

Polymorphismus und Mimicry.

Von

Dr. H. Rebel.

Vortrag, gehalten den 18. November 1896.

Wenn ich heute die Ehre habe, Sie mit einem in der Zoologie oft genannten biologischen Problem näher bekannt machen zu dürfen, so bin ich Ihnen vor allem eine Erklärung des ersten der beiden Fremdworte schuldig, welche das Thema des heutigen Vortrages bezeichnen.

Polymorphismus ist eine der griechischen Sprache entnommene Wortbildung, deren Sinn kurzweg mit „Vielgestaltigkeit“ übersetzt werden kann. Aber nicht jede Vielgestaltigkeit in der organischen Welt wird mit diesem Ausdrucke bezeichnet; letzterer findet in der Sprache der Wissenschaft vielmehr nur auf jene Fälle Anwendung, wo Angehörige ein- und derselben Art ein von einander recht verschiedenes Aussehen zeigen.

Sie sind aus dem alltäglichen Leben gewöhnt, die artliche Zusammengehörigkeit einzelner thierischer oder pflanzlicher Individuen vornehmlich aus dem übereinstimmenden Äußeren derselben zu erschließen. So werden Sie einen freistehenden Baum nach seiner Vegetationsform, nach seiner Stammbildung, nach der Gestalt seiner Blätter und Blüten als zu einer bestimmten Baumart gehörig erkennen, in der richtigen Voraussetzung, dass Sie, so oft Sie denselben Typus der äußeren Merkmale antreffen, auch die artliche

Zusammengehörigkeit der einzelnen diesen Typus zeigenden Individuen anzunehmen berechtigt seien. Nun gibt es aber Fälle in der Natur, wo die artliche Zusammengehörigkeit der thierischen Individuen keineswegs durch einen solchen einheitlichen Habitus sofort erkennbar wird, wo vielmehr dieselben ein von einander so verschiedenes Äußere zeigen, dass es einer eingehenden Beobachtung bedarf, um ihre artliche Einheit zu erweisen.

In solchen Fällen ist es gewöhnlich nur ein Geschlecht, welches polymorph wird, während das andere den ursprünglichen Arttypus festhält. Zur Illustration des eben Gesagten will ich Ihnen polymorphe Thierarten namhaft machen, wobei ich gleich bemerke, dass Beispiele für das heute hier zu behandelnde Thema aus später zu erörternden natürlichen Ursachen fast ausschließlich der Insectenwelt angehören.

So finden wir bei vielen Arten social lebender Hautflügler (Hymenopteren), namentlich bei Ameisen, innerhalb einer Art verschiedene Formen der Weibchen, die als eigentliche Weibchen, als Arbeiterinnen, oder mit mächtigen Kiefern versehene Krieger unterschieden werden und in ihrer Gestalt so stark von einander abweichen, dass ihre Abstammung von ein und demselben Mutterthier kaum glaubhaft erscheint. Diese Art des Polymorphismus, worin eine weitgehende Arbeittheilung ihren körperlichen Ausdruck gefunden hat, kann uns hier jedoch nicht näher beschäftigen, da sie uns von dem zweiten Theil unseres Themas, der

Mimicry, zu weit abbringen würde. Um letzterer näher zu kommen, müssen wir uns vielmehr ein Beispiel einer polymorphen Thierart aus einer anderen Insectenordnung holen, nämlich aus jener der Schmetterlinge oder Lepidopteren, deren buntes Farbenkleid in früheren Zeiten höchstens zu ästhetischen Betrachtungen Anlass gab, während es heute vor allem dem Naturforscher ein biologisches Problem von größtem Interesse darstellt. *Papilio memnon* L., den ich Ihnen hiermit vorführe, gehört zu den verbreitetsten Tagfaltern Ostindiens, der auch auf den Sunda-Inseln in einer Localrasse auftritt. Das Männchen dieser Art zeigt einen ziemlich eintönigen dunklen Habitus und ist oberseits bis auf die stahlblauen Schuppen vor dem Saume, welche namentlich auf den ungeschwänzten Hinterflügeln deutlich auftreten, fast zeichnungslos. Auf der Unterseite der Hinterflügel finden sich drei dem Saume parallele Fleckenbinden, welche bei der Festlandsform gegen den Innenwinkel in rothen Feldern stehen (var. *androgeus* Cr.). Die zu dieser Art gehörigen weiblichen Falter zeigen nun ein von dem Männchen durchaus verschiedenes Aussehen. Während *Memnon* var. *esperii* Butl. von Malacca noch in der Färbung der Hinterflügel mit dem Männchen übereinstimmt, ist der ganze Subapicaltheil der mit rothen Basalflecken versehenen Vorderflügel weiß gefärbt, bei *Memnon* var. *laomedon* Cr. von Java bekommen die Flügel zwischen den Rippen streifenartige Aufhellungen, bei var. *javanus* Haase tritt eine breite weiße,

orange gelb gesäumte Mittelbinde der Hinterflügel auf, bei var. *anceus* Cr. treten die dunklen Flecke am Saume der Hinterflügel getrennt auf, bei var. *achatiades* Esp. werden die Hinterflügel basalwärts rein weiß und sind in höchst auffallender Weise geschwänzt, haben also eine nicht bloß in der Färbung, sondern auch in der Form gelegene Änderung erfahren; das Gleiche ist bei var. *alcanor* Cr. der Fall, wo die Hinterflügel wieder stark verdunkelt erscheinen.

Es ist selbstverständlich, dass so verschieden aussehende Thiere wie die eben vorgeführten weiblichen Falter von *Papilio memnon* nicht nur selbständig beschrieben und benannt, sondern auch lange Zeit für ebensoviele Arten gehalten wurden. Erst der ausgezeichnete englische Naturforscher Wallace, bekannt als Mitbegründer der Selectionstheorie, hat durch eingehende Beobachtungen auf den Sunda-Inseln den endgiltigen Nachweis erbracht, dass alle diese für eigene Arten angesehenen *Papilio*-Formen nur das polymorph gewordene weibliche Geschlecht ein und desselben Falters darstellen. Seine Beobachtungen über diesen Gegenstand haben aber namentlich auch darum ein so hohes Interesse, weil er damit als erster für das indische Faunengebiet solche Fälle nachwies, welche Bates wenige Jahre früher (1861) für die Lepidopterenfauna Brasiliens als Mimicry¹⁾ bekanntgemacht hatte. Die

¹⁾ Dieser englische Ausdruck, der seine Wurzel ebenfalls in der griechischen Sprache hat, fand fast allgemeine

vorbesprochenen polymorphen Weibchen von *Papilio memnon* gleichen nämlich anderen, mit ihnen an derselben Localität fliegenden monomorphen (d. h. in beiden Geschlechtern gleich aussehenden) Papilioniden. So wird *Papilio sycorax* Gr. Smith von der weiblichen *Memnon*-Form *Anceus* Cr. und *Papilio Coon* F. von der *Memnon*-Form *Achatiades* Esp. copiert.

Wir sind damit zu dem zweiten Theil unseres heutigen Themas gelangt, und erscheint es angemessen, bevor ich Ihnen weitere hierher gehörige Fälle demonstriere, einige einleitende Bemerkungen über die viel bestrittene Erscheinung der sogenannten Mimicry zu machen.

Ich muss zu diesem Zwecke etwas weiter ausholen und Sie an eine allgemeine Erscheinung in der Welt der Organismen erinnern, die als Anpassung bezeichnet wird. Man versteht darunter bekanntlich jene Veränderungen, welche ein Organismus in unmittelbarer Beziehung zu bestimmten Verhältnissen der Außenwelt erfährt. Diese Veränderungen können alle Organsysteme betreffen, uns interessieren hier jedoch nur jene Fälle der Anpassung, welche sich auf das Äußere der Organismen beziehen und häufig auch als schützende Ähnlichkeit (protective resemblance), wozu namentlich die „sympathische Färbung“ gehört, bezeichnet werden.

Aufnahme in der Wissenschaft, und nur einige deutsche Puristen versuchten dafür das Wort „Nachäffung“ einzuführen.

Eine Thierart ist vor der Verfolgung ihrer Feinde selbstredend desto besser geschützt, je weniger sie von der Umgebung, in welcher sie gewöhnlich ihre Lebensbedingungen findet, auffällt.

Sie selbst werden vielleicht schon wiederholt Gelegenheit gehabt haben, bei einem Spaziergange am Lande einen Feldhasen in Ihrer unmittelbarsten Nähe aufspringen und davoneilen gesehen zu haben, der im Vertrauen auf seine dem Boden angepasste Färbung Sie ganz nahe herankommen ließ und in der That von Ihnen auch vollständig unbemerkt geblieben wäre, wenn ihn zuletzt nicht doch die Furcht bewogen hätte, das nach ihm benannte Panier zu ergreifen. Sein nächster Verwandter, der Schneehase, der die Hochalpen und den höheren Norden bewohnt, gleicht ihm zur Sommerszeit fast vollständig, vertauscht aber während der langen Wintermonate in Anpassung an die unwirtlichen Schneeflächen seines Aufenthaltes das braune Wollkleid gegen ein weißes. Zweifellos schützt nur dieser Wechsel im Haarkleide die Art vor der Ausrottung durch ihre immer hungrigen Feinde, zu welchen auch der Polarfuchs gehört, welcher einen ähnlichen Wechsel im Haarkleide durchzumachen von der Natur veranlasst wurde; denn auch er hat das Bedürfnis, unbemerkt zu bleiben, vielleicht weniger von seinen im Vergleiche zum Hasen gewiss minder zahlreichen Feinden, als von seiner eigenen Beute, der er sich möglichst unbemerkt nähern muss. Wir sehen also hier beide

Theile mit denselben Waffen der Anpassung um ihre Existenz ringen.

Die zahlreichsten und staunenerregendsten Beispiele schützender Ähnlichkeit liefert abermals die Insectenwelt. Ich brauche Sie nur an das wandelnde Blatt Javas, an die Stabheuschrecken Brasiliens oder an jene zahlreichen Fälle von Schutzfärbung zu erinnern, durch welche ruhende Waldschmetterlinge der Tropen einem gestielten Blatte oder sitzende Nachschmetterlinge einem Stück Rinde oder steif ausgestreckte Spannerraupen einem Ästchen gleichen.

Mimicry hat man früher jede solche schützende Ähnlichkeit genannt, bis Bates den Begriff auf jene Fälle einschränkte, wo eine Thierart von einer anderen Thierart in ihrem Äußeren nachgeahmt wird. Die Mimicry ist also ein Specialfall der Anpassung, in welchem nur nicht ein lebloses oder besser bewegungsloses Object der Außenwelt, sondern eine andere, mit der einer Anpassung bedürftigen Art vorkommende Thierform copiert wird. Die biologische Voraussetzung für die meisten Fälle dieser Erscheinung ist eine relativ größere Sicherheit des Modells als des Nachahmers, und in der That hat eine Untersuchung zahlreicher Beispiele, wo unzweifelhaft Mimicry vorliegt, den Nachweis erbracht, dass die nachgeahmte Art, sei es durch Waffen wie Stacheln oder Stinkdrüsen, sei es durch widerlichen Geschmack, welchen sie ihrer Nahrung als Larve verdankt, von ihren natürlichen Feinden gemieden und daher geschützt erscheint. Nament-

lich über den letzteren Punkt wurden von englischen Forschern weitgehende Versuche gemacht und ein reiches statistisches Material über die Schmachhaftigkeit, respective Widerlichkeit vieler Insecten gesammelt. Trotzdem ist unsere Einsicht in die complicirten Lebensbeziehungen dieser Thierformen noch immer eine zu lückenhafte, um alle Einwände, welche die Gegner der Mimicry-Theorie erheben, sofort mit statistischen Daten widerlegen zu können.

Sie werden auch sogleich den ungleich höheren biologischen Wert, welchen die Mimicry gegenüber einer bloßen Schutzfärbung gewährt, erkennen, wenn ich Sie darauf aufmerksam mache, dass die nur mit ihrer lebloseren Umgebung übereinstimmend gefärbten Thiere sofort bemerkbar und ihres Schutzes verlustig werden, wenn sie sich bewegen, während für die mimetischen Arten gerade auch für die Zeit der Bewegung die erworbene Ähnlichkeit ihre schützende Kraft bewährt.

Wir haben also bei der echten Mimicry in der Mehrzahl der Fälle ein geschütztes Modell und einen schutzbedürftigen Nachahmer zu unterscheiden. Letzterer zieht in der Regel aus dem fremden Kleide Nutzen, ohne erkennbaren Nachtheil für den rechtmäßigen Besitzer desselben. Allein nicht immer ist die Anpassung an das Äußere des Modells eine so harmlose für letzteres; zuweilen erborgt sich auch der räuberische oder parasitäre Angreifer das Kleid der Beute, um ungestörter ihre Schädigung vollbringen zu können.

Charakteristisch für die Fälle der Mimicry ist ferner, dass nur der äußere, ich möchte sagen oberflächliche Eindruck, den eine Thierart auf den Beschauer macht, copiert wird, hingegen alle wesentlichen, mehr inneren Charaktere unverändert bewahrt bleiben. Letztere bilden auch das entscheidende Kriterium, an dem sich die systematische Zugehörigkeit einer mimetisch gewordenen Art, so verschieden sie auch in der Tracht von ihren Blutsverwandten geworden sein mag, jederzeit erkennen lässt.

Das erborgte Kleid ist also auf Täuschung berechnet, sein Besitzer soll für etwas anderes gehalten werden, als er ist.

Ich möchte gleich hier einem bei Fernerstehenden leicht auftretenden Irrthume vorbeugen, welcher die Meinung aufkommen lässt, als läge bei der Mimicry eine zielbewusste Nachäffung des Modells seitens der nachahmenden Art vor. Dies ist keineswegs der Fall, selbst dort nicht, wo die nachahmende Thierform willkürliche Handlungen des Modells, etwa die eigenthümlich langsame Art des Fluges, copiert. Auch hier müssen wir eine mit der Organisation vererbte psychische Veranlagung, die allerdings noch einer individuellen Ausbildung fähig sein mag, annehmen.

Selbstverständlich müssen Nachahmer und Modelle zusammen vorkommen, und in den meisten Fällen haben beide Thierformen auch genau dieselbe zeitliche und örtliche Verbreitung.

Auch in dem Zahlenverhältnis, welches zwischen

den Individuen der nachahmenden Art und jener des Modells besteht, glaubte man anfangs ein sicheres Charakteristikon der Mimicry erblicken zu können. Thatsache ist nämlich, dass in der Mehrzahl der Fälle die Individuenzahl der nachahmenden Art ungleich geringer ist als jene des Modells. Ja einige der mimetischen Schmetterlingsarten gehören zu den seltensten Erscheinungen der Thierwelt, wovon nur wenige Exemplare bekannt sind. Thatsache ist ferner, dass in der Regel die Seltenheit einer mimetischen Art mit der erreichten Modellähnlichkeit im geraden Verhältnisse steht. Je größer die Ähnlichkeit, desto geringer die Individuenzahl der nachahmenden Art.

Hierin scheint auf den ersten Blick ein Widerspruch mit dem biologischen Erfolg der Mimicry zu liegen, da eher die Annahme berechtigt erschiene, dass mit zunehmender Ähnlichkeit auch der Schutz für die mimetische Art steige und demnach leichter eine starke Vermehrung derselben platzgreifen könne. Gesetzt den Fall, dies geschähe, was wäre die nothwendige Folge? Die natürlichen Feinde der copierten Art (des Modelles), welche ja die Geschmackswidrigkeit derselben selbst erst aus eigener Erfahrung kennen lernen müssen, bevor sie alle gleich aussehenden Individuen meiden, würden bei der Annahme auch nur einer gleichen Individuenzahl von Modell und Nachahmer ebenso oft ein geschmackswidriges als schmackhaftes Thier erbeuten, und der biologische Effect der Nachahmung wäre bald ein verfehlter. Die Verfolgung

würde eifriger betrieben, und die Individuenzahl des geschmackswidrigen Modells müsste darunter ebenfalls leiden, da mehr Individuen davon getödtet, wenn auch nicht verzehrt würden. Damit würde sich aber nothwendigerweise auch der früher in größerem Umfange bestandene Schutz der Anpassung für die mimetische Art verringern und vielleicht auch ganz verloren gehen. Wir sehen daraus, dass gerade die geringere Individuenzahl des schmackhaften Nachahmers eine Vergrößerung seines Schutzes bedeutet und mit zur Erhaltung seiner Art dient.

Wahrscheinlich steht jedoch die Individuenzahl der nachahmenden Art auch in einer gewissen Beziehung zur Gefährlichkeit des nachgeahmten Modells. Man hat nämlich in Brasilien die Beobachtung gemacht, dass gewisse Schmetterlingsarten der Gattung *Macroceme* aus der Familie der Glaucopiden, die mit fürchterlichen Stacheln versehenen Wespen aus der Gattung *Pepsis* täuschend nachahmen, häufiger als ihre Modelle anzutreffen sind, und daraus den berechtigten Schluss gezogen, dass große Ähnlichkeit mit einem allgemein gefürchteten Thier genügt, um der nachahmenden Art eine ungestörte Vermehrung zu sichern.

Kehren wir nun wieder zur Betrachtung des besprochenen Polymorphismus von *Papilio memnon* zurück, so wird uns diese Erscheinung nunmehr verständlich, wenn wir erfahren, dass das Weibchen dieses Falters an den verschiedenen Localitäten sich je einem ande-

ren geschützten Falter in seinem Äußeren angepasst hat. Wir haben also hier einen durch Mimicry erklärbaren Polymorphismus vor uns. An jeder Localität ist es eine andere *Papilio*-Art, welche als Modell dient, deren geschützter Zustand aber in allen Fällen darum außer Zweifel steht, weil die Raupen aller dieser als Modell dienenden Falter auf giftigen *Aristolochia*-Pflanzen leben, sodass auch die Falter zum mindesten als geschmackswidrig gelten müssen. Im Gegensatze dazu leben die Raupen von *Papilio memnon* auf *Citrus*-Arten und bilden erwiesenermaßen eine gesuchte, schmackhafte Beute für ihre Verfolger.

Gerade bei dieser Art lässt sich auch erkennen, wie in der für Mimicry charakteristischen Weise tatsächlich nur der äußere Eindruck des Modells zu erreichen gesucht wird, was namentlich sofort aus Vergleich von *Papilio memnon* var. *anceus* Cr. und seinem Modell *Papilio Sycorax* Gr. Smith hervorgeht, wo der weiße Halskragen letzterer Art durch eine engbegrenzte weiße Basalfärbung der Vorderflügel bei *Anceus* Cr. ersetzt scheint, wodurch im Fluge nothwendigerweise der fast gleiche Gesichtseindruck bei dem Verfolger entstehen muss.

In einer zweiten Gruppe mimetischer Tagfalter finden wir als Nachahmer indische und afrikanische Vertreter der Nymphalidengattung *Hypolimnas*. Das Männchen der hier vorzugsweise in Frage kommenden Art von *Hypol. missippus* L. besitzt ein sehr charakteristisches Äußere, indem es auf der schwarzblauen Ober-

seite auf jedem Flügel einen großen weißen Mittelfleck führt. Das dazugehörige Weibchen zeigt stets ein von den Männchen sehr verschiedenes Aussehen und ahmt darin täuschend braungelb gefärbte Falter der Gattung *Danais* nach, welche ebenfalls durch die Raupennahrung (Asclepiadeen) geschützt erscheinen; so gleicht *Hypol. misippus* ♀ var. *diocippus* Cr. dem *Danais chrysippus* L., eine weitere Form des *Misippus*-Weibes dem *Danais alcippus* Cr. und die *Misippus*-Form *Inaria* Cr. dem *Danais dorippus* Klug.

Die Mimicry innerhalb der vorgeführten Gattung *Hypolimnas* ist auch darum besonders bemerkenswert, weil sie uns bei einigen Formen zeigt, dass die in den bisher genannten Fällen überall nur beim Weibchen auftretende schützende Ähnlichkeit sich auch auf das Männchen erstrecken kann. So sehen wir beide Geschlechter von *Hypol. anomala* Wall. die mit ihnen fliegende geschützte *Euploea Dufresnii* God. copieren.

Wallace hat die *Hypolimnas*-Art darum „*Anomala*“ genannt, weil bei ihr im Gegensatz zu den Stammformen dieser Gattung, als welche *Hypol. misippus* und *Hypol. bolina* anzusehen sind, das Weibchen einen blauen Schiller zeigt, welcher dort nur dem Männchen als geschlechtliche Auszeichnung zukommt.

Der Blauschiller stellt eben hier keine geschlechtliche Auszeichnung dar, sondern bezeichnet nur einen höheren Grad der Anpassung, welchen das Weibchen der nachahmenden *Hypolimnas*-Art an die als Modell dienende prächtige *Euploea* erworben hat.

Ein Vergleich der früher besprochenen Fälle mit jenem der monomorph, d. h. in beiden Geschlechtern mimetisch gewordenen *Hypol. anomala* lässt uns einen als allgemeine Regel für die mimetische Anpassung anzusehenden Vorgang erkennen, wonach die mimetische Ähnlichkeit in allen Fällen zuerst bei dem für die Art-erhaltung wichtigeren weiblichen Geschlechte auftritt, welches auch wegen seiner im allgemeinen geringeren Flüchtigkeit den Nachstellungen von Feinden leichter zum Opfer fällt; erst wenn die Ähnlichkeit des weiblichen Geschlechtes allein mit dem geschützten Modell zur Erhaltung der Art nicht ausreicht, scheint schließlich auch das männliche Geschlecht an der mimetischen Anpassung theilzunehmen, sodass in diesen Fällen dann die Art in beiden Geschlechtern ihr ursprüngliches Aussehen verloren hat und wieder monomorph, d. h. in beiden Geschlechtern gleich aussehend geworden ist.

Sie ersehen daraus, dass Monomorphismus und Polymorphismus keineswegs immer dem ursprünglichen (primären) und abgeleiteten (secundären) Zustände entsprechen, sondern dass vielmehr Monomorphismus auch ein tertiäres oder noch späteres Stadium bezeichnen kann, welches eine Art im Laufe ihrer Umbildungen erreicht hat.

Schöne Beispiele monomorph gewordener mimetischer Arten finden wir z. B. auch in dem nordindischen Papilioniden *Agestor* Gray und *Caunus* Westw., denen als Modelle *Danaïs tytia* L., resp. *Euploea rhodamanthus* F. dienen, und der nordamerikanischen *Limenitis*

archippus Cr., die *Danais plexippus* L. in besonders vollendeter Weise nachahmt; ferner in den an der Goldküste fliegenden *Papilio ridleyanus* White und *Pseudacraea boisduvalii* Dbld., welche beide ein und dasselbe Modell in *Acraea Egina* Cr. copieren.

Überblicken wir die Gesammtheit der bisher in der Literatur bekannt gewordenen Fälle mimetischer Anpassung, so finden wir die weitaus größte Zahl derselben unter den Insecten und hier wieder bei den Lepidopteren.

In der Regel gehören Modell und Nachahmer derselben Insectenordnung, aber verschiedenen Familien an. Seltener sind Fälle, wo beide Theile in verschiedenen Ordnungen stehen. Einen hierher gehörigen Fall habe ich heute bereits erwähnt, nämlich wo südamerikanische *Macrocneme*-Arten (Lepidopteren aus der Familie der Glaucopiden) *Pepsis*-Arten (Hymenopteren) copieren.

Gerade in der Nachahmung der mit Giftstacheln versehenen Hautflügler seitens vollständig wehrloser Vertreter anderer Insectenordnungen feiert überhaupt die Mimicry ihre größten Triumphe.

Ich erinnere Sie nur an unsere Glasflügler (Sesien), bekanntlich unschuldige Schmetterlinge, die Wespen täuschend gleichen, und muss Sie besonders auf weitere südamerikanische Glaucopiden aufmerksam machen, bei welchen nicht bloß die Färbung der als Modell dienenden Thiere copiert wird, sondern selbst weitgehende körperliche Umformungen stattfinden, wie die Nach-

bildung der Wespentaille (namentlich in der Gattung *Myrmecopsis*) seitens der sich sonst nicht eines so schlanken Wuchses erfreuenden Lepidopteren.

Einige Fliegenarten aus der Gattung *Volucella* ahmen theils Hummeln nach, so *Voluc. bombylans* L. den *Bombus lapidarius* L. und *Voluc. bombylans* var. *plumata* Meig. den *Bombus hortorum* Latr., theils Wespen, wie *Voluc. zonaria* Poda die *Vespa media* Geer. Auch hier gibt uns die nähere Kenntniss der Lebensweise den Schlüssel für das Verständniss dieser auffallenden Ähnlichkeiten, wenn wir erfahren, dass die Larven der beiden ersteren Fliegenarten in Hummelnestern, jene der letzteren aber in Wespennestern schmarotzen. Die Mutterthiere der parasitischen Fliegenlarven betreten, geschützt durch ihre Ähnlichkeit, mit großer Kühnheit das Heim der wehrhaften Hautflügler und legen dort ihre Eier ab. Auch Ameisen sind Gegenstand mehrfacher Nachahmung seitens Vertreter anderer Insectenordnungen. So ahmt das Weibchen einer Wanze aus der Familie der Capsiden aus Istrien (*Alloeonotus distinguendus* H.-S.) eine Ameisenart (*Formica aethiops* Latr.), mit der sie zusammen auf Bäumen vorkommt, dadurch nach, dass die dunklen Flügel der weiblichen Wanze verkürzt sind, und die auch beim Männchen vorhandene helle Fleckenzeichnung derselben die Umrisse des Ameisenkörpers für einen Beobachter aus der Vogelperspective vortäuscht.

Eine weitere in beiden Geschlechtern flügellos gewordene Wanze (*Camponotidea saundersii* Putl.) von

Pola ahmt dieselbe baumbewohnende *Formica*-Art in noch viel vollkommenerer Weise nach.

Besonderes Interesse erregt die Nachahmung einer Ameise (*Formica fusca* L.) durch die Larve einer einheimischen Wanze (*Nabis lativentris* Boh.), nicht bloß wegen der hohen Ausbildung der Mimicry, welche sich darin ausspricht, sondern auch darum, weil wir darin eines der wenigen Beispiele mimetischer Anpassung mit aggressiver Tendenz auch für die mitteleuropäische Fauna besitzen, da Angriffe der räuberischen *Nabis*-Larve auch auf Ameisen außer Zweifel stehen. Ein besonders merkwürdiges Beispiel von Ameisen-Nachahmung ist schließlich auch noch jenes von *Heteronotus nigricans* Lap., einer südamerikanischen Membracide aus der Familie der Cicaden, deren vorderster Rumpfabschnitt (Prothorax) große, blasige Auftreibungen zeigt, die genau die Segmentierung eines Ameisenkörpers wiederholen. Der eigentliche Körper des relativ kleinen Thieres wird durch diese Schutzbildung fast ganz verdeckt.

Ihnen auch nur eine allgemeine Übersicht über das Vorkommen mimetischer Anpassung bei den wichtigsten Insectenordnungen zu geben, würde Ihre Geduld zu sehr in Anspruch nehmen; ich muss mich daher auf den Hinweis beschränken, dass außer den bisher durch Beispiele vorgeführten Insectenordnungen auch bei Orthopteren und Coleopteren zahlreiche Fälle mimetischer Anpassung bekannt wurden.

In der Classe der Spinnenthiere (Arachniden) ist

es namentlich die von Vögeln und Wespen stark verfolgte Familie der Attiden (Springspinnen), deren Vertreter Ameisen in ausgezeichneter Weise nachahmen.

Unter den Wirbelthieren wurde bei den Reptilien namentlich die Ähnlichkeit vieler giftfreien Schlangen Südamerikas mit den daselbst vorkommenden, sehr auffallend gefärbten und wegen ihres heftig wirkenden Giftes gefürchteten Korallenschlangen (Elapiden) als Mimicry gedeutet.

Bei den Säugethieren sind nur einzelne zweifelhafte Fälle mimetischer Anpassung, so zwischen südasiatischen Spitzhörnchen (*Cladobates*, aus der Ordnung der Insectenfresser) und echten Eichhörnchen (*Sciurus*, aus der Ordnung der Nagethiere), bekannt geworden, in deren biologischer Deutung jedoch Wallace und Erich Haase (mit Blyth) von einander abweichen.

Diese kurzen Angaben über das vereinzelte Vorkommen von Mimicry außerhalb der Classe der Insecten legen mir die Pflicht auf, meine bereits zu Beginn der heutigen Mittheilungen gemachte Bemerkung, wonach uns erkennbare, natürliche Ursachen die Beschränkung dieser Erscheinung auf die Insectenwelt erklärlich machen, zu rechtfertigen; denn nichts würde vielleicht näher liegen als die Annahme, dass eine zweifellos so arterhaltende Einrichtung wie die Mimicry möglichst oft in allen Thierclassen und an allen Orten der Erde sich finden sollte, während wir sie thatsächlich nur in einer Thierclassen und hier nicht allzu häufig und vornehmlich nur in den Tropen antreffen. Der Grund hie-

für liegt darin, dass die Insecten unter den Landthieren weitaus das arten- und individuenreichste Contingent stellen, dessen Lebensbeziehungen viel regere und verwickeltere sind als anderwärts.

Mit anderen Worten, der Kampf ums Dasein in dieser Thierclassen ist ein schärferer, und dieses Ringen nach der Existenz steigert sich noch gegen die Wendekreise und erreicht seinen Höhepunkt in den Tropen. Dort hat die Natur auch Veranlassung, außerordentliche Mittel des Angriffes und der Abwehr zu schaffen, zu welchen wir auch die Mimicry zählen müssen.

Am ersten nach den Insecten wäre das Vorkommen mimetischer Schutzeinrichtungen noch bei marinen Thierformen zu erwarten, die in Bezug auf massenhaftes Auftreten selbst die Insecten noch weit übertreffen. Vielleicht gibt es auch thatsächlich mimetische Formen darunter, deren Erkennung bisher nur der Beobachtung entgangen ist, vielleicht aber auch trägt die im allgemeinen viel geringere Ausbildung des Gesichtsinnes bei Wasserbewohnern Schuld, dass sich die Auslese dort nicht der mimetischen Anpassung bemächtigt hat.

Als Begründer der Mimicrytheorie habe ich bereits Bates und Wallace genannt. Auch Darwin hat sich mit der Frage eingehend beschäftigt. Für die äthiopische Fauna wies namentlich Trimen schöne Fälle mimetischer Anpassung nach, von welchen jener von *Papilio merope* Cr. der bekannteste wurde.

Aber auch deutsche Gelehrte haben an dem wei-

teren Ausbau der Theorie gearbeitet, so Fritz Müller, Ad. Seitz und vor allem Erich Haase, dessen Hauptwerk Untersuchungen über die Mimicry gewidmet war.

In neuester Zeit sind es wieder englische Forscher wie Poulton, Dixey und Ch. Swinhoe, welche der Frage ihr wissenschaftliches Interesse zuwenden.

Unsere bisherigen Betrachtungen haben fast ausschließlich die Darstellung thatsächlicher Verhältnisse zum Gegenstand gehabt. Wir haben verschiedene Arten des Polymorphismus kennen gelernt, wir haben gesehen, wie in den besprochenen Fällen polymorpher Arten diese Erscheinung durch Mimicry ihre Erklärung findet; wir haben in letzterer einen Specialfall der Anpassung erkannt, in welchem eine Thierart von einer anderen copiert wird, und haben uns auf die Angabe einiger näherer Begleiterscheinungen und auf eine summarische Übersicht der bekannten Fälle beschränkt.

Noch vor nicht ganz vier Decennien hätten ähnliche Mittheilungen damit ihren Abschluss finden müssen. Es ist Ihnen jedoch bekannt, welcher ungeahnten Aufschwung seither jene Wissenschaft genommen hat, welche sich die Erforschung der Lebenserscheinungen zur Aufgabe stellt. Sie hat nicht bloß die unbesiegbare Überzeugung hervorgerufen, dass alle Organismen in Abhängigkeit von der Außenwelt entstanden und so geworden sind, wie sie uns heute erscheinen, sondern sie hat uns auch Wege gewiesen, auf welchen wir tiefer in die Geheimnisse der organischen

Welt einzudringen vermögen. Auch hier herrscht überall das Verhältnis von Ursache und Wirkung, dessen Erforschung nicht minder unser Denkvermögen fesselt, als es bis dahin ausschließlich bei den Erklärungen der Naturphänomene durch die sogenannten exacten Naturwissenschaften der Fall war.

Versuchen wir uns nun einen Vorgang zu vergegenwärtigen, welcher zur Entstehung mimetischer Schutzanpassung geführt haben mag.

Voraussetzung dafür ist die Coexistenz zweier Thierformen, wovon die eine aus irgend einer Ursache vor den Nachstellungen natürlicher Feinde relativ geschützt ist, die andere dagegen arg darunter zu leiden hat, so dass ihr Vernichtung droht. Sofern nun zwischen diesen beiden Thierformen überhaupt nur eine allgemeine Ähnlichkeit besteht, wird es dank der stets vorhandenen Variabilität unter den Weibchen der stark bedrängten Art Individuen geben, welche in irgend einem Punkte der geschützten Art ähnlicher sind als ihre sonstigen Artgenossinnen. Sicherlich genügt diese ganz oberflächliche oder einseitige Ähnlichkeit unter Umständen doch, um gerade diese weiblichen Individuen vor dem Untergange zu bewahren, so dass sie in die Lage kommen werden, für die Erhaltung ihrer Art sorgen zu können.

Es unterliegt nun keinem Zweifel, dass nützliche Charaktere im Vererbungswege eine Steigerung erfahren. Die Nachkommen der durch solche schwach entwickelten Merkmale geschützt gewesenen Vorfahren

werden demnach eine Steigerung dieser Merkmale aufzuweisen haben. Aber auch unter ihnen werden wieder jene Individuen am ehesten zur Fortpflanzung gelangen, welche die durch Ähnlichkeit mit der immunen Art schützenden Charaktere am ausgebildetsten besitzen.

Denken Sie sich nun diesen Vorgang der natürlichen Auslese durch ungezählte Generationen fortgesetzt, so werden Sie nicht bloß die Steigerung ursprünglicher Ähnlichkeitscharaktere, sondern auch das Auftreten und die Ausbildung weiterer solcher für die Arterhaltung nützlicher Merkmale begreiflich finden.

Immer ist es die Auslese, welche in jeder Generation durch Vernichtung des minder Ähnlichen regulierend eingreift und hiedurch in manchen Fällen schließlich jene staunenerregende Übereinstimmung schafft, die wir heute an mehreren Beispielen bereits kennen gelernt haben.

Unter der Annahme parallel verlaufender Ausleseprozesse wird es uns auch verständlich, wieso die nachahmende Art gleichsam die Variabilität des Modells mitmachen kann.

Einen Punkt, den ich hier nur berühren kann, betrifft die Thatsache, dass die mimetische Ähnlichkeit, welche — wie wir gehört haben — in der Regel nur im weiblichen Geschlechte entsteht und dort ausgebildet wird, sich nicht auch sogleich im Vererbungswege auf das männliche Geschlecht überträgt. Nothwendigerweise finden durch die weibliche Auslese Veränderun-

gen in der Vererbungssubstanz (im Keimplasma) der Art statt, welche jedoch der Anlage dieses Geschlechtes coordiniert bleiben, d. h. nur dann zur Entwicklung gelangen, wenn aus dem Ei wieder ein weibliches Thier entsteht. Die mimetische Anpassung ist demnach wenigstens in den Anfängen ihres Entstehens gleichsam nur als ein secundärer Geschlechtscharakter des weiblichen Thieres aufzufassen.

Gegen die geschilderte Entstehungsart der Mimicry durch natürliche Auslese wurden mannigfache Einwendungen erhoben; selbstverständlich können die Einwürfe jener — sagen wir — bequemen Köpfe außer acht gelassen werden, die sich über die so auffallende Ähnlichkeit nicht nahestehender Thierformen keine Gedanken machen, sondern sie einfach als gegebene Thatsachen hinnehmen und dafür die Mimicry als ein Product biologischer Phantasie bezeichnen. Der offene Verzicht auf eine Erklärung ist eben der reine Gegensatz jeder Wissenschaft.

Schon etwas ernster zu nehmen ist der Einwand, dass die schutzbedürftige Art, unter der Voraussetzung einer anfangs doch nur geringen Ähnlichkeit mit dem immunen Vorbilde, von ihren Feinden, für deren Gesichtssinn wir ja ebenfalls eine Steigerung durch natürliche Auslese zugestehen müssen, gar bald erkannt und wahrscheinlich eher ausgerottet werden dürfte, bevor sie die zur Täuschung erforderliche, durch viele Generationen nothwendige Steigerung der mimetischen Anpassung erfahren hätte.

Erlauben Sie, dass ich Ihnen hierauf mit dem fingierten Beispiel eines amerikanischen Schriftstellers antworte:

Denken wir uns auf einer Insel eine Anzahl nicht zu rasch laufender Hasen und ebenso eine Anzahl nicht zu rasch laufender Hunde ausgesetzt; für die Hasen biete die Vegetation der Insel reichliche Nahrung, die Hunde seien jedoch mit ihrem Nahrungsbedürfnis einzig und allein auf das Erjagen von Hasen angewiesen. Zweifellos würden hierbei die flüchtigsten Hunde gegenüber den minder raschen beim Nahrungserwerbe im Vortheile sein, nur sie kämen daher dazu ihre Art zu erhalten. Andererseits könnten auch nur die flüchtigsten unter den Hasen der Verfolgung der Hunde entgehen. Es würde also in beiden Lagern eine natürliche Auslese der flüchtigsten Individuen stattfinden, und dies würde bei den beiderseitigen Nachkommen eine in enger Wechselwirkung stehende Steigerung dieser Eigenschaft zur Folge haben müssen, so dass schließlich ein Grad der Flüchtigkeit erreicht würde, woran kein Individuum unter den beiderseitigen ersten Vorfahren auch nur annähernd herangereicht hätte. Wenden wir diese richtige Schlussfolgerung zur Widerlegung des eben erwähnten Einwurfes gegen die Entstehung der Mimicry durch Auslese an, so werden wir gerade in einem steigerungsfähigen Unterscheidungsvermögen der Nachsteller denjenigen Factor erblicken müssen, welcher durch scharfe Auslese am kräftigsten zur weitgehendsten Übereinstimmung von

Modell und Nachahmer beiträgt. Wie dort die beiderseitige Flüchtigkeit durch die Auslese die möglichste Steigerung erfahren müsste, so bewirkt hier jede Steigerung des Unterscheidungsvermögens der Verfolger die Erreichung eines höheren Grades mimetischer Ähnlichkeit seitens der Verfolgten.

Ein weiterer häufig erhobener Einwand gegen die Mimicrytheorie ist auch folgender: es sei nicht zu wundern, dass Thierformen, welche an denselben Orten unter annähernd gleichen Verhältnissen vorkommen, einander ähnlich würden, da sie ja denselben Einflüssen der Außenwelt ausgesetzt seien. Gleiche Lebensbedingungen ließen auch bei nicht nahe verwandten Arten eine analoge Entwicklungsrichtung eintreten, und diese Annahme allein sei zur Erklärung auch der auffallendsten Ähnlichkeiten ausreichend.

Dagegen lässt sich vor allem einwenden, dass nach dieser Ansicht eine doch so häufig bloß im weiblichen Geschlechte auftretende Ähnlichkeit mit einer anderen Art ganz unverständlich bliebe, ja geradezu der Annahme widerspräche, dass gleiche Lebensbedingungen auch gleiche Wirkungen hervorbrächten, da beide Geschlechter einer dimorphen mimetischen Art, namentlich auch während des Larvenstadiums unbestritten denselben Einflüssen der Außenwelt ausgesetzt sind.

Zur weiteren Widerlegung dieser Ansicht convergenter Entwicklung scheint mir namentlich auch ein zuerst von Poulton bekannt gemachtes Beispiel einer merkwürdigen Mimicry sehr geeignet, bei wel-

chem als Modell eine Ameise (*Oecodoma cephalotis*) aus Britisch-Guiana, welche zu jenen merkwürdigen Formen gehört, die Blattausschnitte eintragen, dient. Die Ameise hält beim Eintragen den Blattausschnitt zwischen ihren Kiefern ober ihrem Körper, so dass die Last aufrecht zu stehen kommt.

Mit dieser Ameise kommt nun die Larve einer *Stegaspis*-Art, welche zu den Membraciden (Cicaden) gehört, vor, die mit ihrem stark compressen, grün gefärbten und auf der Rückenschneide wie der Blattrand gesägt erscheinenden Körper, sowie mit ihren braunen Beinen so vollständig den Eindruck einer blatttragenden Ameise macht, dass ihr erster Beobachter (Sclater) den zwingenden Eindruck einer mimetischen Anpassung erhielt.

Wenn wir auch zugestehen müssen, dass die Membracidenlarve vielleicht schon eine allgemeine schützende Blattähnlichkeit erworben hatte, bevor mimetische Anpassung begann, so können wir uns doch keinen anderen Weg der Entstehung dieser Ähnlichkeit denken als jenen der Auslese, und geradezu wortlos müssen die Anhänger gleicher Entwicklungsrichtung vor diesem Beispiele stehen, wo keine in der Organisation begründeten Verhältnisse, sondern nur eine regelmäßige Handlung des Modells durch die Körperbildung der schutzbedürftigen Art nachgeahmt wird.

Sie werden bereits erkannt haben, dass der früher gegebene Darstellungsversuch für die Entstehung

mimetischer Anpassung auf der Selectionstheorie, wie sie durch Darwin begründet wurde, beruht.

Ich bin Ihnen am Schlusse meiner Mittheilungen nur den Hinweis schuldig, dass gerade die Selectionstheorie in letzter Zeit wieder den heftigsten Angriffen, namentlich seitens jüngerer Biologen, ausgesetzt ist.

Es kann eben nicht gelegnet werden, dass die Selectionstheorie, mit deren Hilfe man anfangs alle Räthsel der organischen Welt lösen zu können hoffte, so weitgehenden Erwartungen zu entsprechen nicht im Stande war, da ihre erklärende Kraft nur unter gewissen, durch sie selbst aber nicht erklärbaren Voraussetzungen statthat.

Eines ihrer wenigen unbestrittenen Bollwerke bildet jedoch die Erscheinung der Mimicry, für deren wissenschaftliche Erklärung keine andere Hypothese ausreicht. Da wir es in der organischen Welt überall mit der Wirkung combinierter Kräfte zu thun haben, dürfen wir uns demnach immerhin glücklich schätzen, in der natürlichen Auslese einen jener Factoren erkannt zu haben, mit welchen die Natur ihre Wunderwerke vollbringt, und der Ihnen heute hoffentlich auch einige Einsicht in das Wesen der Mimicry verschafft hat.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Schriften des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse Wien](#)

Jahr/Year: 1897

Band/Volume: [37](#)

Autor(en)/Author(s): Rebel Hans

Artikel/Article: [Polymorphismus und Mimicry. 89-117](#)