiche hiemit die weiter oben in einer Fußnote zitierten ablehnenden Worte Fritz Müllers. Aber Fritz Müller irrt, wenn er diese maßlos übertreibende Darstellung der Dinge nur kritiklosen Nachbetern von Bates und Wallace zuschreibt. Die oben zitierten Sätze rühren von A. R. Wallace selbst her, der sie ein Jahr vor Fritz Müller niederschrieb. (*The Colours of Animals and Plants*. Macmillans Mag. u. Amer. Natural. XI, 1878.)

Von demselben Wallace, der 1870 die Wartrachthypothese aufgestellt hatte, die eigentlich die logische Voraussetzung der Mimikryhypothese und in dieser enthalten ist, und der später gestand: „Damals war noch kein Versuch, keine Beobachtung über diesen Gegenstand gemacht...“ (*Der Darwinismus*, deutsch von D. Brauns, 1891, 360).

von fast allen Naturkundigen anerkannt wird, und den Erklärungsversuch des Zustandekommens der verschiedenen Tiergestalten und ihrer „Zweckmäßigkeiten“, die Selektions- oder Auslesehypothese, der man anfangs eine ebenso hohe Wichtigkeit beimaß, deren Geltung aber Schritt für Schritt zurückging und die schließlich von vielen Forschern zur Gänze abgelehnt wurde. Aus der Überwertung der Selektionshypothese, aus der irrigen Anschauung, mit ihr stehe und falle auch der Deszendenzgedanke, erklärt sich das zähe Festhalten an ihr, das Nichtbeachten der Gegenbeweise. Man könnte nun der Meinung sein, ein so allgemeines Werdeprinzip, wie es die natürliche Auslese der Theorie nach sein sollte, müsse an allen Erscheinungen tierischer Gestaltung anschaulich demonstriert werden können. Dem ist aber nicht so. Es gibt, seltsamerweise, nicht viele Erscheinungen am Tierkörper, deren Entstehen sich durch Auslese des Zweckmäßigsten aus völlig ungerichteten Variationen wirklich anschaulich und überzeugungskräftig glaubhaft machen läßt. Zu diesen wenigen gehören in erster Linie die „Schutztrachten“. Daß grüne Grastiere, graubraune Bodentiere, fahlgelbe Wüstentiere und weiße Polartiere dadurch zustandegekommen sein könnten, daß alle anders und damit auffälliger gefärbten Formen von ihren Feinden eher gesehen und daher ausgemerzt worden wären, das leuchtet schließlich auch einem Laiengenüt ein. Nahn man aber diese Beispiele an, so mußte man auch für die in der Natur kaum minder zahlreichen auffälligen Grellfärbungen eine Erklärung im Rahmen der Hypothesen finden. Diese Erklärung bot die Warntrachthypothese — grellfarbige Tiere schmecken schlecht, ihre Grellfärbung warnt den erfahrenen Feind vor dem Angriff — und die auf ihr beruhende Mimikryhypothese, die den Schutz durch Feindwarnung auch auf den Nachahmer ausdehnt. Wollte man also die so anschaulichen Schutztrachten aufrechterhalten, so mußte man gezwungenermaßen auch die Warntracht und die Mimikry aufrechterhalten; andernfalls wären diese letzteren zu einem zerstörenden Widerspruch gegen die Schutztrachtlehre geworden. Alle diese Lehren zusammen bildeten also, um es zeitgemäß auszudrücken, einen Brückenkopf des extremen Selektionismus, und dies erklärt zur Genüge, warum er mit allen Mitteln erbittert verteidigt wurde⁶⁾. Der Einsichtige weiß allerdings, daß dieser Brückenkopf für die längst sieghafte Deszendenzlehre heute ohne jede Bedeutung ist und unter der Wucht der entgegenstehenden Tatsachen ohne Schaden aufgegeben werden kann. Die Großtat Darwins, die Begründung der Deszendenzlehre, wird davon nicht berührt.

Ich habe damit, allerdings nur in skizzierenden Strichen, das Werden der Mimikryhypothese und ihre große Rolle in den Problemen des Werdens der Organismen aufgezeigt. Ich wende mich nun der Kritik zu.

⁶⁾ Selektionisten wie Wallace, Weismann, Poulton u. a. haben sich in großem Ausmaß auf diese Erscheinungen gestützt.

II. Kritik der Hypothese.

1. Begriffsfassung und Terminologie. — Der Stockwerkbau der Hypothese.

So viel über Mimikry auch geschrieben worden war, so fehlte es doch zur Zeit, da ich mich mit diesen Problemen zu beschäftigen begann — es liegt dies immerhin mehr als ein Vierteljahrhundert zurück —, völlig an einer gründlichen logischen Durcharbeitung und unterscheidenden Gruppierung des Stoffes, insbesondere an einer klaren, eindeutigen Terminologie. Klare Worte für klare Begriffe sind aber bei einem so vielseitigen und so strittigen Stoffe die unbedingte Voraussetzung zur Gewinnung wirklicher Einsichten. Wird alles Mögliche als „Mimikry“ bezeichnet, wie dies in der Tat üblich war, dann ist ein hoffnungsloses Aneinandervorbeireden der Parteien nicht zu vermeiden. Ich habe daher als erstes eine übersichtliche kritische Unterscheidung der in Betracht kommenden Erscheinungen vorgenommen; hiebei habe ich für das nicht ganz bezeichnende Wort „Färbung“ (Schutzfärbung, Warnfärbung usw.) das Wort „Tracht“ in Gebrauch genommen, das auch gestaltliche Eigenschaften umfaßt⁷⁾. Die Fülle der Erscheinungen habe ich zerlegt in **Unauffällige Trachten**, deren Prinzip Unbeachtetbleiben und deren Träger genießbar und wehrlos ist, und in **Auffällige Trachten**, deren Prinzip Beachtetwerden, Erkennt- oder Verkanntwerden ist, und deren Träger — sofern es sich nicht um „Nachahmer“ handelt — als ungenießbar oder wehrhaft gilt. Zu ersteren gehören die verschiedenen verbergenden „Schutztrachten“, die in „Umgebungs-tracht“ (Übereinstimmung mit dem Allgemeingebilde der Umgebung) und in „Mimese“ (Ähnlichkeit mit Einzeldingen der Umgebung, gleichgültig, ob es sich hiebei um einen leblosen Gegenstand, einen Pflanzenteil oder ein anderes — doch stets ein unbeachtet bleibendes — Tier handelt) geteilt werden. Zu den Auffälligkeitstrachten gehören die befremdenden oder erschreckenden Trachten (**Ungewohnttracht** und **Schrecktracht**), ferner die warnenden Trachten (**Warntracht**, **Gemeinsame Warntracht**, bekannt unter dem nicht treffenden Namen **Fritz Müllersche Mimikry**, und die nachgeahmte Warntracht oder echte Mimikry); sodann schließlich die beirrenden und anlockenden Trachten. Es kann hier nicht weiter auf Einzelheiten und genaue Definitionen eingegangen werden.

Betont muß eines werden: Alle diese Trachten sind mehr oder minder ausschließlich hypothetische Konstruktionen. Was den Erfahrungstatsachen standhält, sind lediglich zwei Trachterscheinungen: die verbergenden Trachten

⁷⁾ Exakte Begriffsfassung und Terminologie im Problem der Mimikry und verwandter Erscheinungen. Zeitschr. wiss. Ins.-Biol. 15 (24). 1919, 57—65; 1920, 162—174.

und die befremdenden Trachten. Es ist möglich, daß die ersteren in einem gewissen Ausmaß, das allerdings erst erfahrungsgemäß ermittelt werden müßte, ihrem Träger gegenüber manchen Feinden von Nutzen sein können. Ja, in diesem, dem einzigen Falle ist sogar eine Auslese-, bzw. Ausmerzungs Wirkung zwanglos denkbar, indem auffälligere Formen, die früher im gleichen Gelände vorhanden waren, ausgerottet worden sein könnten. Doch müßte alles das fallweise genau untersucht werden. Die befremdenden Trachten sind im Vogelversuch nachweisbar: Was dem Vogel neu und unbekannt ist, erregt sein Mißtrauen, kann ihn, wenigstens für einige Zeit, vom Angriff abhalten. Sobald jedoch Gewöhnung eintritt, und dies geschieht im Regelfalle bald, verliert sich diese Wirkung völlig und das Tier wird verzehrt. Ein dauernder Nutzen ergibt sich hieraus nicht.

Als wichtig für das hier behandelte Thema ist hervorzuheben: der wissenschaftliche Terminus „Mimikry“ wird streng auf die nachgeahmte Warntracht, d. i. die täuschende Ähnlichkeit eines genießbaren und wehrlosen Tieres mit einem auffällig gefärbten, warnfarbigen, geschützten Tiere eingeschränkt. Diese Einschränkung ist überdies schon früher von anderen Autoren durchgeführt worden.

Wichtig für unsere Frage ist ferner die Klärung dessen, was innerhalb dieses engen Begriffsrahmens als „Mimikry“ bezeichnet werden darf und was nicht. Mehr als einmal ist es mir geschehen, daß Entomologen, denen meine kritische Einstellung bekannt war, mich von der tatsächlichen Existenz der Mimikry dadurch zu überzeugen versuchten, daß sie Sammlungsladen herbeiholten und mir mehr oder minder — zum Teil auch wirklich verblüffend — ähnliche Falter vorwiesen. Sie waren sehr erstaunt und sicherlich etwas enttäuscht, als ich ihnen bedeutete, daß dies wohl schöne und unleugbare Ähnlichkeiten, aber noch keine Mimikryfälle im Sinne der wissenschaftlichen Mimikryhypothese seien, eben jener Hypothese, um die allein der Streit gehe. Das wird ganz klar an Hand einer einfachen graphischen Darstellung, die ich anbei gebe.

III. (oberstes, genetisches) Stockwerk

Entstehung

Werdehypothesen
(selektionistisch)

Kritik der
Werdehypothesen

II. (mittleres, ökologisches) Stockwerk

Nutzen

Nützlichkeitsdeutungen
der Tiertrachten

Untersuchung
der Feinde

I. (unterstes, morphologisches) Stockwerk

Erscheinung

Einfache Darstellung
der Erscheinungen
(Ähnlichkeiten usw.)

Prüfende Beurteilung
der Erscheinungen lediglich
auf ihr Vorhandensein

Es ist hiebei der Vergleich mit den Stockwerken eines Gebäudes gewählt, der auch insoferne treffend ist, als kein höheres Stockwerk ohne feste Begründung des oder der darunter befindlichen denkbar ist. Fällt ein unteres, so fallen alle darüber befindlichen mit ihm. Diese Tatsache ist wichtig zur richtigen Beurteilung der Auswirkungen der Kritik in den einzelnen Stockwerken. Jedes Stockwerk ist in eine unkritisch-hypothetische (linke) und eine kritische (experimentelle, rechte) Seite geteilt.

Das erste, unterste Stockwerk ist lediglich der Darstellung der bloßen Erscheinung, der Ähnlichkeitstatsache an sich, wie das Menschenauge sie sieht und beurteilt, vorbehalten. Ob diese Erscheinung von irgendwelchem Nutzen für den Träger ist und wie sie entstanden sein könnte, diese Fragen werden in diesem Stockwerk noch nicht gestellt, ja sie sind hier streng zu vermeiden. Es ist klar, daß eine Veröffentlichung, die in dieses Stockwerk fällt, reichlich und womöglich farbig illustriert sein soll, damit der Leser von der Schönheit der behaupteten Ähnlichkeiten anschaulich überzeugt werde⁹⁾. Eine Kritik wird sich auf die Beurteilung beschränken, ob eine solche Ähnlichkeit für das Menschenauge wirklich vorhanden ist; sie wird also hier so gut wie keine Rolle spielen. Denn niemand, auch nicht der streng kritisch Eingestellte, wird das Vorhandensein sehr schöner, hochgradiger Ähnlichkeiten leugnen. Der Verfasser einer Veröffentlichung in diesem Stockwerk wird sich jedoch darüber klar sein müssen, daß er damit weder ein wissenschaftliches Problem aufgestellt noch eine Problemlösung versucht oder gegeben hat.

Soll wissenschaftliche Klarheit herrschen, so darf die bloße Erscheinung auf keinen Fall schon als „Mimikry“ bezeichnet werden, wie solches im Alltagsgebrauch leider gang und gäbe ist. Die einzig richtige Bezeichnung ist „Ähnlichkeit“. Wird auch dieser Begriff „Mimikry“ genannt, dann liegt es nahe, daß wir nie darüber ins Klare kommen können, ob es „Mimikry“ wirklich gibt oder nicht. Der eine wird überzeugt sein, „Mimikry“ sei eine hundertfach bewiesene Tatsache und wird nicht begreifen können, wie dies von einem sehenden Menschen angezweifelt werden könne. Er wird

⁹⁾ Veröffentlichungen, die sich mit der Kritik der ökologischen und logischen Voraussetzungen der Hypothese befassen, können des Bilderschmucks entbehren, und es ist unlogisch, von ihnen einen solchen zu verlangen.

eben Begriff I, die bloße Ähnlichkeit, im Auge haben. Der andere wird behaupten, Mimikry sei eine Hypothese, für deren Geltung alle ökologischen und logischen Voraussetzungen fehlen, und er wird damit den Begriff III meinen. Sie werden hoffnungslos aneinander vorbei sprechen. Es muß strenge daran festgehalten werden: **Bloße Ähnlichkeit ist noch keine Mimikry in wissenschaftlichem Sinne.**

Diese Festlegung ist insoferne von Wichtigkeit, als es in den letzten Jahrzehnten Mode geworden ist, eine unbestimmte, ausweichende Haltung einzunehmen. Die Bedrängnis, in der die selektionistische Mimikryhypothese durch die sachliche Kritik geraten ist, hat manche Autoren, die einerseits auf den verlockend schönen Stoff nicht verzichten wollten, andererseits aber keine Gegen Gründe gegen die Kritik vorzubringen wußten und jeder Polemik ausweichen wollten, zu der Erklärung veranlaßt, sie wollten die Dinge vorführen, ohne die Frage nach dem tatsächlichen Nutzen und der Art der Entstehung überhaupt zu berühren, insbesondere aber ohne die Selektion als Werdeursache hinzustellen. Dagegen wäre nichts einzuwenden, wenn sich aus der allgemeinen Haltung mancher dieser Arbeiten nicht klar genug erkennen ließe, daß ihr Endzweck doch darin besteht, die schöne „Mimikry“ durch eine Hintertür wieder in ihr Märchenschloß einzuführen.

Wenn in solchen Arbeiten die bloße Ähnlichkeit als „Mimikry“ bezeichnet ist, wird die Fiktion, es sei mit ihnen das Dasein von „Mimikry“ tatsachengemäß erwiesen, in der eben gekennzeichneten Weise irreführend nahegelegt. Wer bloße Ähnlichkeitstatsachen vorführt und sich hiebei von allen Erklärungsversuchen fern hält, der muß sich bewußt sein, daß seine Tätigkeit kaum viel höher gewertet werden kann als eine müßige Spielerei mit hübschen Dingen. Nur wenige, gründlich vergleichend abgefaßte Arbeiten bilden eine Ausnahme hiervon. Auf keinen Fall aber liegt eine solche Arbeit im Rahmen der klassischen Mimikryhypothese, um die allein der Streit der wissenschaftlichen Meinungen entbrannt war.

In dem Augenblicke, da die Erscheinung mit einem Nutzen in Verbindung gebracht wird, tritt die Angelegenheit ins Stockwerk II. Und in diesem Augenblicke wird auch ein Problem gestellt, ein Problem, das einer erfahrungsmäßigen Lösung mit Beobachtung und Versuch zugänglich ist, das der experimentellen Behandlung nicht nur offen steht, sondern eine solche sogar verlangt. Das Problem ist ein rein ökologisches: Feststellung des tatsächlichen Verhaltens der Feinde.

Im obersten dritten Stockwerk endlich wird die Entstehung durch den Nutzen abgehandelt, in jener Weise, wie sie oben bei der Besprechung von Bates' Gedankengängen angedeutet worden ist. Dieses Stockwerk ist das gene-tische. Die kritische Behandlung ist nicht mehr experimentell-

sachlich, sondern rein logisch, wobei allerdings stets in konkreter Anschaulichkeit von den tatsächlich im Freiland vorliegenden Verhältnissen ausgegangen werden muß und nicht mit allgemein gefaßten, schablonenhaften Abstraktionen gearbeitet werden darf, wie dies leider in größtem Ausmaß geschehen ist.

Es soll nun kurz dargelegt werden, wie die Kritik in den Stockwerken II und III angreift. Das Stockwerk I bietet, wie gesagt, kaum Anlaß zu kritischen Bemänglungen.

2. Die ökologische Kritik im Stockwerk II.

Die Kritik im Stockwerk II stellt zunächst ein maßloses Überwiegen üppiger Vermutungen ohne zulängliche Tatsachengrundlagen fest. Sie verzeichnet mit Verwunderung die oft kaum glaubliche Genügsamkeit der Hypothesenbauer und -Ausbauer in dieser Hinsicht. Sie fordert als notwendige exakte Grundlage aller weiteren Erörterungen eine unvoreingenommene, gründliche Untersuchung des wirklichen Verhaltens der Feinde.

Welches sind die Feinde der Tagfalter und wie heißen sie? Ist der Gesamtbefall der Tagfalter groß oder gering? Sind die angeblichen Modelle wirklich geschützt, werden sie wirklich nicht gejagt und gefressen? Sind die Nachahmer wirklich begehrt? — Das alles kann und muß tatsächengemäß festgestellt werden, ehe man über diese Dinge weiter debattiert.

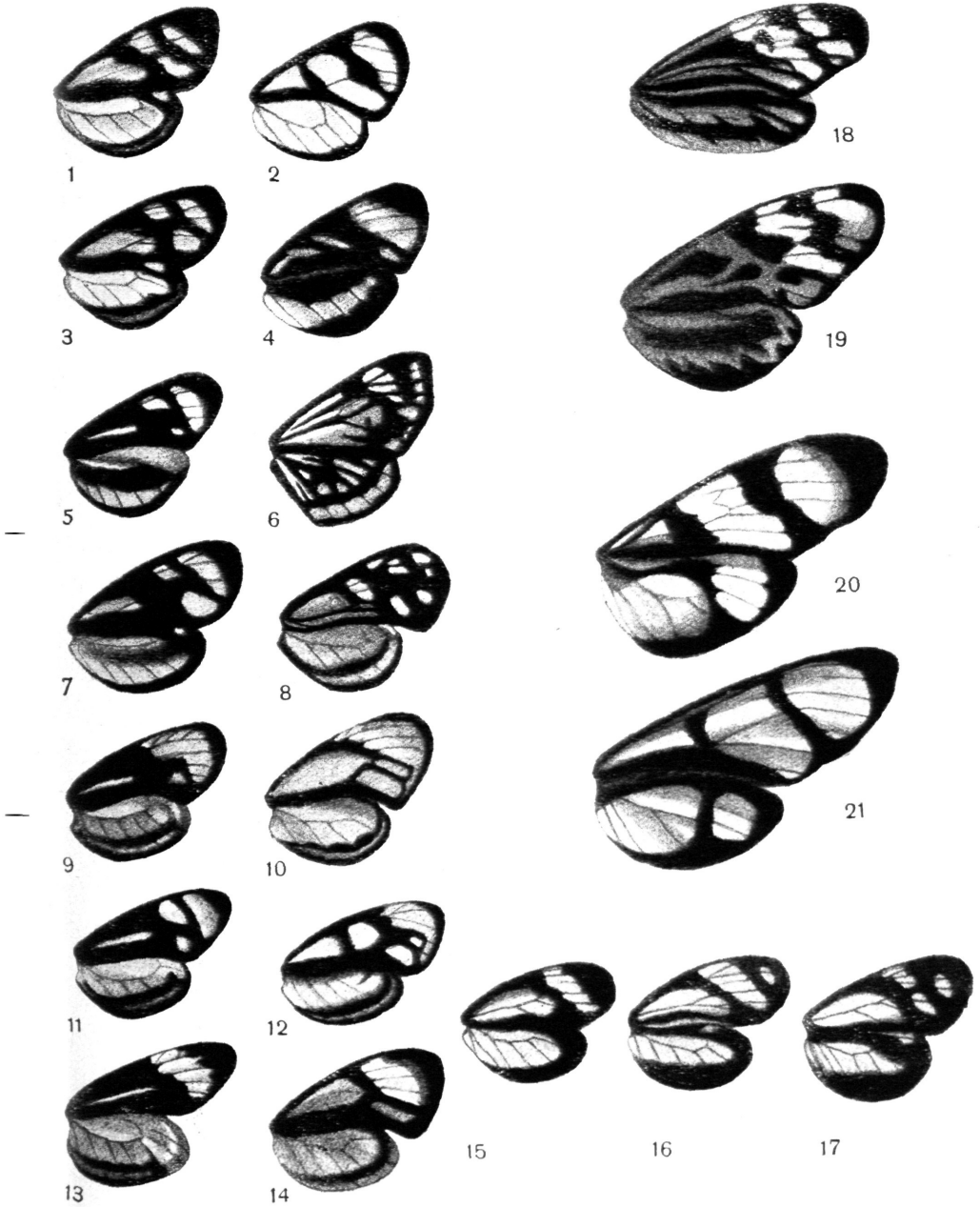
Zur Untersuchung der Feinde stehen drei Wege offen: 1. Beobachtung im Freileben. — 2. Versuch mit dem gefangenen Tier. — 3. Untersuchung von Mageninhalt usw. im Freiland erlegter Tiere.

1. Die Beobachtung ist ein einwandfrei beweiskräftiger, aber nur selten in größerem Ausmaß gangbarer Weg. Der jagende Vogel läßt den Beobachter ja nur selten nahe genug herankommen, um die Art der aufgenommenen Beutestücke genau erkennen zu können. Nur ein Allgemeinurteil über den Befall der Tagfalter läßt sich fällen und dieses lautet, den Beobachtungen in allen Erdteilen entsprechend: Tagfalter sind keine begehrte Vogelbeute, sie werden von den Vögeln nicht in größerem Ausmaß gejagt⁹⁾. Das ist ohneweiters verständlich. Denn sie sind schwierig zu fangen und geben magere Bissen ab, an denen die großen, sparrigen, staubigen, schwer zu entfernenden Flügel überdies sehr stören. Für Vögel, die beim Fraß nicht ihre Beine zu Hilfe nehmen, ist ein größerer Tagfalter kaum zu bewältigen. (Fortsetzung folgt.)

⁹⁾ Hieran ändert sich auch nichts, wenn von mimikryverteidigender Seite Einzelfälle von Vogelangriffen auf Tagfalter zusammengetragen werden. Ich habe dieser Frage eine besondere Abhandlung gewidmet und diese Fälle als Ausnahmen von der Regel, bedingt durch besondere Verhältnisse, nachgewiesen. (Werden die Tagfalter von Vögeln gejagt? *Biolog. Zentralbl.* 56, 1936, 463—494; 57, 1937, 2—21.)

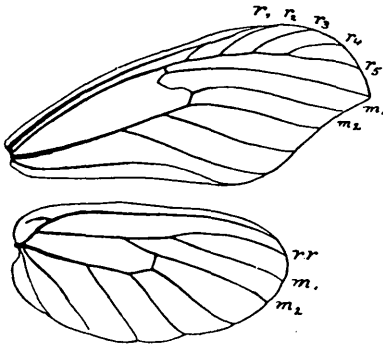
Zum Aufsatz:

Heikertinger: „Das Problem der Schmetterlingsmimikry und seine Lösung.“

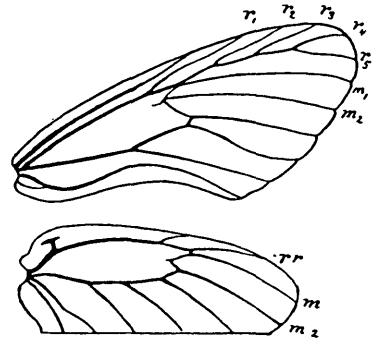


Die Tafelerklärung findet sich im Text des Aufsatzes und am Schluß desselben.

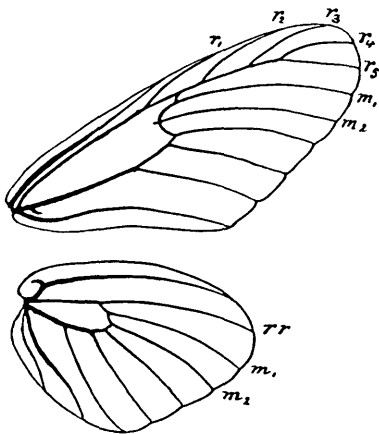
Helkertinger: „Das Problem der Schmetterlingsmimikry und seine Lösung.“



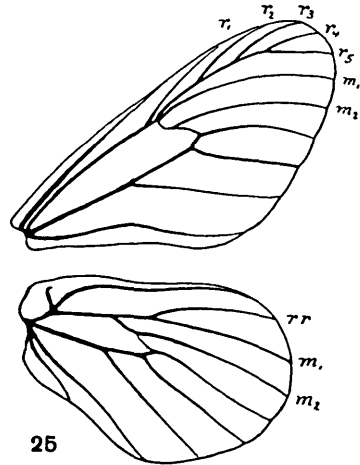
22



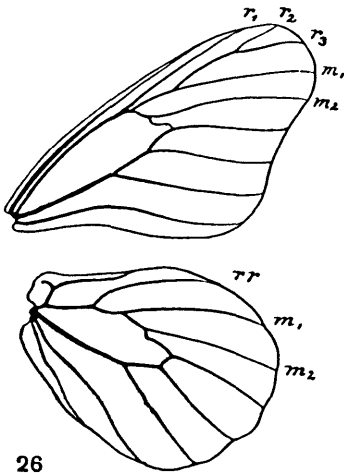
23



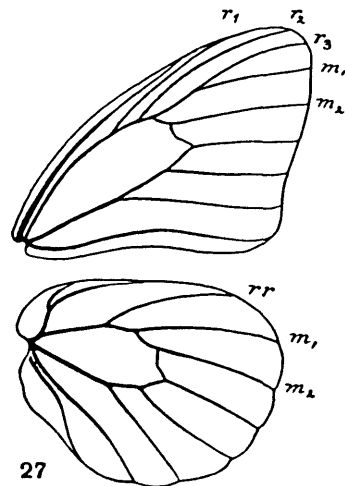
24



25



26

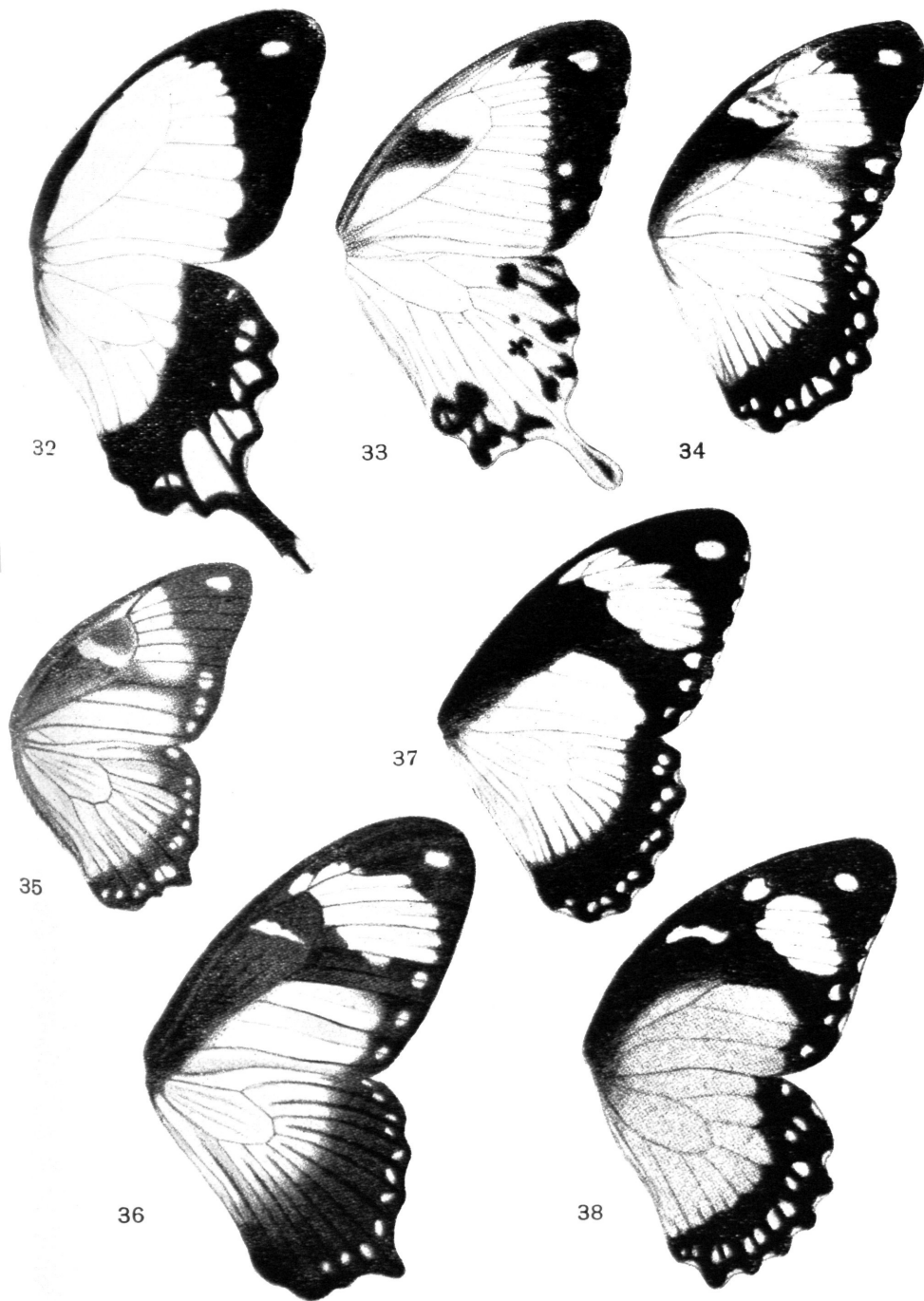


27

Die Tafelerklärung findet sich im Text des Aufsatzes und am Schluß desselben.

Zum Aufsatz:

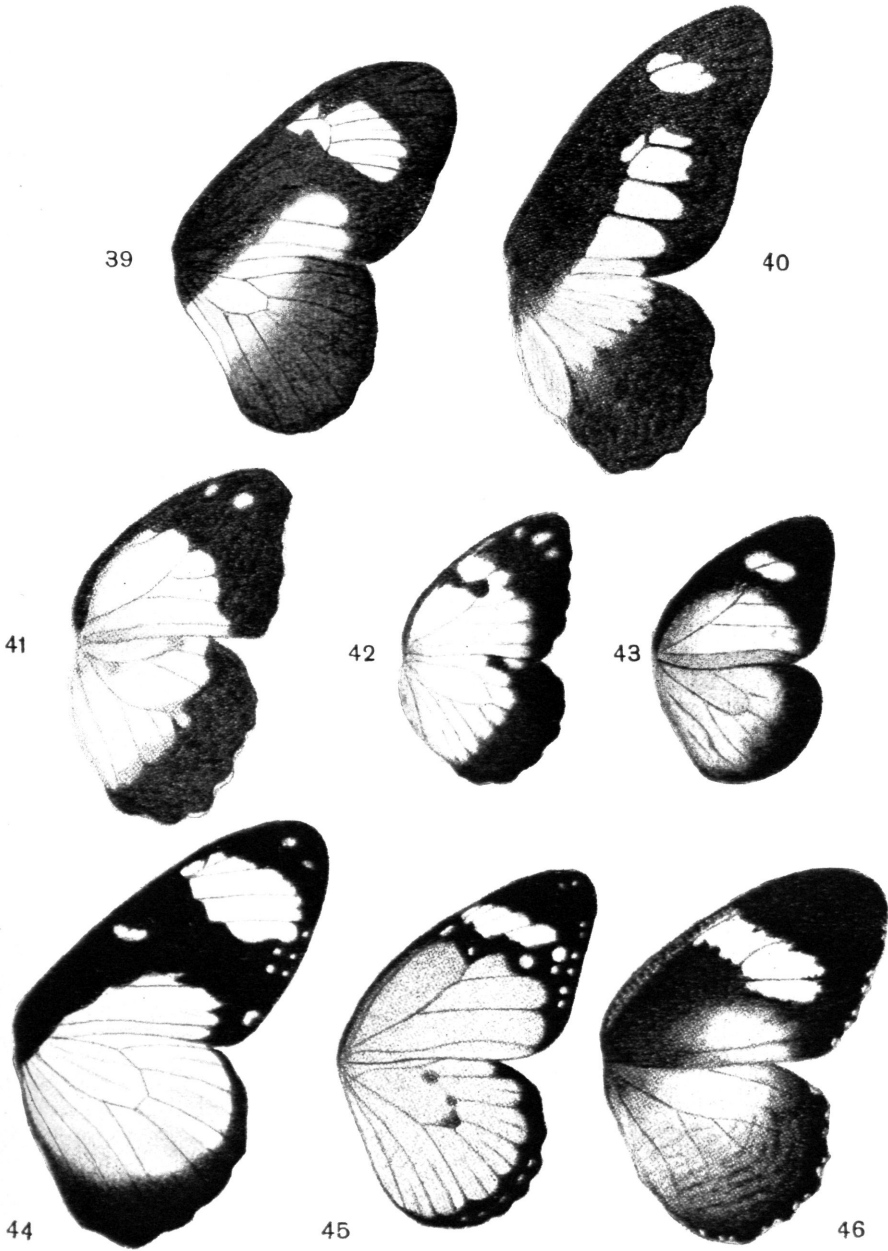
Heikertinger: „Das Problem der Schmetterlingsmimikry und seine Lösung.“



Die Tafelerklärung findet sich im Text des Aufsatzes und am Schluß desselben.

Zum Aufsatz:

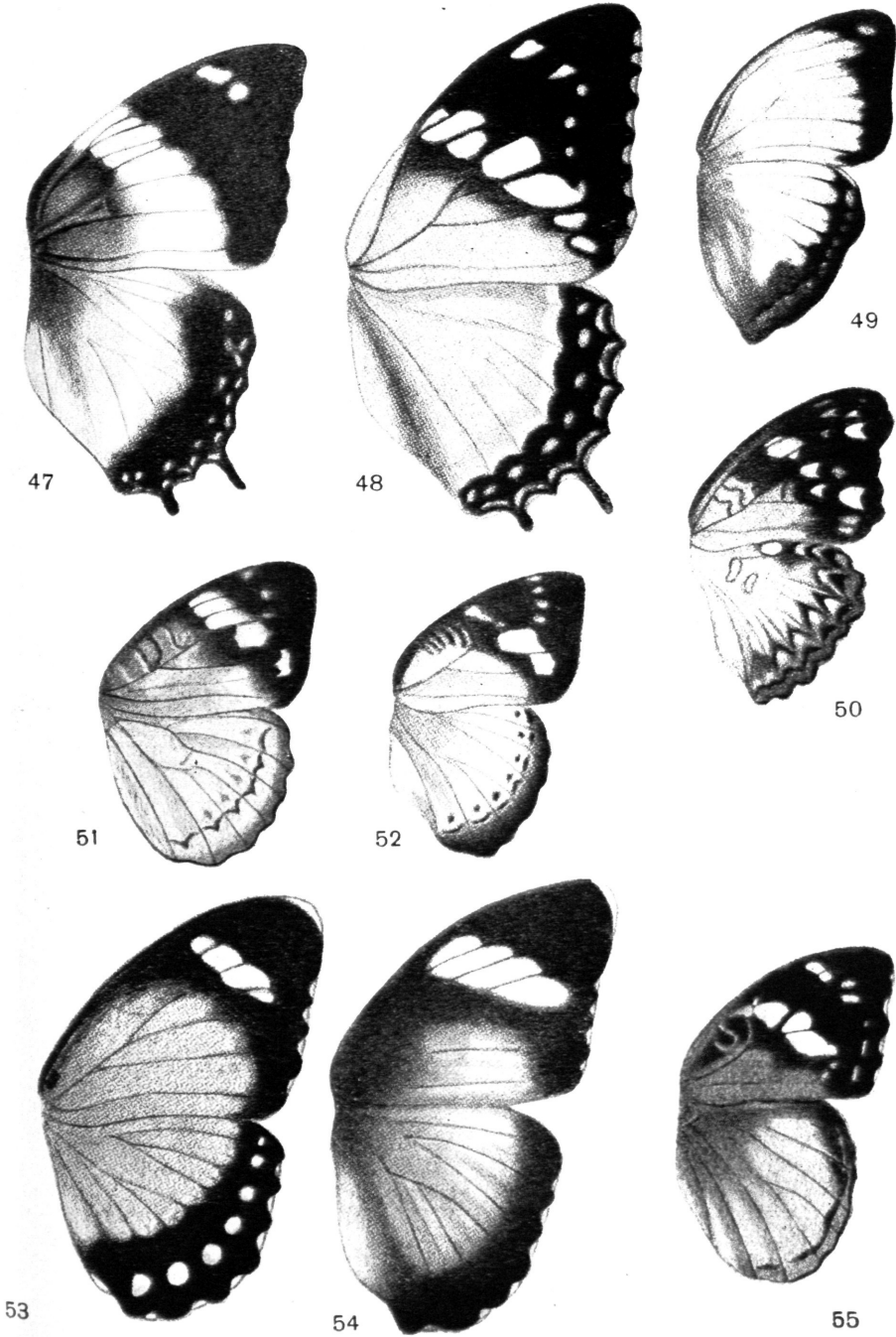
Heikertinger: „Das Problem der Schmetterlingsmimikry und seine Lösung.“



Die Tafelerklärung findet sich im Text des Aufsatzes und am Schluß desselben.

Zum Aufsatz:

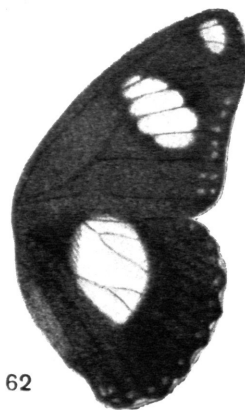
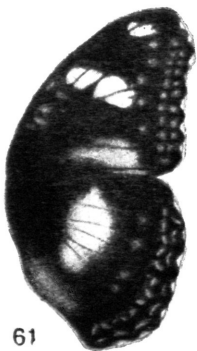
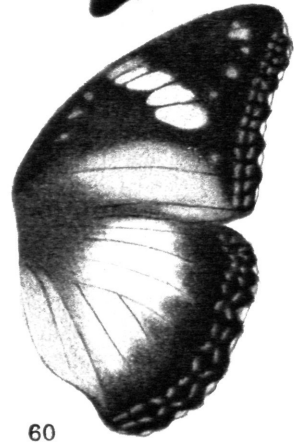
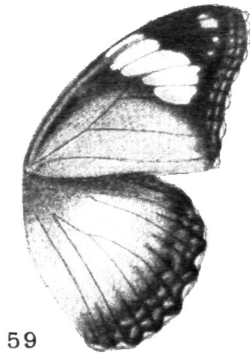
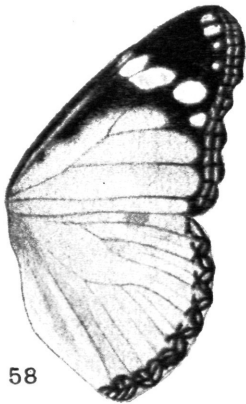
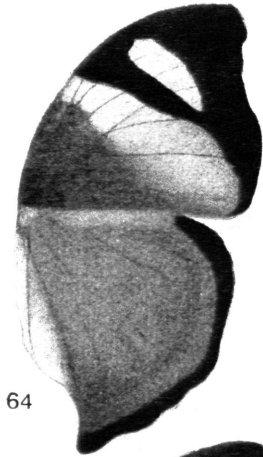
Heikertinger: „Das Problem der Schmetterlingsmimikry und seine Lösung.“



Die Tafelerklärung findet sich im Text des Aufsatzes und am Schluß desselben.

Zum Aufsatz:

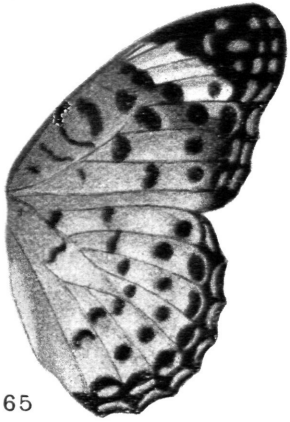
Heikertinger: „Das Problem der Schmetterlingsmimikry und seine Lösung.“



Die Tafelerklärung findet sich im Text des Aufsatzes und am Schluß desselben.

Zum Aufsatz:

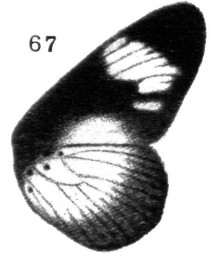
Heikertinger: „Das Problem der Schmetterlingsmimikry und seine Lösung.“



65



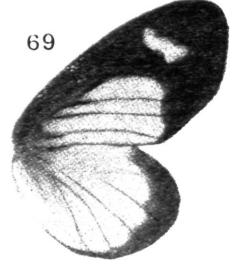
66



67



68



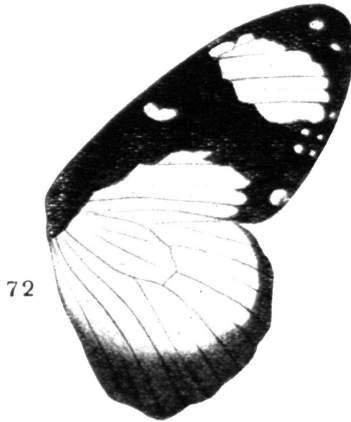
69



70



71



72



73



74



75



76

Die Tafelerklärung findet sich im Text des Aufsatzes und am Schluß desselben.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1944

Band/Volume: [29](#)

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

Artikel/Article: [Das Problem der Schmetterlingsmimikry und seine Lösung.
Tafel 5-11. 129-140](#)