tionen möglich sein wird, so hat das Problem eine allgemeine wissenschaftliche Bedeutung. Rechnet man auf ein Jahrhundert 3 Generationen, so hat jeder heut lebende Mensch vor etwa 1000 Jahren (in seiner 30. Ahnenstufe) $2^{30} = 1072$ Millionen Ahnen. Die gesamte Bevölkerung der Erde reicht also nicht aus, um alle Ahnen der jetzt lebenden Menschen zu decken. Daraus folgt unmittelbar, dass zahlreiche „Verwandten-Ehen" im allgemeinsten Sinne stattgefunden haben müssen. Dasselbe gilt natürlich für alle Tiere (und Pflanzen) mit geschlechtlicher Zeugung. Dies führt naturgemäß zur Frage nach der Bedeutung der Inzucht, sowie zu Untersuchungen über Variabilität und Vererbung, welche der dritte Teil behandelt. Hier werden gewisse Irrtümer nachgewiesen, denen man häufig in naturwissenschaftlichen, namentlich medizinischen (besonders psychiatrischen) Werken begegnet. Wenn z. B. zur Feststellung „erblicher Belastung" die Bemerkung gemacht wird, ein Onkel sei geistig anormal gewesen, so kann dies, da der Onkel bei der Zeugung unbeteiligt ist, doch nur den Sinn haben die Vermutung nahe zu legen, dass einer der gemeinschaftlichen Vorfahren, also der Großeltern oder deren Vorfahren, den Keim der Krankheit schon gehabt habe. Dass Inzucht an sich, ja sogar häufige Geschwisterchen, nicht unbedingt zu Degeneration führen müsse, wird u. a. durch die Geschichte der Ptolemäer belegt. Wie solche Untersuchungen wirklich anzustellen sind, wird an der Ahnentafel des Infanten Don Carlos gezeigt, bei welchem die Urgroßmutter Johanna die Wahnsinnige in der dritten Ahnenreihe zweimal erscheint (als Mutter Karls des Fünften, also des väterlichen Großvaters, und als Mutter der Katharina von Oesterreich, der mütterlichen Großmutter), während die geistig ebenfalls abnorme Isabella von Castilien, die Mutter der Johanna, in der vierten Ahnenreihe viermal vertreten ist.

Ich kann in dieser Anzeige des Buches natürlich nicht auf alle Einzelheiten eingehen. Ich beschränke mich deshalb auf diese Andeutungen und empfehle, indem ich nochmals die lehrreichen Auseinandersetzungen über Inzucht hervorhebe, von deren angeblich schädlichen Wirkungen namentlich die Mediziner oft übertriebene Vorstellungen hegen, das ganze Buch dem eingehenden Studium aller, die es angeht. Und das sind in erster Linie alle Biologen. **J. Rosenthal.** [57]

G. H. Th. Eimer, Orthogenesis der Schmetterlinge.

Entstehung der Arten, II. Teil, zugleich eine Erwiderung an August Weismann unter Mitwirkung von Dr. C. Fickert.

Die „Orthogenesis der Schmetterlinge" bildet den zweiten Teil der von Eimer im Jahre 1888 veröffentlichten „Entstehung der Arten" I. Der Verfasser hat es sich in diesem neuen Werk zur Aufgabe gemacht, seine in jenem Buche niedergelegten Theorien über Artbildung an besonderen Beispielen eingehend zu erörtern und die dort aufgestellten Annahmen durch weitere Untersuchungen und durch den Beweis des Experimentes zu stützen. Das vorliegende Buch bildet aber gleichzeitig eine Folge der vom Verfasser seit vielen Jahren unermüdlich fortgesetzten Forschung auf dem interessanten Gebiete der Tierzeichnung und schließt sich in seinem spezielleren Teil zunächst

an die unter dem Titel „Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen“ 1889 und 1895 herausgegebenen Abhandlungen über Papilioniden an.

Die Arbeit zerfällt, neben einer allgemeinen Einleitung und einer übersichtlichen Zusammenfassung der Hauptergebnisse am Schluss des Werkes in zehn gleichartige Abschnitte. Die Einleitung und die beiden ersten Abschnitte sind theoretischen Fragen gewidmet, die sieben folgenden Kapitel führen uns die Erscheinungen des „Organischen Wachsens“ der „Organophysis“ oder „Morphophysis“ vor Augen und der letzte Abschnitt lehrt uns die treibenden Kräfte dieses organischen Wachsens, die äußeren Einflüsse als die Ursachen der Artbildung kennen.

Die allgemeine Einleitung macht den Leser mit den grundlegenden Anschauungen Eimers über die Gestaltung der Lebewelt bekannt, indem sie in wenigen Sätzen alles Wesentliche der schon im ersten Teil der „Entstehung der Arten“ niedergelegten Theorie vom organischen Wachsen zusammenfasst: „Nach meinen Untersuchungen ist das von beständigen äußeren Einflüssen, Klima und Nahrung, auf das Plasma bedingte organische Wachsen (Organophysis), dessen Ausdruck wiederum die bestimmt gerichtete Entwicklung (Orthogenesis) ist, die hauptsächlichste Ursache der Transmutation und ihre stellenweise Unterbrechung, ihr zeitweiser Stillstand (Genepistase) die hauptsächlichste Ursache der Trennung der Organismenkette in Arten. — Bedeutende Abänderungen der aus dieser bestimmt gerichteten Entwicklung hervorgehenden Gestaltung können Gebrauch und Nichtgebrauch der Teile erzeugen (Lamarckismus), andere die natürliche Auslese oder Zuchtwahl (Darwinismus).

Die letztere aber erscheint aus zu erörternden Gründen für die Gestaltung der Lebewelt von der geringsten Bedeutung.“

Die Eimer'sche Orthogenesis steht somit im Gegensatz zur Darwin'schen Zuchtwahl, in noch schrofferem Gegensatz aber zu den Lehren, wie sie heute noch von vielen vermeintlichen Nachfolger Darwin's vertreten werden. Was Darwin als Hauptagens für die Transmutation der Formen aufstellt, wird hier zum nebensächlichen Faktor, was Darwin unerklärt lässt — die letzte Ursache der Variabilität — tritt hier in den Mittelpunkt der Betrachtung und zeigt sich als die treibende Kraft, welche gesetzmäßig wirkend Entstehung und Rückbildung der Formen regelt. Dieser Unterschied in den beiden Anschauungen musste entstehen, weil Darwin einerseits sein Interesse ausschließlich der Umbildung schon nützlicher Eigenschaften, Eimer das seinige der Umbildung noch nicht nützlicher Variationen zugewandt hat und weil Darwin überhaupt nicht die Art des Variirens berücksichtigt, deren

Beobachtung, wie Eimer zeigt, zu der notwendigen Annahme bestimmt gerichteter Entwicklung führt.

Am meisten Aehnlichkeit hat die Lehre von der Orthogenesis mit den Auffassungen Nägeli's, der ebenfalls eine bestimmt gerichtete Entwicklung der Organismen annahm, wenn auch nur hypothetisch. Die beiden Theorien können aber deshalb nicht identifiziert werden, weil Nägeli als die Ursache dieser bestimmt gerichteten Variation eine den Organismen innewohnende Neigung zur Vervollkommnung — innere Bildungsgesetze — voraussetzt. Die Eimer'sche Lehre vom organischen Wachsen hat mit den älteren Entwicklungstheorien wohl einzelne Punkte gemeinsam, in ihren Grundanschauungen sowie in ihrem Ausbau nimmt sie aber, wie wir im Folgenden sehen werden, eine vollkommen selbständige Stellung ein. Ihre Entstehung verdankt die neue Entwicklungslehre der scharfen Beobachtung und der richtigen Würdigung von Thatsachen auf dem Gebiete der systematischen Forschung. „Zur Entscheidung der Frage der Entstehung der Arten" sagt Eimer in seinem Leydner Vortrag, der seinen heutigen Standpunkt wiedergebend im wesentlichen den Inhalt des ersten Abschnittes des vorliegenden Werkes bildet, „ist vor allem die genaue Kenntnis der Eigenschaften der Arten, die genaue Kenntnis ihres Abänderns: der Abartung (Aberratio) und der Abänderung (variatio) notwendig." Sämtliche in diesem Sinne ausgeführten Arbeiten Eimer's, seiner Schüler und anderer Forscher, haben zu dem Schlusse geführt: „Es ist nicht alles angepasst." Noch mehr, es wurde an verschiedenen Beispielen gezeigt, dass solche Eigenschaften entstehen, die ihren Trägern nicht nur nicht nützlich, sondern sogar schädlich sind und mit der Zeit zum Untergang ganzer Gattungen geführt haben. (Stacheln der Ammoniten, übermäßige Ausbildung der Geweihe ausgestorbener Hirscharten etc.) Solche Eigenschaften konnten wohl schwerlich unter dem Einfluss der Zuchtwahl entstanden sein, sie waren aber vorhanden und mussten eine Entstehungsursache haben. Neben diesen oft geradezu nachteiligen Variationen giebt es aber auch eine Menge Abänderungen, welche weder schädlich noch nützlich sind und schließlich stellte es sich heraus, dass später wirklich nützliche Eigenschaften in ihren Anfängen meist vollkommen indifferent waren für das Wohl und Wehe ihres Trägers. Wollten wir uns gegenüber den beiden ersten Einwänden mit der Erklärung begnügen, dass schädliche beziehungsweise indifferente Eigenschaften entstehen und bestehen können, wenn damit korrelativ Abänderungen verbunden sind, die in ihrem Nutzen den auf der anderen Seite verursachten Schaden aufwiegen oder übertreffen, so müsste uns schon aus dem letzten Punkt, der eine Erklärung für die Entstehung der später nützlich werdenden Eigenschaften verlangt, an

der Hand der Darwin'schen Theorie ein unüberwindliches Hindernis erwachsen. Damit aber kommen wir zu der Erkenntnis, dass die natürliche Zuchtwahl nicht alle Variationen beherrscht und selbst die ihr später unterworfenen erst von einem bestimmten Zeitpunkt an ergreifen kann. Bis zu diesem Zeitpunkt müssen also andere Kräfte thätig sein, dieselben, welche die indifferenten und schädlichen Abänderungen hervorrufen. Ist es nun wahrscheinlich, dass diese für das erste Entstehen offenbar aller Eigenschaften ursächlichen Mittel plötzlich zu wirken aufhören, dass sie, nachdem sie das schwerste Stück Arbeit vollbracht, etwas Neues geschaffen haben, ihren Einfluss plötzlich verlieren und das Produkt ihrer Thätigkeit der natürlichen Zuchtwahl unbedingt preisgeben? Dies wäre denkbar, wenn sich die ersten Abänderungen zufällig d.h. außerhalb jedes gesetzmäßigen Zusammenhanges vollziehen würden. Einer solchen Annahme widersprechen aber die Thatsachen. Die Forschung lehrt, dass alle Eigenschaften, nützliche, indifferente oder schädliche, sich von ihrem ersten Auftreten an in gesetzmäßiger Weise entwickeln, dass sie bestimmte und zwar wenige bestimmte Richtungen einschlagen, und dass sich dieser Gesetzmäßigkeit nicht einmal die feinsten nur mit der Lupe sichtbaren Merkmale entziehen. Diese Thatsache allein erschüttert schon vollständig die Grundlage der Darwin'schen Lehre, denn die letztere muss stets die verschiedensten Abänderungen bereit haben, wenn die Zuchtwahl bei der Gestaltung der Formen maßgebend werden soll. Das eingehende Studium der Formen lehrte aber nicht nur die bestimmt gerichtete Entwicklung, die Orthogenesis als den Ausdruck der Transmutation kennen, es gab auch den notwendigen Aufschluss über die Ursachen der Umbildung der Lebewelt und über die Ursachen der Trennung der Organismenkette in Arten. Die Ursachen der Transmutation sind bekanntlich nach Eimer's Anschauung dieselben, welche das ontogenetische Wachstum der Formen hervorrufen. Sie liegen in der Einwirkung äußerer Einflüsse, Klima, Nahrung — auf die gegebene Konstitution des Organismus. Die Konstitution, die stoffliche Zusammensetzung des Körpers ist es, welche das bestimmt gerichtete Abändern bedingt, ein allseitiges Variieren verhindert. Indem durch die Einwirkung äußerer Einflüsse die Konstitution der Organismen allmählich verändert wird, erlangen dieselben physiologische Eigenart, sie werden auf äußere Einflüsse mehr und mehr eigenartig antworten und den Ausgangspunkt neuer Entwicklungsrichtungen bilden. Die Entwicklungsrichtungen entstehen somit unabhängig vom Nutzen, sie bilden den Ausdruck physiologischer Vorgänge und verlaufen mit Notwendigkeit wie das ontogenetische Wachstum in bestimmten Bahnen.

Nachdem Standfuss u. A. durch Einwirkung von Wärme und Kälte auf Schmetterlingspuppen fast ganz dieselben Schmetterlingsabarten erzielt haben, welche als Wärme- bezw. Kälteformen in der freien Natur erscheinen, und nachdem Standfuss Abarten erzeugt hat, welche vollkommen den Arten entsprechen, deren Entstehung ihrem geographischen Vorkommen zufolge unzweifelhaft auf klimatische Ursachen zurückzuführen ist, kann die Einwirkung der äußeren Verhältnisse auf die Gestaltung des Organismus kaum mehr bezweifelt werden. Aus denselben Versuchen geht aber auch hervor, dass die auf Grund äußerer Einflüsse erworbenen Eigenschaften vererbt und zu Art- oder Abartmerkmalen werden können. Weiter unten soll dieser für die ganze Eimer'sche Theorie hochwichtige Punkt noch näher erörtert werden. Für die in der geschilderten Weise orthogenetisch verlaufende Umbildung der Formen lassen sich verschiedene Entwicklungsgesetze aufstellen, welche von Eimer zuerst für die Zeichnung der Schmetterlinge abgeleitet wurden, die aber ebensogut für andere morphologische Eigenschaften gelten. Ich will hier nur kurz, soweit es für das Verständnis des folgenden nötig ist, auf dieselben verweisen, eingehender habe ich diese Gesetze in meinem Bericht über Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen (Cbl. Bd. XVII, Nr. 5 und 6) besprochen. Die von Eimer aufgestellten Gesetze sind:

1. Das allgemeine Zeichnungsgesetz: Umbildung von Längsstreifung in Fleckung, Querstreifung und Einfarbigkeit.

2. Das Gesetz der postero-anterioren, der supero-inferioren oder infero-superioren Entwicklung: Die Zeichnungen bezw. auch andere morphologische Eigenschaften treten in der genannten Reihenfolge auf dem Tierkörper auf und verschwinden in gleicher Weise.

3. Das Gesetz der männlichen Präponderanz: das Männchen geht dem Weibchen in der Entwicklung meist voraus.

4. Weibliche Präponderanz.

5. Alterspräponderanz: Neue Eigenschaften treten zuerst im ontogenetischen bezw. im phyletischen Alter auf.

6. Das Gesetz der wellenförmigen Entwicklung: In der Ontogenie wie in der Phylogenie laufen über den Tierkörper eine Anzahl Umbildungen in bestimmter Reihenfolge hinweg.

7. Das Gesetz der unabhängigen Entwicklungsgleichheit oder Homoeogenesis: Bei verschiedenen nicht unmittelbar verwandten Formen können dieselben Entwicklungsrichtungen zu ähnlicher Gestaltung führen.

8. Das Gesetz der verschiedenstufigen Entwicklung oder Heterepistase: Verschiedene Eigenschaften eines Individuums können sich nach verschiedenen Richtungen in verschiedenem Grade entwickeln.

9. Das Gesetz der einseitigen Entwicklung oder Amiktogenesis: Die Nachkommen eines Elternpaares stellen meist keine vollkommene Mischung beider Formen dar, sie pflegen nach der einen oder andern Seite zu überwiegen.

10. Das Gesetz der Entwicklungsumkehr oder Epistrephogenesis: Die Entwicklungsrichtungen können umkehren und zum Ausgangspunkt zurückführen.

11. Das allgemeine Beharrungsgesetz oder der Entwicklungsstillstand, Epistase: Die Entwicklung bleibt oft lange Zeit auf einer bestimmten Stufe stehen. Dadurch aber, dass eine größere Individuenzahl in einer Entwicklungsrichtung vorschreitet, während andere zurückbleiben, entstehen neue Arten.

Die Beweise für diese die Artbildung leitenden Gesetze, sind namentlich in den Untersuchungen Eimer's über die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen enthalten, ich verzichte hier auf eine nähere Ausführung derselben, da ich diesbezügliche Thatsachen in meinem oben zitierten Referat bereits eingehend besprochen habe.

Während die Einleitung und das erste Kapitel der Orthogenesis der Schmetterlinge uns einen Ueberblick über die Theorien Eimer's und sein Beweismaterial geben sollen, ist der zweite Abschnitt des Buches der kritischen Besprechung der von Weismann aufgestellten Lehre von der Germinalselektion gewidmet, welche von dem wissenschaftlichen Gegner Eimer's in das Feld geführt wurde, um die mehr und mehr wankende Lehre von der Herrschaft des Nutzens noch einmal zu befestigen.

Die Häufung von Thatsachen zwangen Weismann immer dringender anzuerkennen, dass 1. die Eigenschaften am Anfang ihrer Ausbildung nicht nützlich sein, 2. dass die Zweckmäßigkeiten der Organismen nicht durch zufällige Variationen zu Stande kommen können. Er glaubt nun den Haupt- und Fundamentaleinwurf, die Selektion sei unfähig, die Variationen, mit welchen sie arbeite, zu schaffen durch die Einsicht zu beseitigen, dass eine Germinalselektion bestehe. Weismann nimmt an, dass die im Keime enthaltenen „Determinanten" derjenigen Eigenschaften, welche in der Züchtung begriffen sind, besser ernährt werden, als die übrigen und deshalb um so kräftiger werden, je weiter die Züchtung fortgeschritten ist. Der Kampf der Teile im Organismus wird hier in die Keimzellen übertragen, und die bestimmt gerichtete Variation ist ein Produkt dieses Kampfes, in dem wieder die Auslese obsiegen soll[1]). Das folgende Beispiel wird diese Auffassung veran-

1) Es ist nicht uninteressant, dass Weismann im Jahre 1893 noch von einem Kampf der Determinanten in der Keimzelle nichts wissen wollte, den in jener Zeit Galton's Theorie von dem Mechanismus der Ontogenese vertreten hat. Nach Weismann waren damals, worauf er großen Wert legte,

schaulichen: „Es soll ein auf der Unterseite brauner mit Blattrippen versehener, auch in der Form blattähnlicher Falter entstehen wie die Kallima". Braune Farbe, Blattrippen und Blattform der Flügel sind in den Biophoren bezw. Determinanten des Keimes des neuen Organismus enthalten. Alle diese Eigenschaften sind in ihrer Zusammenstellung zum Blatt-ähnlichen Flügel für den Schmetterling nützlich und werden von denjenigen Faltern, welche dieselben in einer genügenden Ausbildung besitzen, um durch sie im Kampf ums Dasein geschützt zu werden, auf die Nachkommen d. h. auf den Keim der nächsten Generation übertragen. Nun sollen die ausgelesenen Eigenschaften, welche auf den Keim der Nachkommen übertragen werden, stets auch kräftigere Determinanten haben und die schwächeren, welche nicht angepasste Eigenschaften darstellen, verdrängen. Der Grund dieser Ueberlegenheit wird uns indessen nicht erläutert. Warum soll das Nützlichere auch das Kräftigere sein? Aber noch mehr, wird durch diese ganze Auffassung Weismann's der Einwurf beseitigt, der der Auslese ihre Wirksamkeit bei dem ersten Entstehen von Eigenschaften abspricht? der immer und immer wieder hervorhebt, dass die Zweckmäßigkeiten der Organismen nicht durch zufällige Variationen entstehen können? Die Germinalselektion vermag weder für das eine noch für das andere eine befriedigende Antwort zu geben. Sie vermag wohl die Herrschaft des Zufalls an die äußerste Grenze des der Auslese jetzt bis in den Keim hinein erweiterten Wirkungskreises zu verdrängen, sie giebt uns aber keinen Aufschluss darüber, warum bei dem ersten Träger der schützenden Eigenschaften diese gerade in der einen nützlichen Zusammenstellung auftreten und warum in keiner anderen. Auch die Annahme, die Determinanten der nützlichen Eigenschaften seien kräftiger als die der weniger angepassten

---

die Vorgänge im Keime durch eine friedliche Reihenfolge von Stadien charakterisiert, welche „vom Keime an aufwärts zum voraus bestimmt sind". Romanes (Eine kritische Darstellung der Weismann'schen Theorie, deutsch von Dr. Karl Fiedler, Leipzig, Engelmann) findet diese Annahme eines friedlichen Verlaufs der Entwicklung im Keime fast unglaublich, da das Prinzip der Auslese, das den Begriff eines Kampfes bedingt, überall sonst die bestimmende Ursache der Entwicklung sei. Wir haben, wie Romanes betont, nicht nur Kampf ums Dasein, soweit die Entstehung der Arten in Betracht kommt; Roux hat in seinem bemerkenswerten Buche „Der Kampf der Teile im Organismus", gezeigt, dass das Prinzip des Kampfes, des Vaters aller Dinge, in ähnlich umfassender Ausdehnung für alle die Teile gilt, welche ein einzelnes Individuum zusammensetzen. Weismann tritt somit im Jahre 1893 gegen eine Germinalselektion auf, die von Galton angenommen wurde, seine Ansichten haben sich heute zu Gunsten Galton's geändert, und zwar so gründlich, dass der frühere Gegner der Germinalselektion sich jetzt selbst das Verdienst zuschreibt, das Prinzip des Kampfes auch für die Entwicklung des Keimes aufgestellt zu haben.

ist rein hypothetisch und nur deshalb aufgestellt, um der vom Urheber der Germinalselektionstheorie stets bekämpften Anerkennung der Vererbung erworbener Eigenschaften aus dem Wege zu gehen, d. h. um deren Thatsachen die immer deutlicher reden auch vom Standpunkt des Neudarwinismus aus vertreten zu können. Es ist ein merkwürdiger Zufall, dass Weismann hier in seinem neuesten Werk der Germinalselektion mit einer vor wenigen Jahren noch von ihm selbst bekämpften Lehre[1]) gegen eine Anschauung auftritt, die er ehemals selbst vertreten hat. Es würde in dem Rahmen eines Referates zu weit führen, wenn ich auf die theoretischen Ausführungen Weismann's und auf deren kritische Beleuchtung von Seiten des Verfassers noch näher eingehen wollte, ich gehe jetzt zu dem spezielleren Teil des Werkes über, in dem uns an Beispielen gezeigt wird, wie die Orthogenesis allmählich und sicher zu den merkwürdigsten Gestaltungen überführt, deren Zustandekommen durch Selektion vergeblich zu erklären versucht wird.

Unter allen Schmetterlingen ist wohl die Gruppe der Blattschmetterlinge am besten geeignet, in dem Beschauer Gedanken an Mimicry oder Schutzfärbung zu erwecken. Niemand dürfte fürs erste glauben, dass die Zeichnung einer Kallima, welche, wenn mit einiger Kunst an einem Zweige befestigt auf verblüffende Weise ein Blatt vortäuscht, sich aus Elementen aufbaut, die wir in der Zeichnung unseres *Papilio podalirius* wiederfinden, dessen elffache Längsstreifung die Grundzeichnung der Tagschmetterlinge im allgemeinen darstellt.

Das Zeichnungsschema des *P. podalirius* findet sich nämlich bei verschiedenen Schmetterlingsgruppen erhalten, besonders auf der Flügelunterseite, welche, wie Eimer nachweist, in ihrer Entwicklung hinter der Oberseite stets zurückbleibt.

Es lässt sich nun, wie der Verfasser ausführt, leicht zeigen, wie sich die blattähnliche Zeichnung auf der Unterseite von Schmetterlingsflügeln entwickelt, und zwar gerade aus jenem Grundschema, wie es die Zeichnung der genannten längsstreifigen Formen aufweist. Es kann sich dabei um homoeogenetische Umbildungen handeln, indem eine ganz ähnliche Blattzeichnung bei nicht unmittelbar verwandten Schmetterlingsgruppen entsteht.

Unter den Nymphaliden sind es die indischen *Kallima*-Formen, welche die ausgesprochensten Blattschmetterlinge darstellen, bei der afrikanischen *Kallima rumia* Wester (cf. bb 25) lässt sich die Blattbildung nicht mehr so deutlich erkennen.

Die Blattzeichnung besteht aus einer von der Vorderflügelspitze bis zur Hinterflügelspitze reichenden Mittelrippe, welche sich bei *Inachis* und bei *Philarchus* auf dem Vorderflügel gabelt. Der dadurch entstehende innere Schenkel entspricht einer innern Seitenrippe des Blattes, an die sich noch zwei (*Philarchus*) oder drei (*Inachis*) weitere

1) Vergl. Anm. S. 408.

anschließen. Diese vier Seitenrippen entsprechen nun, wie der Vergleich lehrt, ebensoviel Grundlängsbinden in der *Podalirius*-Zeichnung und zwar den Binden IV, V VI, VIII IX und X. Die Mittelrippe des Blattes wird durch die Fortsetzung der Binde IV nach hinten und durch Anfügung der Binde III an den vorderen sich umbiegenden Teil von IV hergestellt. Die äußern Seitenrippen, welche das Blatt vervollständigen, setzen sich aus dem hinteren Stück der Binde III und aus Binde II zusammen. Die vorher erwähnten Augeflecken auf beiden Flügeln bei allen Nymphaliden und ebenso bei andern Tagfaltern deuten stets die Lage der Binde III an, indem sie nach außen von derselben gelegen sind.

Neben diesen Schmetterlingen mit vollkommener Blattähnlichkeit giebt es indessen eine ganze Reihe von Nymphaliden, welche nach Art der ersteren gezeichnet sind, aber gar keine oder nur sehr unvollkommene Blattähnlichkeit zeigen. Während die Oberseite der Flügel bei den letzteren meist von den *Kallima* von Grund aus verschieden ist, sind auf der Unterseite der Flügel Reste der Bindenzusammenstellungen erhalten geblieben, welche in ihrer vollkommenen Ausbildung in Verbindung mit der düsteren Flügelfarbe als Blatt erscheinen. Bald findet sich eine „Mittelrippe“ (*Eunonia Lavinia* Cram.) auf Vorder- oder Hinterflügel, die aber mit der veränderten Gestalt des Flügels ihre Lage wechselt und in keinem deutlichen Zusammenhang mit den Seitenrippen steht, bald ist eine blattähnliche Form der Flügel vorhanden, aber die Grundzüge der Blattzeichnung befinden sich auf buntem Grunde, so dass von der Vortäuschung eines Blattes keine Rede sein kann, oder aber es ist die Blattzeichnung nur stückweise ausgebildet, während die Flügelfarbe der eines Blattes ähnlich ist, so dass die Möglichkeit der Verwechslung mit einem solchen wieder illusorisch ist.

Sehr häufig ist also nur eine Flügelhälfte mit einer Blattzeichnung versehen und wir werden uns fragen müssen, ist die Blattzeichnung in einem solchen Fall, oder überhaupt in allen genannten Fällen, wo sie nur in Spuren auftritt, im Entstehen oder im Verschwinden begriffen? Für den ersten Augenblick sollte man meinen, dass sowohl das eine wie das andere mit nahezu gleicher Berechtigung angenommen werden könnte, wenn wir aber die aus den früheren Eimer'schen Untersuchungen gewonnenen Ergebnisse zu Hilfe nehmen, wird es klar werden, dass es sich hier nur um Rückbildung handeln kann. Die Blattzeichnung kommt, wie wir gesehen haben, durch eine eigenartige Verschmelzung der ursprünglich über den ganzen Flügel verlaufenden Grundbinden zu stande. Eine Störung der Blattähnlichkeit tritt dann ein, wenn diese Binden, in erster Linie die Blattmittelrippe oder aber die Seitenrippen sich verkürzen oder ganz schwinden. Ein solches Schwinden der Binden beobachten wir bei einzelnen Formen,

sowohl der *Podalirius*- als auch der *Machaon*-Gruppe, aber niemals als ursprüngliche, stets als höher entwickelte Eigenschaft. Eine sekundäre Verlängerung der Binden ist nirgends zu verzeichnen und scheint mir, wie ich bald nachzuweisen hoffe, überhaupt aus physiologischen Gründen ausgeschlossen zu sein. Es genügt indessen die häufige Analogie, um die Frage der Rückbildung der Blattzeichnung bei den Nymphaliden und andern Faltern in bejahendem Sinne zu entscheiden.

Ich habe im vorhergehenden schon erwähnt, dass für das Auftreten der Blattähnlichkeit die eigenartige Ausbildung der Binden III und IV auf Vorder- und Hinterflügel ein bedingender Faktor ist. Eine typische Verlagerung ist besonders bei III zu beobachten, welche in den genannten Fällen statt mit dem Flügelrande parallel zu verlaufen, einen meist ziemlich spitzen Winkel mit demselben einschließt. Die Beobachtung lehrt, dass diese Verlagerung der Binde keineswegs zufällig ist, sondern mit einer ganz bestimmten Form der Flügel im Zusammenhang steht, einer Flügelform, welche ihrerseits wieder die Blattähnliche Gestalt des Flügels bedingt. Der eigentümliche Verlauf der Binde III und ihre für die Blattzeichnung so wichtige Stellung zu Binde IV kommt nun dadurch zu Stande, dass der Vorderflügelrand und zwar vorzüglich das zwischen Binde III und IV gelegene Stück wächst, während der der späteren Winkelverbindung beider Binden entsprechende hintere Teil d. h. die Mitte des Vorderflügels im Wachstum zurückbleibt.

Als Ursache solcher Veränderungen der Flügelform hat sich die Einwirkung des Klimas bezw. der Wärme auf die Puppen der Schmetterlinge (*Papilio podalirus* und *Machaon*) ergeben: durch Wärme wird dort der Vorderflügel stärker nach der äußeren Flügelader hin ausgezogen, der Vorderflügelrand verlängert und stärker gebogen. Dieselben Wachstumsverhältnisse sind unter dem Einfluss eines wärmeren Klimas zu beobachten, wie die Flügelgestalt der südlichen Vertreter der genannten Gruppen lehrt.

Es wurde bereits erwähnt, dass die Blatt-ähnliche Zeichnung innerhalb der Gruppe der Nymphaliden auf sehr verschiedenen Stufen der Entwicklung stehend angetroffen wird. Dieselbe verliert sich durch zahllose Zwischenformen ganz allmählich und ist in ihren Anfängen wieder zu erkennen in den tausend und tausend Gliedern dieser Gruppe, und zwar bis zu unseren *Vanessa*- und *Apatura*-Arten. Meistens ist es, wie wir schon früher gesehen haben, die verschiedenstufige Entwicklung, die Heterepistase, welche hier wie überall die Mannigfaltigkeit der Formen erzeugt und für die Artbildung von Bedeutung wird. Von unseren Vanessen haben *V. polychloros* und *V. c-album* eine der Binde IV allein entsprechende Mittelrippe. Auch die übrigen vorne vorhandenen Bindenreste erzeugen bei *c-album*

den Eindruck von etwas annähernd Blattrippen-ähnlichem, auch die Farbe, die gemarmelte Zeichnung und die Silberflecken erinnern an das Aussehen eines dürren Blattes. Auch bei unsern übrigen Vanessen kommen ähnliche Zeichnungen zu stande und es wäre anzunehmen, dass die Falter dadurch, vorausgesetzt dass sie im Walde fliegen und sich hier auf Blätter niederlassen, einen gewissen Schutz genießen. Diese Annahme ist indessen unzulässig, weil die genannten Schmetterlinge Bewohner des freien Landes sind und sich so niederzulassen pflegen, dass nicht die Unterseite, sondern die Oberseite ihrer Flügel sichtbar wird.

Von sehr großem Interesse sind einige Schmetterlinge, welche ebenfalls zu der Gruppe der Nymphaliden gehören, aber vollkommen oder teilweise verkehrte Blattzeichnung zeigen. Am merkwürdigsten ist der südamerikanische Blattschmetterling *Coenophlebia Archidona* Hew., der, wenn er in natürlicher Stellung sitzt, ein Blatt vortäuscht, dessen Stiel nach oben und dessen Rippen nach unten gerichtet sind.

Auch hier sind die eigentümlichen Wachstumsverhältnisse der Flügel die Ursache der Umgestaltung der Zeichnung, die unter Umständen, wie aus der Abbildung von *Caerois Chorineus* Hübn. ersichtlich, zu wahren Verzerrungen der Blattgestalt führen können. Ein hervorragendes Beispiel für die Veränderlichkeit der Blattzeichnung bilden die zahlreichen Varietäten der *Doleschallia polibete*, welche alle zusammen fliegen, und wie es scheint, ihr Leben in gleicher Weise fristen, ob sie nun durch die Entwicklungsstufe ihrer Flügelzeichnung mehr oder weniger gut angepasst sind. Dieses Beispiel zeigt, wie wenig die Auslese für das Zustandekommen der Blattzeichnung maßgebend sein kann und giebt uns einen weiteren Einblick in die sie bedingenden Entwicklungsrichtungen.

Wir haben im Vorhergehenden die große Bedeutung der Binden III und IV für das Zustandekommen der Blattzeichnung kennen gelernt, der Verfasser zeigt uns nun im IV. Abschnitt seines Werkes (Die wichtigsten Entwicklungsrichtungen der Tagfalter. Zeichnungs-Typen und Pseudo-Mimicry), dass diese beiden Binden schon dadurch für die Zeichnung der Tagfalter von größter Wichtigkeit sind, dass sie auf dem Flügel bestimmte Felder abgrenzen, denen eine große Bedeutung zukommt. Die beiden Binden III und IV scheiden die Flügelzeichnung in ein Außenfeld, Mittelfeld und Binnenfeld. Das Außenfeld wird in der Regel gebildet durch die ursprünglichen Längsstreifen I—III, das Mittelfeld durch den bei *Limenitis sibylla* L. z. B. als breites weißes Band erscheinenden Zwischenraum zwischen III u. IV, das Binnenfeld durch die häufig verschmolzenen nach innen von IV gelegenen Binden der Grundzeichnung. Außen- und Binnenfeld erscheinen meist dunkel, da sie aus den ursprünglichen

Binden oder deren Elemente gebildet werden, während das Mittelfeld hell zu sein pflegt und bei den Tagfaltern ein weit verbreitetes, sehr charakteristisches Merkmal darstellt.

Diese Felderung des Flügels, welche sich aus dem abweichenden Verhalten aus den ursprünglichen Flügelstreifen herleiten lässt, bleibt indessen keineswegs durchaus konstant, d. h. die Ausdehnung der Felder ist eine wechselnde, es kann sogar ein Feld durch das andere verdrängt werden. Am seltensten findet sich z. B. ein Mittelfeld bei Pieriden und Hesperiden, am häufigsten bei Papilioniden, Nymphaliden, Eryciniden, Lycaeniden, auch bei Satyriden; sogar bei Morphiden, Brassoliden und Danaiden kann es erhalten sein.

Ein Binnenfeld ist erst bei den höher entwickelten Papilioniden angedeutet. Die Gestalt und Ausdehnung desselben Mittelfeldes ist naturgemäß von derjenigen der angrenzenden dunkleren Felder abhängig und es giebt Fälle, in welchem es von dem Außen- oder Binnenfeld vollkommen verdrängt wird, so dass der Schmetterling düster einfarbig oder schwarz erscheint, andererseits kann sich das Mittelfeld auf Kosten des Binnenfeldes ausdehnen z. B. bei *Limenitis Daraxa* Doubl. vom Himalaja. Aehnlichkeit in Größe und Gestalt des Mittelfeldes bewirkt Aehnlichkeit der Formen, die bisweilen so groß ist, dass man Mimicry annehmen könnte, wenn die betreffenden Falter zusammenleben würden und einer derselben durch Ungenießbarkeit geschützt wäre (z. B. *Limenitis populi*, *Argynnis Sagana* ♀ und *Tachyris zarinda* Boisd.).

Es müssen indessen auch die Fälle Erwähnung finden, in welchen ein aus seiner Lage gerücktes Mittelfeld beobachtet wird, wo dasselbe statt zwischen III und IV zwischen IV, V und VI oder IV und IX zu liegen kommt. Ein solches nach innen gerücktes Mittelfeld beobachten wir z. B. bei *Vanessa prorsa*. Dasselbe gleicht in seiner Gestalt auffallend dem der *Limenitis Sibylla*, zeigt aber, wie aus seiner Lage hervorgeht, einen verschiedenen Ursprung.

Wir sehen also, dass sowohl auf gleichem Wege (Homoeogenesis) als auch auf verschiedenen Wegen Aehnlichkeit in der Zeichnung nicht blutsverwandter Falter entstehen kann. Es bilden sich auf diese Weise gewisse Typen aus, welche in den verschiedensten Gruppen ihre Repräsentanten finden, ohne dass an mimetische Beziehungen auch nur gedacht werden könnte. Der Mittelfeld- oder *Sarpedon-Hectorides-Daraxa*-Typus ist am reichsten bei den Papilioniden zu finden. Die Farbe des Mittelfeldes kann weiß, gelb, oder grün sein und es scheinen zwischen den verschiedenen Tönen gewisse Beziehungen zu bestehen.

Nicht weniger wichtig als das Mittelfeld sind für die Artbildung und das Zustandekommen pseudomimetischer Formen auch alle übrigen

zwischen den Grundbinden liegenden helleren Bänder, von denen häufig nur noch Flecken von wechselnder Größe übrig bleiben. Diese Fleck- und Schrägbandzeichnung, welche besonders auf den Vorderflügeln der Falter eine Rolle spielt, bildet in Verbindung mit dem Mittelfeld vier von einander abweichende Typen, welche sich mit Berücksichtigung ihrer Hauptvertreter als

1. *Sibylla-Prorsa-zarinda-* oder Mittelfeld-Schrägfleck-Typus mit der verwandten *Hesperus*-Gruppe,
2. *Cardui-Atalanta-Inachis-Dirce-* oder Eckfleck-Schrägband-Typus,
3. der Eckflügelzeichnungstypus der Pieriden,
4. der *Chrysippus-Ruspina-*Typus als wichtigste Abteilung eines allgemeinen Innenfeld-Schrägband-Typus darstellen.

Eine ganz neue Entwicklungsrichtung zeigt uns die Querstreifung, welche durch Schwarzfärbung der Adern zu Stande kommt. In ihren Anfängen ist sie schon bei *Papilio Machaon* vertreten und erreicht ihre vollste Entwicklung bei *Papilio Xuthus* und *Xuthulus* aus dem Amurgebiet. Der ganze Typus enthält eine Menge von Beispielen für unabhängige Entwicklungsgleichheit, welche bis jetzt als Produkte der auf Mimicry gegründeten Zuchtwahl angesehen worden sind. (Danaiden geschützte nachgeahmte Form, Papilioniden, Pieriden, Nymphaliden, Satyriden nachahmende Formen.)

Wenn zu den schwarzgefärbten Adern, wie sie der *Xuthus*-Typus aufweist noch weitere schwarze Streifen hinzukommen, die in der Mitte zwischen je zwei Randadern gelegen sind, so entsteht die Fächerzeichnung, welche den *Lyra*-Typus einschließt (*Lyrapteryx lyra*). Die dunkeln Streifen können sich auf die Mittelzelle ausdehnen, oder aber verlieren sich in einem stark dunkeln Binnenfeld. Die die Fächerzeichnung bedingenden sekundären Streifen liegen auf Falten, welche zuweilen nachweisbar der Lage ehemaliger Tracheen entsprechen.

Auch die häufig vorkommende allgemeine Fleckzeichnung kann auf die ursprüngliche Bindenzeichnung zurückgeführt werden. Dieselbe hat eine zweifache Entstehungsweise. Entweder durch Uebrigbleiben heller Flecke in der Grundfarbe, indem die Grundfarben oder die schwarzen Striche der Adern quer untereinander verschmelzen, oder durch Uebrigbleiben von fleckartigen Resten der Grundbinden.

Der *Leonidas-* oder helle Großflecktypus steht mit *Xuthus* in näherem Zusammenhang. Wie dort finden sich hier helle Randflecke, deren Zahl dadurch vermehrt ist, dass sich noch weitere *Xuthus*-Streifen seitlich verbunden haben. Diese seitlichen Verschmelzungen entsprechen in vielen Fällen den ursprünglichen Grundbinden. Wenn diese vorwiegen, entsteht ein Bild, wie es *Papilio Agamemnon* darbietet und *Papilio Antenor* in seiner vollsten Ausbildung zeigt.

Werden die von der Zeichnung allmählich verdrängten Reste der Grundfarbe noch kleiner, so erhalten wir den *Midamus-Anomala-* oder hellen Kleinfleck-Typus. Als Hauptvertreter dieser Gruppe sind die Euploëen zu nennen, welche sich durch blaue Schillerfarben besonders auszeichnen. Auch zahlreiche Falter anderer Familien gehören hierher, die als mimetisch bezeichnet wurden, aber wie die genauere Beobachtung lehrt, merkwürdiger Weise auf der Unterseite Euploëen-ähnlicher sind als auf der Oberseite (z. B. *Stibochiona nicea*).

Wenn von den schwarzen Längsbinden nur noch Flecke übrig bleiben, so entsteht der *Hestia-Paphia*-Typus.

Eine besondere Entwicklungsrichtung der Zeichnung wird durch die Rieselung dargestellt, einer Zeichnungsform, welche innerhalb der verschiedensten Tiergruppen meist als Kennzeichen hoher Entwicklung wiederkehrt. Die Rieselung oder Gitterzeichnung kann durch Umbildung von Querstreifen, zu Stande kommen, sie kann sich aber auch ganz selbständig in der Grundfarbe entwickeln. Die erstgenannte Entstehungsart der Rieselung wird auf der Unterseite der Hinterflügel von Pieriden getroffen, die letztere bei *Doritis apollinus*. Sowohl bei Pieriden als auch bei Nymphaliden, Morphiden, Brassoliden, überhaupt überall, wo diese Zeichnungsart beobachtet wird, tritt dieselbe zuerst auf der Flügelunterseite auf (mit Ausnahme von *Doritis apollinus*) und dringt von hier aus nach der Oberseite durch (Brassoliden). Bei *Caligo* bewirkt die Rieselung der Unterseite im Verein mit zwei großen Augenflecken auf dem Hinterflügel die Aehnlichkeit mit einem Eulenkopf, welche man als ein durch Zuchtwahl entstandenes Schreckmittel aufgefasst hat.

Es bleibt noch eine Zeichnungsform zu besprechen, welche augenscheinlich in großer Abhängigkeit von der Flügelgestalt der Schmetterlinge ist.

Indem sich die Hinterflügel durch Verbreiterung und Abrundung der Basis und gleichzeitige starke Rundung, insbesondere auch des äußeren Randes fast kreisrund gestalten, beobachtet man, wie eine Biegung der Längsstreifen eintritt, welche besonders bei den zu den Nymphaliden gehörigen Gattungen *Catagramma* und *Agrias* schließlich zur Entstehung einer Anzahl von ineinander gelagerten Ringen führt, deren innerster kleinster bunte Flecke einschließen kann. Diese Zeichnung ist in ihrer Vollendung nur bei hochentwickelten Faltern zu finden. Es ist merkwürdig, dass die Aderung hier wie auch in andern Fällen durch das eigentümliche Wachstum der Flügel nicht beeinflusst wird.

(Zweites Stück folgt.)

Verlag von Arthur Georgi in Leipzig. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1898

Band/Volume: 18

Autor(en)/Author(s): Linden von Maria

Artikel/Article: G. H. Th. Eimer, Orthogenesis der Schmetterlinge. 403-416