Reflexionen über die Theorie, durch welche der Saison-Dimorphismus bei den Schmetterlingen erklärt wird.

Von

Dr. P. Kramer

in Schleusingen.

Ich werde hier in wenigen Zeilen die merkwürdige Erscheinung besprechen, welche Professor Weismann in seinen Studien zur Descendenzlehre zum Gegenstand einer sehr eingehenden Behandlung gemacht hat, nämlich den Saisondimorphismus der Schmetterlinge. Dabei soll nicht sowohl das thatsächliche Material vermehrt als vielmehr die Theorie der in Betracht kommenden Erscheinungen beurtheilt werden. Eine solche Theorie giebt Prof. Weismann betreffs der Vanessa Levana und der dazugehörigen Sommerform Vanessa Prorsa. Es sei mir erlaubt die Hauptmomente dieser Theorie aus der schönen Schrift Weismann's zu entnehmen. „Vanessa Levana hat zur Eiszeit nur eine einzige Generation im Laufe eines Jahres gehabt. Als das Klima allmählich wärmer wurde, musste ein Zeitpunkt eintreten, in welchem der Sommer so lange dauerte, dass eine zweite Generation sich einschieben konnte. Die Puppen der Levanabrut, welche bisher den langen Winter über im Schlafe zubrachten, um erst im nächsten Sommer als Schmetterling zu erwachen, konnten jetzt noch während desselben Sommers, in dem sie als Räupecchen das Ei verlassen hatten, als Schmetterling umherfliegen und erst die von diesen abgesetzte Brut überwinterte als Puppe. Somit war ein Zustand hergestellt, in welchem die eine Generation unter bedeutend andern klimatischen Verhältnissen

heranwuchs als die zweite.“ „Was nun die Wirkung des Klima's anbetrifft, so wird dieselbe zu vergleichen sein der sogenannten cumulativen Wirkung, welche gewisse Arzneistoffe auf den menschlichen Körper ausüben.“ „Die Wirkungen summiren sich und so kann eine allmähliche Veränderung in Farbe und Zeichnung hervorgebracht werden.“

Um der Sache Schritt für Schritt auf den Grund zu gehen mögen folgende Annahmen gelten, die an sich völlig aller und jeder Discussion entzogen und ganz allgemein gültig sind.

Zur Zeit, als es möglich wurde, dass eine Sommergeneration von Vanessa Levana aufkommen konnte, seien a Individuen vorhanden gewesen, $\frac{a}{2}$ Männchen und $\frac{a}{2}$ Weibchen. Der Vervielfältigungscoefficient sei r , so dass also $\frac{ar}{2}$

Keime angelegt werden. Ist $\frac{t^1}{t}$ der Abnahmecoefficient so gehen $\frac{ar}{2} \cdot \frac{t^1}{t}$ Individuen von dieser Generation zu Grunde, sei es als Eier oder Räumchen oder Puppen, und es bleiben also noch zum Ausschlüpfen bereit $\frac{ar}{2} \cdot \frac{t-t^1}{t}$ Individuen.

Auf diese übt die Sommerwärme ihren Einfluss aus. Wird ausserdem die Annahme gemacht, dass die Anzahl der vorhandenen Thiere sich im Allgemeinen nicht ändere, so wird sich für diese Generation und ebenso für jede andere in entsprechender Weise eine Gleichung bilden lassen, aus welcher, wenn es nöthig wird, gewisse Schlüsse gezogen werden können. Für die weitere Betrachtung ist nun eine Bemerkung Weismann's, die aus Versuchen abstrahirt ist, von grosser Wichtigkeit, nämlich „dass die Individuen in verschiedenem Grade geneigt sind auf solche Einwirkungen (wie Wärme) zu reagiren; dass die Disposition, die gewöhnliche Entwicklungsrichtung aufzugeben, verschieden gross ist bei verschiedenen Individuen“.

Es werde hiernach jedesmal die Anzahl der vorhandenen Individuen in n gleich zahlreiche Gruppen zerlegt, von denen die eine durch die Einwirkung der Wärme während des Verpuppungszustandes eine gewisse, noch so

geringfügige Veränderung der Säftezusammensetzung erfahren möge. Diese Veränderung werde, um überhaupt damit arbeiten zu können, künftig durch α bezeichnet, so dass α die Einheit der Veränderung bedeute. Alsdann werde die Aenderung, die die zweite Gruppe erfährt, durch 2α , die Aenderung, welche die dritte Gruppe erfährt, durch 3α u. s. f. bezeichnet. Es findet gar keine weitere Grössenbestimmung über α statt, so dass auch noch $n\alpha$ eine noch so geringe Aenderung des Chemismus bedeuten kann. Es ist leicht zu übersehen, dass aus den vorhandenen Puppen jedesmal $\frac{a}{2} \cdot r \cdot \frac{t-t^1}{t} \cdot \frac{1}{n}$ Individuen ausschlüpfen, welche irgend einen Grad der Veränderung bereits durch den ersten Sommer erfahren haben.

Zur grösseren Vereinfachung — die aber im Wesentlichen gar nichts ändert — kann die Wintergeneration, da sie keinen hemmenden und keinen fördernden Einfluss auf die Ausbildung der Sommergeneration ausübt (Weismann, Studien I, p. 48), aus der Betrachtung ausgesondert werden, und ich nehme dem entsprechend an, es folge Sommergeneration direkt auf Sommergeneration.

Für die weitere Betrachtung kann man nun mehrere Gesichtspunkte geltend machen, welche die Entwicklung der Sommerform beherrschen. Sie lassen sich in folgende nicht gleichzeitig geltende Annahmen zusammenfassen:

1) Die individuelle Anlage zur Abänderung wird selbst durch die geringfügige Wirkung der Sommerwärme innerhalb des Zeitraums von der Eiszeit an bis heute nicht beeinflusst, so wird man α als Einheit beibehalten können.

2) Die individuelle Anlage zur Abänderung wird beeinflusst: so wird man zu jeder Generation eine neue Variabilitätseinheit $\alpha_1, \alpha_2 \dots$ ansetzen müssen.

Ich bin geneigt, nach den Versuchen, die A. Weismann selbst angestellt hat, und unter dem Einfluss der Ueberlegung, dass je länger eine Entwicklung schon dauert, die Tendenz davon abzuweichen mindestens nicht grösser wird, den ersten Fall als der Natur der hier in Rede stehenden Sache angemessen zu halten, obgleich ich nicht prinzipiell gegen den zweiten bin. Für die Rechnung

empfehlte sich zunächst der erste, doch kann auch jeden Augenblick der zweite benutzt werden. Ist irgend einer dieser Fälle gewählt, so muss man sich in Betreff eines anderen Punktes entscheiden. Es wird nämlich von der grössten Wichtigkeit sein, wie man sich bei den Nachkommen irgend eines Individuums die Neigung zu variiren denken muss. Auch hier sind zwei Fälle zu unterscheiden, nämlich I) die sämtlichen Nachkommen eines Individuums besitzen sämtlich gleiche Neigung, die gewöhnliche Entwicklungsrichtung aufzugeben, oder II) die Nachkommen irgend eines Individuums zeigen wieder alle Gradabstufungen in dieser Neigung. Ich muss mich nach den bisher vorhandenen Erfahrungen dahin entscheiden, dass in dieser Hinsicht der zweite Fall vorliegt. Meiner Schlussreihe lege ich also die Fälle I) und II) zu Grunde. Hieraus ergibt sich unter Hinzunahme des Grundsatzes der cumulativen Wirkung der Vererbung und unter Anwendung der abgekürzten Bezeichnung y für $\frac{r(t-t^1)}{2t}$ folgendes:

Aus den $\frac{ay}{n}$ Individuen mit der Abänderung α stammen im ganzen $\frac{ay^2}{n}$ Thiere, welche wieder in n Gruppen nach ihrer Neigung zu variiren zerfallen, ebenso geschieht es mit den $\frac{ay}{n}$ Individuen der Gruppen mit der Abänderungsgrösse $2\alpha, 3\alpha \dots$. Es häuft sich also auf die Abänderungsgrösse α der ersten Gruppe, die durch Vererbung auf die zweite Generation übertragen wird, entweder α oder 2α oder $3\alpha \dots$. Ebenso häuft sich auf 2α der zweiten Gruppe entweder α oder 2α oder 3α u. s. f. Gleiches gilt von den folgenden Gruppen bis zur n ten. Es werden in der zweiten Generation Geschöpfe auftreten mit der geringsten Veränderungsgrösse 2α und der grössten $(2n)\alpha$. Die Anzahl derer, welche die Abänderungsgrösse 2α besitzen, ist $\frac{ay^2}{n^2}$, die Anzahl derer, welche die Abänderungsgrösse 3α besitzen, ist $\frac{2ay^2}{n^2}$, die Anzahl derer, welche die Abänderungs-

grösse 4α besitzen, ist $\frac{3ay^2}{n^2}$, also die Anzahl derjenigen, welche die Abänderungsgrösse $s\alpha$ besitzen ist $\frac{(s-1)ay^2}{n^2}$, wenn $s \leq n+1$ ist. Von der Gruppe, bei welcher $(s+1)\alpha$ d. h. $(n+2)\alpha$ als Abänderungsgrösse gilt, nimmt die Anzahl der in den Gruppen vorhandenen Thiere wieder ebenso ab, so dass die Zahl der Thiere mit $2n$ als Abänderungswert wieder $\frac{ay^2}{n^2}$ beträgt. Für die weitere Berechnung ist daran zu erinnern dass die Zahlen 1, 2, 3, . . . auch als Binomialcoefficienten $1_1, 2_1, 3_1 \dots$ aufgefasst werden können. Die Gesetze der Rechnung mit Binomialcoefficienten werden die Summirungen erleichtern.

In der dritten Generation von Schmetterlingen vermehrt sich die Anzahl der zu unterscheidenden Gruppen bereits auf $3n-2$, da die geringste Abänderungsgrösse 3α , die höchste $3n\alpha$ ist und dies im ganzen $3n-2$ Zahlen gibt. Die ersten Gruppen, welche als Abänderungsmaass 3α bis $(n+2)\alpha$ besitzen, sind $2_2 \frac{ay^3}{n^3}, 3_2 \frac{ay^3}{n^3}, \dots (n+1)_2 \frac{ay^3}{n^3}$ Individuen stark, ebenso die n Gruppen vom Ende der Reihe an, nämlich diejenigen welche als Abänderungsmaass $3n\alpha$ bis $(2n+1)\alpha$ besitzen. Die Zwischengruppen, also diejenigen, deren Abänderungsmaasse von $(n+3)\alpha$ bis $2n\alpha$ reichen, sind zahlreicher als die Individuenzahl $(n+1)_2 \frac{ay^3}{n^3}$ angiebt. Die Zahl jedoch, welche die ihnen zugehörige Anzahl von Individuen darstellt, folgt einem complicirteren Gesetz, so dass es ohne die Schlüsse zu beeinträchtigen gestattet sein mag, an ihre Stelle stets die Zahl $(n+1)_2 \frac{ay^3}{n^3}$ zu setzen. (Man wird sich die hier ganz allgemein gehaltenen Ausdrücke leicht veranschaulichen, wenn man statt n sich eine bestimmte kleine Zahl etwa 5 denkt und nun darnach die Gruppen bildet, welche die verschiedenen Abänderungsmaasszahlen bekommen müssen.) Man beobachtet nun leicht, dass die Gruppen von derjenigen an, die das geringste Abänderungsmaass besitzt, bis in die Mitte der Reihe beständig an Individuenzahl zunehmen und dass genau in

demselben Maasse, als diese zunehmen, der Rest der Gruppen an Individuenzahl wieder abnimmt. Wird mit denselben Grundsätzen die Betrachtung weiter geführt, zugleich auch jede solche Individuenzahl, welche nicht mehr nach dem Binomialcoefficientengesetz $a_a + (a+1)_a + (a+2)_a \dots (a+r)_a = (a+r+1)a+1$ gebildet werden kann, ersetzt durch die Grösse der letzten nach diesem Gesetz gebildeten Anzahl, welche Zahl kleiner ist als die eigentlich geltende, so wird man nach jeder beliebigen noch so langen Zeit 1) die Anzahl der vorhandenen Gruppen, 2) die Anzahl der Individuen in jeder Gruppe angeben können.

So wird, wenn die Zahl n , welche die Anzahl der Gruppen angiebt, die ursprünglich durch die Neigung zur Abänderung von einander unterschieden sind, gleich 1000 gedacht wird, nach 400 Jahren sich die Reihe der Zahlen, welche die Anzahl der Individuen in den nach der Abänderungsgrösse zu unterscheidenden Gruppen angeben, folgendermaassen gestalten: $4 \quad 400 \frac{ay^{400}}{n^{400}} \quad 401_{400} \frac{ay^{400}}{n^{400}} \dots$
 $1399_{400} \frac{ay^{400}}{n^{400}}$; darauf die ganze Mittelschicht mit $1399 \frac{ay^{400}}{n^{400}}$ in jeder Gruppe; dann nehmen die Zahlen wieder ab nach demselben Gesetz, wie sie gewachsen sind.

Das geringste Maass der Abänderungsgrösse würde 400α , der höchste 400000α sein.

Die Anzahl der Gruppen wäre $400 \cdot 1000 - 399 = 399601$.

Aus der Anzahl der Gruppen muss man, da die Anzahl der überhaupt vorhandenen Thiere unverändert bleiben soll, in so fern auf die ursprüngliche Anzahl der Individuen schliessen können, als in demjenigen Jahre, wo die Berechnung abgebrochen wird, mindestens noch soviel Individuen gedacht werden müssen, dass jede von den am wenigsten umfangreichen Gruppen aus einem Individuum bestehen kann.

Ich komme zu den Schlüssen aus der Betrachtung.

Es ist klar, dass

1) durch cumulative Vererbung unter den hier besprochenen Verhältnissen eine ungeheure Menge von Thier-

gruppen derselben Art entsteht, die unter sich verschiedene Abänderungsmaasse habe;

2) diejenigen Gruppen, welche das geringste und höchste vorhandene Abänderungsmaass besitzen, am wenigsten zahlreich sind, dagegen die Gruppen welche ein mittleres Maass von Abänderungen erfahren haben, am zahlreichsten sind;

3) eine ununterbrochene Reihe von Abänderungen jederzeit existirt;

4) auch eine beliebig grosse Zeitdauer hierin nichts ändert.

Das würde für Vanessa Levana soviel bedeuten, als dass in der That eine gewisse vielleicht nicht unbeträchtliche Abänderung durch die Sonnenwärme allmählich herbeigeführt worden wäre, dass aber die Verschiedenheit zwischen den äussersten Formen der Abänderung und der geringsten ungleich grösser sein muss als die zwischen der geringsten und der ursprünglichen Stammform, denn in Ziffern ausgedrückt wäre nach x Generationen bei Unterscheidung von n verschiedenen individuellen Empfänglichkeiten gegen Wärme die Formdifferenz zwischen Stammform und der am wenigsten abweichenden Abart x , dagegen die zwischen der am wenigsten abweichenden und der am meisten abweichenden Abart $x(n-1)$. Bei Vanessa Levana und Prorsa ist in Wirklichkeit hieran nicht zu denken, auch ist eine so mannigfach abgestufte Reihe von Prorsaformen nicht bekannt.

Somit wäre das Ergebniss unserer genauen Betrachtung der Entwicklung nicht zu dem gewünschten und von Prof. Weismann geforderten Ziele gediehen, eine einzige von der Winterform wesentlich verschiedene Sommerform verständlich zu machen. Denn wenn auch zugegeben werden mag, dass „die Levanaform sehr viel constanter als die Prorsaform“ ist, so ist doch das Maass der Formverschiedenheiten unter den Prorsaindividuen auch im entferntesten nicht zu vergleichen mit der faktischen Farben- und Zeichnungsdifferenz einer Prorsa- und einer Levanaform. Dazu kommt aber nun noch etwas sehr wesentliches. Es ist völlig unbegreiflich, wie durch solche cumulative Vererbung und Beeinflussung durch Temperaturdifferenzen eine be-

stimmte Zeichnung in eine andere bestimmte Zeichnung übergehen kann. Es liegt überhaupt auf der Entstehung der Ornamente auf Schmetterlingsflügeln und wo sie sonst vorkommen das allertiefste Dunkel, welches auch durch die Bemerkung auf Seite 43 der Studien nicht gehoben wird.

Man beachte hierzu folgende Schlüsse. Da sich die gesammte Grundfarbe der Levana aus einem hellen Rothbraun in das Schwarzbraun der Prorsaform umwandelte, so lässt sich heute nicht mehr sagen, an welchem Punkte die neue Vertheilung respektive Anhäufung des neuen Farbstoffes beim Beginn des klimatischen Einflusses sich vollzog. Die Porimaformen, welche Prof. Weismann durch Rückschlag erklärt, haben zum Theil ein so merkwürdig sowohl von Prorsa als Levana verschiedenes Muster, dass man durch sie nicht auf sichere Stationen der Umbildung zurückgewiesen wird. Ist es nun denkbar, dass bei allen Individuen die klimatische Beeinflussung genau dieselbe Flügelstelle in ihrem Chemismus umgestaltet? Bei der bis jetzt erkennbaren Säftevertheilung des Insektes ist es kaum zu begründen, dass alle Individuen, die einem veränderten klimatischen Einfluss ausgesetzt waren, genau an demselben Orte ihre Flügel den Einfluss sichtbar werden liessen, und dass bei jeder neuen Generation dieselbe Nachbarregion in die Umänderung hineingezogen wurde. Und dieses oder ein ähnliches Verhältniss muss obgewaltet haben, wenn eine bestimmte Zeichnung aus der Reihe der aufeinanderfolgenden Beeinflussungen sich ergeben sollte. Hat es aber nicht obgewaltet, so folgt, dass aus der ungeheuren Anzahl von verschiedenen Abänderungsgrössen, die durch die vorangehende Berechnung sich ergeben hatte, sich eine ebenso grosse Anzahl von Richtungen ergibt, nach welcher die Farbenmenge auf den Flügeln der ursprünglichen Levana sich ändern konnte. Wir stehen somit zum zweiten Male vor einem Formenchaos, dessen Nothwendigkeit sich aus theoretischen Betrachtungen ergibt, und welches sich in der Natur doch nicht findet.

Die Schwierigkeit zu lösen, ist nicht Sache dieses Aufsatzes. Aber es ergibt sich aus der neuen Behandlung des gewählten Themas, dass sich doch mannigfach neue

Fragen erheben, welche bei der gewöhnlichen Behandlungsweise gar nicht einmal bemerkt werden. Sie allein ist im Stande, unter Zuhilfenahme der nun einmal gemachten Voraussetzungen von Vererbung und Variabilität von dem angenommenen Ausgangspunkt an gewissermassen die Erscheinungen entstehen zu lassen. Wo alsdann die so theoretisch gewonnenen Erscheinungen mit den wirklich beobachteten nicht übereinstimmen, gilt es gerade, wie es bei Erklärung rein physikalischer Vorgänge schon längst Sitte geworden ist, die Voraussetzungen da, wo sie irrig zu sein schienen, zu ändern. Prof. Weismann ist überzeugt, „dass die Entstehung der Porssaform eine allmähliche war, dass die Umänderungen, welche im Chemismus des Puppenlebens entstanden und schliesslich zur Porssazeichnung führten, ganz allmählich eintraten, zuerst vielleicht eine Reihe von Generationen hindurch ganz latent blieben, dann in ganz leichten Zeichenänderungen sich gaben und erst nach langen Zeiträumen die volle Porssazeichnung hervorriefen.“ Bei Anwendung unserer Methode zur Gewinnung dieses Resultats ergiebt sich dagegen auf klarem und Jedem zugänglichem Wege, dass in wichtigen Punkten das zu gewinnende Resultat nicht erreicht wird. In dem vorhergehenden sollte ein Beispiel gegeben werden, wie es nicht allein möglich ist, solche Erscheinungen mathematisch zu behandeln, sondern dass es für ein gedeihliches Fortschreiten der zoologischen Studien unabweislich nothwendig ist, auch diese Art der Behandlung zu Rathe zu ziehen. Es wurde ein verhältnissmässig einfaches gewählt und auch dieses nur nach einem der am Anfang namhaft gemachten Gesichtspunkte behandelt. Jeder der andern Gesichtspunkte führt indessen zu einem durchaus ähnlichen Resultat.

Schleusingen, October 1877.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Naturgeschichte](#)

Jahr/Year: 1878

Band/Volume: [44-1](#)

Autor(en)/Author(s): Kramer Paul

Artikel/Article: [Reflexionen über die Theorie, durch welche der Saison-Dimorphismus bei den Schmetterlingen erklärt wird. 411-419](#)