zoons außerordentlich lange erhalten bleibt. Es handelt sich hierbei um Vorgänge, die entweder ausschließlich oder besonders häufig bei den Arthropoden unter den wirbellosen Tieren beobachtet worden sind. Diese Feststellung scheint mir insofern nicht überflüssig zu sein, als für die Zugehörigkeit der Linguatuliden zu den Arthropoden bis jetzt eigentlich nur ihre quergestreifte Muskulatur angeführt werden kann. Ob die Körperanhänge der ersten Larve tatsächlich gegliederte Extremitäten sind, konnte bis jetzt nicht mit Sicherheit festgestellt werden.

Literatur.

1) Carnoy, J. B., La cytodiérèse chez les Arthropodes. 1885.
2) Henking, H., Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. I. Das Ei von *Pieris brassicae* L. Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. 49. 1890.
3) —— Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. 54. 1892.
4) Hoffmann, R. W., Über Zellplatten und Zellplattenrudimente. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 63. 1898.
5) Korschelt, E., Über Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei *Ophryotrocha puerilis*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 60. 1895.
6) Leuckart, R., Bau und Entwicklungsgeschichte der Pentastomen. Leipzig u. Heidelberg 1860.
7) Nachtsheim, H., Cytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene. Arch. f. Zellf. Bd. XI. 1913.
8) Platner, G., Die erste Entwicklung befruchteter und parthenogenetischer Eier von *Liparis dispar*. Biol. Centralblatt Bd. 8. 1888.
9) Seiler, J., Über das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren. Nebst einem Beitrag zur Eireifung, Samenreifung und Befruchtung. Arch. f. Zellf. Bd. 13. 1915.

4. Welchen Quellen entspringen die biologischen Trachthypothesen?

Von Franz Heikertinger, Wien.

Eingeg. 17. November 1921.

IV. Roland Trimen.

Roland Trimen ist der dritte von den Begründern der Mimikryhypothese. Bates behandelte die Schmetterlinge Südamerikas, Wallace jene des Malaiischen Archipels, Trimen führt die Mimikry der Schmetterlinge Afrikas vor. Unter diesen den allbekannt und berühmt gewordenen Fall der Weibchen des *Papilio dardanus* (*merope*). Gleich den erstgenannten Forschern hat Trimen selbst Jahre in den Heimatländern seiner Studienobjekte verbracht, ist also gleich jenen ein Berufener zur Behandlung des Themas. Seine Arbeit ist betitelt: On some remarkable Mimetic Analogies among African Butterflies, und erschien in den Transactions of the Linnean Society of London vol. XXVI. 1869 (vorgelegt wurde die Arbeit 1868), p. 497—522.

Ich übertrage im folgenden alle jene Stellen aus ihr, welche die sachliche Begründung der Mimikryhypothese betreffen, welche zur Aufklärung der Fundamentalfragen, ob und in welchem Grad Tagschmetterlinge Verfolgungen durch Feinde erleiden und ob manche Falterarten verschmäht werden, dienlich sein können. Die bloßen Schilderungen gestaltlicher oder koloristischer Ähnlichkeiten übergehe ich. Mimikry ist ein ökologischer Begriff, der durch die Vorführung noch so zahlreicher und noch so überraschender Ähnlichkeiten nicht gestützt wird.

(Hervorhebungen durch Sperrdruck rühren ausnahmslos von mir her. Die Fußnoten 1 bis 4 stammen von Trimen.)

(S. 498.) »Zweck der vorliegenden Arbeit ist es, einen Bericht über die hervorstechendsten Fälle mimetischer Analogien zu geben, welche bei den Schmetterlingen Afrikas beobachtet wurden, unter besonderer Berücksichtigung jener des südlichen Teiles dieses Kontinents, eines Gebietes, in welchem ich einige Jahre eigner Forschung verbringen durfte.«

»Es ist bemerkenswert, daß die Schmetterlinge, welche Gegenstand der Nachahmung durch andre sind, in der alten wie in der neuen Welt den gleichen Familien angehören. In den wärmeren Teilen der Erde sind die Danaiden und Acraeiden die Gruppen, welche die Modelle liefern, nach welchen mehr oder minder vollkommene Kopien herausgearbeitet wurden. Da dies eine bekannte Tatsache ist, werden wir naturgemäß zur Untersuchung hingeleitet, warum dies so ist, welcher Vorteil durch die große Ähnlichkeit mit den Gliedern dieser Familien erworben wird. Gibt es etwas, das diesen Gruppen eigen ist und darauf hindeutet, daß sie Vorteile vor andern Mitgliedern ihrer Ordnung besitzen? Erscheinen sie durch ihre Anzahl und ihre Lebensgewohnheiten als vorherrschende Formen?«

»Diese Fragen können ohne Umstände bejahend beantwortet werden. Der langsame Flug, die auffälligen Farben, der vollständige Verzicht auf alles Verbergen nicht minder als die große Häufigkeit der Individuen sind Merkmale, welche in nicht mißzuverstehender Art darauf hinweisen, daß diese Schmetterlinge begünstigte Formen sind, welche sich vor ihren Genossen des Vorteils der Immunität erfreuen. Ich glaube, daß Bates (l. c. 510) die hauptsächlichen Ursachen des offenkundigen Sicherseins dieser Insekten richtig erraten hat, nämlich ihre Absonderung eines unangenehmen Geruchs und ihre wahrscheinliche Ekelhaftigkeit für Insektenfresser. Der von Bates für die heliconiden Danaiden angegebene besondere Geruch kommt, wie Wallace mitgeteilt hat, auch den Euploeen der orientalischen Insel-

welt zu; und ich kann bezüglich der afrikanischen Arten von *Danais* und *Acraea* einen ähnlichen Nachweis hinzufügen[1]. Nach *Acraea horta*, einer weit verbreiteten afrikanischen Art, welche ich in größerer Anzahl aus jungen Larven erzogen habe, zu schließen ist dieser unangenehme Geruch nicht nur der Imago allein eigen, sondern haftet dem Insekt durch seine ganze Entwicklung hindurch an; sogar die Puppe strömt ihn aus. Wenn man den Thorax eines *Danais*, einer *Euploea* oder *Acraea* auch nur leicht drückt, tritt fast stets eine helle, gelbe Flüssigkeit, ähnlich jener, welche die Marienkäfer absondern, aus diesem Körperteil, und bei einigen Arten der zwei erstgenannten Gattungen wird ein Paar glänzend gelber, bündelförmiger Anhänge aus dem Ende des Hinterleibes hervorgestülpt[2]. Der eigenartige Geruch scheint hauptsächlich in dieser Flüssigkeit seinen Sitz zu haben, denn er wird merklich stärker bei jedem Austritt derselben. Die meisten Arten von *Danais* und *Acraea* stellen sich tot; außerdem besitzen sie noch ein Verteidigungsmittel, welches, so viel ich weiß, bis jetzt noch nicht erwähnt worden ist, nämlich die große Elastizität ihrer Körperstruktur. Kein Druck auf den Thorax, ausgenommen das völlige Zerquetschen der Gewebe, genügt, um diese Schmetterlinge zu töten oder auch nur zu lähmen, und der Sammler, welcher sie ebenso behandelt wie die Arten andrer Familien, findet seine Sammelschachtel bald von flügelschlagenden Gästen belebt. Die Flügel sind so biegsam, daß es dem Insekt in der Regel gelingt, sie aus der gekreuzten Befestigung mit Nadeln, welche für gewöhnliche Schmetterlinge eine vollkommene Fessel gegen jede Bewegung ist, herauszuziehen, und obgleich die Flügel bei solchen Anstrengungen verbogen und verrenkt werden, habe ich doch niemals einen Bruch der Adern oder der Flügelmembran wahrgenommen; die Organe nehmen ihre natürliche Lage wieder ein, auch wenn sie während einiger Stunden doppelt zusammengebogen wurden. Während ich in Natal sammelte, brachte mir mein sammelnder Kaffer oft zahlreiche Stücke der gemeinsten Arten in seiner Schachtel; und wenn ich mit der Freilassung derselben beschäftigt war, fand ich stets, daß die schlankflügeligen Danaiden und Acraeiden sofort rasch und offensichtlich ohne Mühe fortflogen, sobald sie von den sie haltenden Nadeln befreit waren.

Es ist leicht zu verstehen, wie wichtig diese ungewöhnliche Elastizität des Körpers als Schutzmittel ist. Daß Vögel oder andre

---

[1] Auch *Euploea euphone* von Mauritius gibt, in die Hand genommen, einen starken Geruch von sich.

[2] Bates erwähnt, daß Arten der Gattung *Lycorea* und *Ituna* — heliconide Danaiden — ähnliche ausstülpbare Organe besitzen.

Insektenfresser gelegentlich einen Schmetterling dieser übelriechenden Gruppen fangen werden, ehe sie seine widerwärtigen Eigenschaften erkannt haben, ist keine unwahrscheinliche Annahme, besonders mag solches in Zeiten geschehen, da eine ausnahmsweise Spärlichkeit irgendeines bevorzugten Nahrungsmittels eintritt. Für einen solchen Fall kann sicher angenommen werden, daß für ein Exemplar von *Danais* oder *Acraea* die Aussichten, wenn schon nicht ganz unverletzt, so doch ohne ernstere Beschädigung aus einer Behandlung zu entkommen, die für ein härteres, aber minder elastisches Insekt verhängnisvoll geworden wäre, sehr günstige sind[3].

Ausgedehntere Beobachtung ist nötig, um durch einen positiven Nachweis zu zeigen, daß die Verfolgung der Danaiden und Acraeiden fast gänzlich fehlt, obgleich ihre Häufigkeit schon sehr zugunsten dieser Annahme spricht. Irgendein Einhalt ihres zu starken Anwachsens muß jedenfalls bestehen; dieser ist jedenfalls in den Ichneumoniden zu finden, welche den verschiedenen Arten eigen sind und deren Weibchen anscheinend nicht durch irgendeinen Duft von der Ablage ihrer Eier in die Raupen abgeschreckt werden. Bates teilt mit, daß die heliconiden Danaiden, wenn sie auf Blättern ruhen, »von Eidechsen oder Raubfliegen der Familie der Asiliden, welche man oft auf Schmetterlinge andrer Familien stoßen sieht, nicht belästigt zu werden scheinen«. Ein bekannter Naturforscher hat (im Westminster and Foreign Quaterly Review for July 1867, Artikel 1) eine Beobachtung Belts bekannt gemacht, daß ein Paar Puffvögel, welche von ihm in Brasilien beobachtet wurden, während einer halben Stunde verschiedene Schmetterlinge fingen und zu ihrem Nest brachten, um damit ihre Jungen zu füttern, aber die langsam fliegenden Heliconiden, welche um den Ort in großer Menge flogen, völlig mieden[4]. — Ich habe (Rhopalocera Africae Australis pt. II. p. 335) eine be-

---

[3] Diese Elastizität der Körperstruktur ist nicht auf die hier erwähnten Schmetterlinge beschränkt, sondern ist ein Merkmal vieler Heteroceren und ist besonders ausgeprägt in den Familien der Agaristiden und Zygaeniden. Es ist bemerkenswert, daß die drei südafrikanischen Heteroceren, bei welchen ich diese Eigenschaft am höchsten entwickelt fand, nämlich *Pais decora*, *Eusemia euphemia* und *Glaucopsis formosa*, alle einen starken, aufdringlichen Geruch haben, Tropfen einer weißen oder gelben Flüssigkeit absondern, langsam fliegen, lebhaft gefärbt und häufig sind.

[4] Man hört häufig Zweifel darüber aussprechen, ob Vögel überhaupt Schmetterlinge fressen; hierfür ist nun der eben erwähnte Fall von Bedeutung. Ich sah in England eine Schwalbe eine *Pieris brassicae* jagen, und nie habe ich bestreiten gehört, daß die Ziegenmelker Nachtschmetterlinge fressen. Wenn man aber das Heer der insektenfressenden Vögel in allen (und besonders in den tropischen) Ländern bedenkt, dann wäre es wohl wunderbar, wenn sie den reichlichen Beitrag zur Nahrung, der ihnen von der im allgemeinen wehrlosen Gilde der Schmetterlinge geboten wird, unbeachtet ließen.

langreiche Bemerkung von J. H. Bowker über die Art veröffentlicht, nach welcher *Junonia oenone*, eine Nymphalide, systematisch von einer kleinen Eidechse Kaffrarias erjagt wird. Diese *Junonia* ist ein besonders scheues, bewegliches Insekt und macht ihren Verfolgern sicherlich viel mehr Mühe, sie zu fangen, als die langsamen, trägen, grasliebenden Acraeen desselben Distrikts; dennoch lassen die Eidechsen die letzteren unbehelligt. Bei mehr als einer Gelegenheit habe ich die größeren Libellen Schmetterlinge fangen sehen, sowohl in England als auch in Natal. In beiden Ländern waren Pieriden die Beute; aber in Natal wurden die dort überall häufigen Acraeen zuverlässig vorübergelassen und die beweglicheren Insekten ausgewählt. In der genannten Kolonie sondern verschiedene Arten von Acacia eine klebrige Flüssigkeit ab; die Stellen, wo diese Flüssigkeit frisch aus der Rinde tritt, sind Versammlungsplätze von Insekten aller Ordnungen, welche sich hier einfinden, um an der Flüssigkeit zu saugen. Die größeren Mantiden benutzen diese Versammlungen, um sich reichliche und leichte Beute zu sichern; in der Regel ist eine oder die andre zu sehen in der oder nahe bei der Gruppe von Schmetterlingen, Käfern, Wespen, Ameisen und Fliegen, welche zur Mahlzeit angelockt wurden. So lange irgend etwas zu saugen übrig bleibt, ist kein Mangel an Besuchern, und die *Mantis* mästen sich an reicher Beute. Die von den Fressern, welche Schmetterlinge andern Insekten vorzuziehen scheinen, übriggelassenen Flügel bedecken in kurzer Zeit in auffälliger Weise den Boden oder das Laub unter einem solchen Futterplatz; bei einigen wenigen Gelegenheiten, da ich zufällig an zugängliche Plätze solcher Art geriet, suchte ich unter den Abfällen nach Resten von *Danais* oder *Acraea*, doch vergebens. Es ist nötig, zu erwähnen, daß ich mich nicht entsinnen kann, Schmetterlinge aus einem dieser Genera an solchen Saugplätzen wahrgenommen zu haben; doch die Ausflüsse waren oft in einer Höhe gelegen, die eine sichere Unterscheidung irgendeines (außer eines sehr großen) Insekts ausschloß, und es ist offenbar kein Grund einzusehen, weshalb eine so allgemein geschätzte Flüssigkeit nicht auch diese Schmetterlinge anziehen sollte.

Ich denke, daß die eben vorgebrachten Tatsachen zusammen mit den belangreicheren, über die ich oben berichtet habe, wohl als Stütze der Annahme dienen können, daß die Danaiden und Acraeiden verschont oder doch in hohem Grade vor den Angriffen jener Feinde geschützt sind, denen die Tagfalter im Falterstadium im allgemeinen dauernd ausgesetzt erscheinen. Es gibt viele Beispiele von Schmetterlingen verschiedener Familien, deren große Häufigkeit zeigt, daß sie auf irgendeine Weise Immunität vor Verfolgung

erworben und widrige Umstände überwunden haben; als Gruppen nun sind die Danaiden und Acraeiden überall dort, wo sie auftreten, zweifellos vorherrschend in der Stückzahl, wenn auch nicht in der Artenzahl, und müssen von allen ihrer Ordnung als die am besten ihren Lebensbedingungen angepaßten gelten.«

(S. 503.) »Es ist bemerkenswert, daß die nachahmenden Papiliones, ob sie nun Nachahmer von Danaiden oder Acraeen sind, sehr häufig nur Weibchen sind, während die Männchen der Art in solchen Fällen das normale Aussehen ihrer unmittelbar verwandten Gattungsgenossen beibehalten haben. Unter den Diademae und andern Nymphaliden zeigen im Gegensatz hierzu in der Regel beide Geschlechter, und zwar mit gleicher Vollkommenheit, die Ähnlichkeit mit der nachgeahmten Art. Es scheint hiernach beinah, als benötigten die nachahmenden Nymphaliden einen vollständigeren Schutz als die nachahmenden Papilioniden; und ich finde, daß sie im allgemeinen verhältnismäßig minder zahlreich an Individuen sind als die letzteren.«

(Im weiteren bringt Trimen eine Übersichtstabelle der elf eingehender behandelten Mimetiker und ihrer Modelle, sowie ausführliche Einzelbesprechungen, in denen indes nur mehr von Ähnlichkeiten, nicht aber von Existenzumständen, Feinden oder dgl. die Rede ist.)

Die voranstehenden Übertragungen enthalten alles, was Trimen, der im Triumvirat der Mimikrybegründer den Weltteil Afrika übernommen hatte, über die ökologischen Bedingungen der Mimikryidee auszusagen vermag.

Ich überlasse es auch hier, wie in den vorangegangenen Artikeln, wieder dem selbständigen Urteil des Lesers, zu entscheiden, ob Trimen eine jener festen Tatsachenstützen gebracht hat, deren die Mimikry bedarf, um aus dem Stadium der genialen Idee in das der fundierten Hypothese zu treten. Es wäre zu entscheiden, ob Trimen die starke Verfolgung der Tagfalter Afrikas durch Feinde, insbesondere Vögel, nachgewiesen hat; ob er gezeigt hat, daß diese Feinde zwischen wohlschmeckenden und ekelhaften Schmetterlingen wirklich unterscheiden. Dies sind die tatsachengemäß erweisbaren, nicht spekulativ zu behandelnden Grundlagen der Mimikrylehre.

Überschauen wir, was Trimen tatsächlich bot. Er gab:

1) den Schluß, daß der langsame Flug, die auffälligen Färbungen, der völlige Verzicht auf alles Verbergen und die dennoch gegebene große Häufigkeit darauf hinweisen, daß sich die Danaiden und Acraeiden irgendeiner Immunität erfreuen müßten. Es ist der Schluß Bates' und Wallaces, den wir in den vorangegangenen Artikeln besprochen haben;

2) das Vorhandensein eines für das menschliche Geruchsorgan eigenartigen Duftes bei diesen Tieren;

3) die elastische Widerstandsfähigkeit der Körperhülle und der Flügel bei denselben;

4) Beobachtungen: In England verfolgte eine Schwalbe einen Kohlweißling. — Bowker beobachtete eine kleine Eidechse, die eine Nymphalide erjagte. — Libellen fangen Pieriden, in England ebenso wie in Afrika. — *Mantis* fangen an Baumwunden sitzende Schmetterlinge; unter den Resten ihres Mahles fanden sich keine Flügel von Danaiden und Acraeiden; es wurde indes auch nicht beobachtet, daß jene Schmetterlinge überhaupt Baumwunden besuchten.

Hierzu ist objektiv festzustellen, daß Trimen über jene Tierklasse, deren Intelligenz allein hoch genug wäre, um bei ihr ein zur Herausarbeitung einer mimetischen Ähnlichkeit erforderliches, höchst ausgebildetes Färbungs- und Zeichnungsunterscheidungsvermögen, bzw. -Gedächtnis, vorauszusetzen, nämlich über die Vögel, keinerlei Beobachtung vorlegt[5].

Eidechsen könnten aus ökologischen wie physiologischen Gründen eine Auslese selbst dann nicht halten, wenn sie tatsächlich Danaiden verschmähen würden. Letzteres ist indes nach neueren Beobachtungen keineswegs der Fall (F. Finn, Col. N. Manders, R. C. Punnett, A. Pritchett, E. A. Cockayne u. a.)[6].

Libellen und Mantiden kann jenes Färbungs- und Zeichnungsgedächtnis ohne Nachweis nicht zugeschrieben werden. Zudem jagen Libellen Danaiden: In der schönen zusammenfassenden Arbeit E. B. Poultons[7] sind 16 untersuchte Fälle von Odonatenbeute vorgeführt; hierunter 4 Schmetterlinge, unter diesen ein einziger aus Afrika: die Danaine *Limnas chrysippus*[8] (Natal, G. A. K. Marshall). Poulton stellt in genannter Arbeit fest, daß die Odonaten geradezu mit Vorliebe „specially defended groups of insects" jagen. Bezüglich

---

[5] Die heimatlichen Schwalben verfolgen, wie mir vieljährige, eigens durchgeführte Beobachtungen erwiesen, im Normalfall keine Weißlinge, sondern lassen sie in sehr auffälliger Weise unbeachtet. Gleiche Erfahrungen andrer Forscher (z. B. A. Seitz u. a.) liegen vor. Der Fang eines Weißlings durch eine Schwalbe ist seltener Ausnahmsfall. — Daß die Danaiden und Acraeiden von Vögeln nicht verschmäht werden, erweisen neuere Beobachtungen und Versuche (F. Finn, H. L. Andrewes, Col. J. W. Yerbury, J. C. F. Fryer, Col. N. Manders u. a.).

[6] Nähere Angaben hierüber sollen in einem besonderen Artikel gemacht werden, weshalb ich an dieser Stelle von der Anführung der genauen Zitate Abstand nehme.

[7] Predaceous Insects and their Prey. Trans. Ent. Soc. Lond. 1906. p. 399—401.

[8] *Limnas* (*Danais*) *chrysippus*, einer der bekanntesten, weitest verbreiteten, als geschützt geltenden Schmetterlinge. Wird u. a. von einer Weibchenform des *Papilio dardanus* (*merope*) »nachgeahmt«.

der Mantiden führt Poulton insgesamt 4 Beutebeobachtungen auf; zwei hiervon aus Afrika, eine von diesen zweien betrifft die Acraeine *Acraea horta*[9] (Natal, G. A. K. Marshall). Von den Locustiden sind angeführt 5 Fälle, darunter zwei aus Afrika, beide betreffen die Danaine *Limnas chrysippus* (Rhodesia, G. A. K. Marshall; Transvaal, W. L. Distant). Und Poulton fügt auch hier an, daß die räuberischen Orthopteren offenkundig Feinde von „specially defended" Schmetterlingen seien.

Es dürfte kaum Bezeichnenderes zur objektiven Beurteilung der Trimenschen Annahmen gefunden werden können, als die letztaufgeführten, von warmen Verteidigern des Mimikrygedankens beigebrachten Tatsachen. Der unbefangene Forscher wird die Frage, ob Trimen eine feste Tatsachenstütze zur Mimikryhypothese beigebracht habe, ob er mehr vorgezeigt habe als bloße, allerdings seltsam auffällige, unerklärliche Ähnlichkeiten, nunmehr sachlich beantworten können.

Mit Bates, Wallace und Trimen liegen die Grundfesten der Mimikryhypothese offen. Und damit ist auch die Fundamentalfrage zur Gänze beantwortbar geworden: Ist diese Lehre eine zwingende Folgerung aus empirisch ermittelten Tatsachenreihen, oder ist sie eine auf der Formel des Selectionsprinzips aufgerichtete spekulative Gedankenarbeit? Ist sie wissenschaftlich fundierte Hypothese oder geistvolle Idee zu einer Hypothese?

Fassen wir zum Zweck des Urteils die Unterschiede beider klar:

Die Idee zu einer Hypothese darf mit Voraussetzungen arbeiten, die einer empirischen Untersuchung zugänglich, aber noch nicht empirisch untersucht sind. Eine Hypothese aber, welche die Wissenschaft ein halbes Jahrhundert lang beschäftigt, kann und darf nur auf Voraussetzungen ruhen, die, soweit sie einer empirischen Untersuchung zugänglich sind, auch in vollem Umfang bereits einer solchen Untersuchung unterworfen und als bedingungslos zutreffend erwiesen sind.

Eine Wissenschaft, die Ideen als fertige Hypothesen begrüßte und aufrecht hielte, würde nach Klarheit vergebens ringen.

---

[9] Weiter oben von Trimen als in allen Stadien durch üblen Geruch geschützt erwähnt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zoologischer Anzeiger

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: 54

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

Artikel/Article: Welchen Quellen entspringen die biologischen Trachthypothesen? 177-184