Über Fütterungsversuche mit Tagfaltern und Vögeln in der Mimikryforschung.

(Kritik der Schmetterlingsmimikry. VII.)¹⁾

Von **Franz Heikertinger**, Wien.

Bald nach Aufstellung der Mimikryhypothese durch die bekannten englischen Forscher Henry Walter Bates und Alfred Russel Wallace ergab sich die Notwendigkeit der exakten Untersuchung der ökologischen Voraussetzungen dieser Hypothese. Hinsichtlich der bald in den Vordergrund getretenen Schmetterlingsmimikry waren es insbesondere zwei ökologische Grundfragen, die nach Untersuchung verlangten: Erstens die Frage, ob die Tagfalter von ihren Feinden in einem Ausmaß gejagt werden, daß sich hieraus eine richtunggebende Beeinflussung des Farbkleides der Falter eines bestimmten Gebietes ergeben könnte, und zweitens die Frage, ob gewisse Faltergruppen von den Feinden tatsächlich verschmäht werden.

Zur Untersuchung standen drei Wege offen. Zwei Wege zur Untersuchung des freilebenden Feindes: Freilandbeobachtung und Mageninhaltsanalyse; ein Weg zur Untersuchung am Käfigtier: der Fütterungsversuch. Der zunächstliegende, bequemste und daher zuerst begangene, zugleich aber auch der mindestwertige Weg war der Fütterungsversuch mit dem Käfigtier. Seiner Beleuchtung soll diese Abhandlung gewidmet sein.

¹⁾ I. Das Rätsel des *Papilio dardanus* und seine Lösung. Biol. Zbl. 53, 1933, S. 561—590. — II. Die Mimikrytypen der afrikanischen Papilioniden und ihr Verhältnis zu den nichtmimetischen Verwandten. A. a. O. 54, 1934, S. 365—389. — III. Die Mimikrytypen der afrikanischen Nymphaliden und ihr Verhältnis zu den nichtmimetischen Verwandten. A. a. O. 55, 1935, S. 461—483. — IV. Die Mimikrymodelle der Tagfalter Afrikas und ihr „Ekelgeschmack“. A. a. O. 56, 1936, S. 151—166. — V. Werden die Tagfalter von Vögeln gejagt? (I. Freilandbeobachtungen. A. a. O. 56, 1936, S. 463—494. — II. Mageninhaltsuntersuchungen. A. a. O. 57, 1937, S. 2—21.) — VI. Die Mimikry der Tagfalter Südamerikas: Die Dismorphiinen. Verhandl. Zool.-bot. Ges. Wien 86/87, 1937, S. 35—72.

J. Die an Versuche zu stellenden Anforderungen.

Am Anfange dieses Weges steht eine Erkenntnis, die allzu leicht übersehen wird: Alle Versuche sind unnatürlich. Auch die am sorgfältigsten der Natur nachgeahmte Versuchsanordnung wird diesen unnatürlichen Grundzug nur mildern, nicht aber ausschalten können. Bindende Schlüsse auf das Verhalten freilebender Tiere können aus Versuchsergebnissen mit Käfigtieren nicht gezogen werden.

Ich möchte vorerst die Schwierigkeiten und Fehlerquellen des Fütterungsversuchs im allgemeinen kurz beleuchten. Für die hier gestellte engere Frage — Tagfaltermimikry — kommen überdies noch die zunächst folgenden weiteren Einschränkungen in Betracht.

Als ernsthafte Feinde der Tagfalter von hinreichender Intelligenz, um Farbzeichnungsunterschiede bewerten zu können, kommen nur Vögel in Frage. Amphibien und Reptilien erfüllen diese Forderung nicht; auch nicht die Raubarthropoden mit ihrer ganz anders gearteten Sinnesorganisation. Die erste der oben gestellten Grundfragen — nach dem Ausmaß der Freilandtagfalterjagd der Vögel — entzieht sich grundsätzlich der Beantwortung durch den Fütterungsversuch. Es besteht ein fundamentaler Unterschied zwischen „jagen“, d. h. verfolgen und einfangen, und zwischen dem mühelos-bequemen Verzehren eines vorgelegten toten oder doch fluchtunfähig gemachten Falters im Fütterungsversuch. Es bleibt unbewiesen, ob ein Vogel, der einen hingelegten Falter aufnimmt, denselben Falter, wenn er im Wiesenlande draußen dahinflattert, verfolgen würde. Dazu gehört eine Fluggewandtheit, wie sie nicht viele Vögel besitzen. Zudem sind die Tagfalter unbegehrte, magere Bissen mit übergroßen Flügeln; die Mühe des Fanges bleibt unbelohnt. Die Frage, ob Tagfalter im Freiland von Vögeln gejagt werden, ist also mit dem Fütterungsversuch überhaupt unlösbar.

Vom Wesen der Käfigvögel im allgemeinen ist zu sagen: Der frisch eingefangene Vogel ist ängstlich und scheu; der eingewöhnte hat sich an eine ihm ursprünglich fremde, anfänglich vielleicht verweigerte weiche, saftige Käfignahrung — das bekannte „Weichfutter“ der Vogelpfleger — gewöhnt; seine rauhere Freilandnahrung ist ihm fremd geworden. Zahlreich sind die Bei-

Über Fütterungsversuche m. Tagfaltern u. Vögeln i. d. Mimikryforschung. 7

spiele dafür, daß gefangene Vögel ihre normale Freilandnahrung ablehnten. Ein normal gehaltener Käfigvogel ist nie hungrig. Zumeist steht während des Versuches ein gefüllter Futternapf im Käfig; jedenfalls ist er sicher, regelmäßig sein gewohntes, weiches Futter zu erhalten. Wohl aber quält ihn die Beschäftigungslosigkeit, die Langweile des Käfiglebens. Vorgelegte Insekten betrachtet er weniger als Nahrung — diese bekommt er erfahrungsgemäß in anderer Form —, sondern als Gegenstände seiner Neugier. Diese Einsicht ist der Schlüssel zum Benehmen aller nichthungrigen Käfigvögel in den Versuchen: Sie besehen sich ein Gebotenes neugierig, oft mit scheuer Vorsicht (Misoneismus); hacken es an, zerkleinern es — wobei es sich um keine Geschmacksprüfung, sondern nur um ein mechanisches Prüfen, ein Mundgerechtmachen des Bissens handelt — verschlucken ein Stück davon oder wohl auch das Ganze, oder sie verlassen, von anderem abgelenkt, das Gebotene, oft um nach einer Weile wiederzukommen und das Spiel fortzusetzen. Das schließliche Ergebnis hängt von der Laune des Versuchstieres ab; es ist oft gegensätzlich bei Tieren gleicher Art, ja beim selben Individuum zu verschiedenen Zeiten. Nur wer dieses Launenspiel der Käfigvögel kennt und richtig einschätzt, wird zu einer richtigen Ausdeutung der Versuchsergebnisse gelangen¹⁾.

¹⁾ Ich habe den sehr bedingten Wert der Käfigtierversuche in einer Reihe von Arbeiten beleuchtet. Ich verweise auf einige von ihnen: Die metöke Myrmekoidie. Biol. Zentralbl. 39, 1919, S. 92—93. — Zur Lösung des Trutzfärbungsproblems. Der Fall *Pyrrhocoris apterus* und das Prinzip der Ungewohntfärbung. Wien. Ent. Zeitg. 37, 1919, S. 183 ff. — Die Wespenmimikry oder Sphekoidie. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 71, 1921, S. 370 ff. — Sind die Wanzen (Hemiptera heteroptera) durch Ekelgeruch geschützt? Biol. Zentralbl. 42, 1922, S. 441 ff. — Methodik der Erforschung des Mimikryproblems usw. Abderhaldens Handbuch d. biol. Arbeitsmethoden, Abt. IX, 4, 1922, S. 116 ff. — Einige Versuche mit der „warnfarbigen“ Raupe von *Euchelia jacobaeae* L. Zeitschr. wiss. Ins.-Biol. 24 (33), 1929, S. 38—43. — Die Coccinelliden, ihr „Ekelblut“, ihre Warltracht und ihre Feinde. Biol. Zentralbl. 52, 1932, S. 386—398. — Werden übelriechende und giftige Käfer von Insektenfressern gemieden? Entom. Blätt. 31, 1935, S. 87 ff. — Insbesondere ist auf diese Frage eingegangen in etlichen Arbeiten aus letzter Zeit: Noch ein Wort über Wespenmimikry. Zeitschr. Morphol. Ökol. Tiere 31, 1936, S. 273 ff. — Zur Frage des Ekelgeschmacks der *Euchelia*-Raupe. Zeitschr. Morphol. Ökol. Tiere 35, 1939, S. 586—593. — Über einige Fütterungsversuche mit Vögeln und Zygaenen. Entom. Rundschau 56, 1939, S. 337—340, 355—356. — Exakte Mimikryforschung und angewandte Entomologie. Zeitschr. f. angew. Entom. 26, 1940, S. 619 ff.

Der Neugier der Vögel entgegen steht ihr oft bis zu Furcht-äußerungen gesteigertes Mißtrauen vor Ungewohntem, Fremdem (Misoneismus). Die unschuldigsten, lebendigen oder leblosen Dinge können Schreckensäußerungen auslösen. Hat sich der Vogel aber einmal an das Neue gewöhnt, so kann es bald zu einer Lieblingsnahrung werden.

Diesen im Wesen der Käfigvögel gelegenen Schwierigkeiten gesellen sich solche der Versuchsanordnung.

Man ist seinerzeit vielfach von der Annahme eines für alle oder doch für die meisten Feinde gemeinsamen Ekelgeschmacks ausgegangen. Ein solcher wäre allerdings mit Hilfe der verschiedensten Versuchstiere allgemeingültig nachzuweisen gewesen; mit Säugetieren wie mit Vögeln, Reptilien und Amphibien, ja auch mit Raubinsekten und Spinnen. Deshalb wurden alle diese Tiere zu den Versuchen herangezogen.

Die Erfahrung hat jedoch ergeben, daß Versuche, die im Mimikryproblem mitsprechen sollen, folgenden Anforderungen Rechnung tragen müssen:

1. Es besteht kein einheitlicher Tiergeschmack. Jede Tierart urteilt anders. Aus dem Verhalten einer Eidechse kann nicht auf das Verhalten eines Vogels, ja, aus dem Verhalten des einen Vogels nicht auf das eines andern geschlossen werden. Selbst Individuen gleicher Art verhalten sich oft sehr verschieden.

2. Feind wie Beutetier müssen der gleichen engeren Lebensgemeinschaft angehören. Nur wenn sie im Freileben einander regelmäßig begegnen, können sie auf einander einwirken. Diese Forderung ist klärlich nicht erfüllt, wenn heimische Insekten an exotische Käfigtiere verfüttert wurden; aber auch nicht, wenn bodenlebende Insekten einem nur im Fluge jagenden Vogel angeboten werden, u. dgl.

3. Die Spezialgeschmacksrichtung des Feindes ist vorher zu ermitteln und zu beachten. Daß einem Pflanzenfresser kein Tier vorzulegen sein wird, steht außer Frage. Daß aber einem spezialisierten Pflanzenfresser nur seine Spezialnährpflanze vorzulegen ist und keine andere, ist minder selbstverständlich und erfordert ein gründliches Sonderwissen. Ist keine Spezialgeschmacksrichtung des Feindes bekannt, so ist zumindest darauf zu achten, daß dem Feind nur Beutetiere von der ihm entsprechenden Größe — über die seine Freilandnahrung (Mageninhalts-

analysen) Aufschluß gibt — vorgelegt werden. Zu Großes wird nicht angegangen, zu Kleines bleibt unbeachtet, ohne deshalb widerwärtig zu sein.

4. Der Versuchssteller muß die lenkenden Sinnesorgane der Versuchstiere und ihre Leistungen kennen. Vögel beispielsweise sind vorwiegend Augentiere, in erster Linie auf das Sehen von Bewegungen abgestimmt. Ihre Geruchs- und Geschmacksempfindlichkeit ist, verglichen mit der des Menschen, sehr gering. Sie beachten Gerüche und schlechten Geschmack, vor denen Menschen zurückschrecken, vielfach nicht. Sie beriechen und verkosten ihre Beute nicht in der Weise, wie es Säugetiere tun.

5. Einzelversuche sind allzusehr vom Zufall, von der Laune des Vogels usw. abhängig, um von beweisendem Wert zu sein. Erst wiederholte und zielklar abgeänderte Versuche — Isolierung der mutmaßlichen Ablehnungsursache — sind entscheidend. Die Versuchsanordnung muß so sein, daß der Zufall nicht dauernd eine Rolle spielen kann.

Soviel über die Grundforderungen an einen wissenschaftlich beachtenswerten Fütterungsversuch. Nun ein Wort über Ausdeutung und Wertung der gewonnenen Ergebnisse. Was wird durch Gefressenwerden, was durch Ungefressenbleiben erwiesen?

II. Die Ausdeutung der Versuchsergebnisse.

Es unterliegt kaum einem Zweifel, daß durch Gefressenwerden das Fehlen eines schlechten Geschmacks gegenüber dem Versuchstier einwandfrei bewiesen ist. Ein nicht hungriger Käfigvogel hat keinen Anlaß, ihm Ekelhaftes zu verzehren. Es mag vorkommen, daß er in der Hast einen Bissen verschluckt, der ihn nachträglich gereut. Nimmt er aber willig ein zweites und drittes Stück, so fällt auch diese Möglichkeit weg und die genießbarkeit ist erwiesen. Ist aber die genießbarkeit eines Tieres durch Versuche mit verschiedenen Feinden dargetan, so besteht die Vermutung, daß auch die Ablehnung durch einen anderen Feind nicht auf „Un genießbarkeit“, sondern auf andere Umstände zurückzuführen sein wird. Auf jeden Fall ist das einzelne positive Ergebnis eindeutig und beweisend: kein Ekelgeschmack.

Anders das negative Ergebnis, das Ungefressenbleiben. Das erweist noch nicht, daß gerade Ekelgeschmack die Ursache ist. Eine ganze Reihe anderer Gründe kann vorliegen. Der Vogel kann voll gesättigt, er kann müde, schläfrig, krank, mißgelaunt sein.

Zu solcher Zeit lehnt er auch eine Lieblingsnahrung ab. Das gebotene Tier kann ihn aber auch aus anderen Gründen nicht als Nahrung reizen. Er ist weiche, saftige Käfignahrung gewöhnt. Alles Trocken-Harte, Sparrige — etwa ein Tagfalter mit kleinem Körper und mächtigen, störenden Flügel — mag ihm nicht zu-sagen. Manches mag ihm zu groß, anderes zu klein erscheinen. Die Vögel sind gemeiniglich auf eine bestimmte Normalbeutetiergröße abgestimmt. Auch das Mißtrauen gegen ihm Fremdes; ihm Auffälliges, Ungewohntes kann Ablehnung bedingen, im Sinne des Sprichwortes: Was der Bauer nicht kennt, das ißt er nicht. Tote, besonders trockene Tiere werden vielfach nicht genommen. Werden zwei oder mehr Tiere gleichzeitig geboten, so muß der Versuchssteller wissen und beachten, daß sich der Vogel in der Regel der in größerer Menge gebotenen, lockenderen Nahrung zuwendet und das Kleinere zurückstellt. (Hier liegt ein Hauptschlüssel für die relative Nahrungsauswahl der Vögel.) Das schon Bekannte wird oft Fremdem vorgezogen usw. usw. Mit Sicherheit darf ein außerhalb der Wohlgeschmacksfrage liegender Grund stets dann angenommen werden, wenn das Gebotene schon auf den bloßen Anblick hin, ohne gekostet worden zu sein, verschmäht wird. Auch einige zweifelnde Schnabelhiebe — die keine Geschmacksprüfung darstellen — ändern nichts hieran. Aber auch dann, wenn sich der Vogel eine Weile mit dem Gebotenen beschäftigt, Stücke davon gefressen hat, den Rest aber gleichgültig verläßt, braucht nichts anderes vorzuliegen als eben das spielerische Gehaben eines sattten Tieres.

Die wohlbegründeten Deutungen sind somit: Mehrfaches Gefressenwerden erweist eindeutig das Fehlen von Ekelgeschmack. Ablehnung an sich erweist noch nicht Ekelgeschmack; sie kann eine Reihe anderer Ursachen haben. Erst variierte Kontrollversuche könnten da entscheiden.

Anders ist der Versuchsdeutungsschlüssel, nach dem die englischen Forscher unter Führung E. B. Poultons vorgehen. In ihm sind die Auslegungen ungefähr entgegengesetzt. Gefressenwerden erweist nichts gegen Ekelgeschmack. Der Vogel war eben gerade hungrig genug, auch Widerwärtiges zu fressen. Dagegen wird auf das Benehmen des Vogels beim Fraß entscheidendes Gewicht gelegt. Jedes Zögern, jedes unentschlossene Zuhacken, jede längere Beschäftigung mit dem Tier, jedes Fallenlassen,

Kopfschleudern, Schnabelwetzen wird als belangreicher Beweis für schlechten Geschmack gebucht, auch dann, wenn der Vogel das Gebotene bis auf das letzte Krümchen verspeist hat. Das „unwillingly eaten“ spielt eine große Rolle im Widerwärtigkeitsnachweis. Andererseits wird jede Ablehnung ohneweiters als Ablehnung wegen Ekelhaftigkeit hingenommen. Wenn wir uns die spielerische Behandlung, die nichthungrige Käfigvögel dem Gebotenen angedeihen lassen, ins Gedächtnis rufen, wird uns verständlich sein, daß mit diesem Schlüssel unbegrenzt mehr Ekelgeschmack aus den Versuchen gedeutet werden kann als mit unserem oben dargelegten Schlüssel. Man wird Widrigkeit noch dort finden, wo nach unserem Schlüssel durch restloses Gefressenwerden der eindeutige Nachweis voller Genießbarkeit erbracht wurde. Es ist wichtig für jeden an diese Fragen herantretenden Forscher, diesen besonderen Deutungsmodus zu kennen, um die Verschiedenheiten in der Beurteilung, die ihm auffallen müssen, zu verstehen.

Zu der Ausdeutung des langsamen Verzehens, Kopfschleuderns und Schnabelputzens als Äußerungen des Ekels oder doch Mißfallens ist zu bemerken; daß Vögel, die beim Fraß nicht die Füße zu Hilfe nehmen, gezwungen sind, jedes halbwegs größere Insekt durch oftmaliges Behacken, Aufschlagen, Wischen über die Unterlage usw. zum Verschlingen vorzubereiten. Die Chitinteile müssen nach Möglichkeit zerbrochen, der Körper im Gefüge gelockert, Flügel und Beine nach Möglichkeit abgebrochen, abgestreift werden. Damit beschäftigt sich der Vogel oft lange. Bleiben ihm Nahrungsreste am Schnabel kleben, so trachtet er sie durch Schleudern des Kopfes oder Abstreifen des Schnabels an der Unterlage loszuwerden. Diese Bewegungen sind ihm so geläufig, daß er sie oft auch ohne ersichtlichen Anlaß vollführt. Beim spielerischen, unentschlossenen Fraß treten sie oft stärker hervor. Sie nach Art des menschlichen Kopfschüttelns oder als Fortwischen eines Schlechtchmeckenden zu deuten ist unbegründet.

III. Fütterungsversuche und ihre Ergebnisse.

Als H. W. Bates die Mimikryhypothese und A. R. Wallace die Warntrachtlehre aufstellten, war, wie Wallace selbst sagt, „noch kein Versuch, keine Beobachtung über diesen Gegen-

stand gemacht“¹⁾. Erst über seine Anregung führten J. Jenner-Weir und A. G. Butler Versuche mit Käfigvögeln durch²⁾. Weitere Versuche nahm A. Weismann vor³⁾. E. B. Poulton⁴⁾ faßte den Gesamtstand bis 1887 zusammen; O. Prochnow⁵⁾ den Stand bis 1907. Einen eingehenden kritischen Überblick über das bis 1912 Geleistete gab W. L. McAtee⁶⁾. Im folgenden werden, aus den dargelegten Gründen, nur Vogelversuche besprochen⁷⁾.

a) Versuche in Afrika.

G. A. K. Marshall (Tr. 1902, p. 340—348) hat Versuche mit den Falken *Cerchneis rupicoloides* und *naumanni* und einem Hornraben, *Bucorax caffer*, durchgeführt. Der erstgenannte Falke nahm Tagfalter ungerne; der zweite fraß sie, darunter aber auch die als widerwärtig geltenden Acraeen und zum Teil auch das berühmte Modell *Danaüs chrysippus* (p. 344). Der frei herumgehende Hornrabe fraß gern Acraeas fünf verschiedener Arten und eine *Planema*-Art (Acraeide) in beliebiger Anzahl (p. 347; 1908, p. 129, 139). Diese Falter gelten als ekelhaft.

C. F. M. Swynnerton (Tr. 1915, p. 321) berichtet, daß eine Schwalbe mehr als 80 Exemplare *Neptis* (eines Ekelfalters) fraß, und daß ein kleiner Hornrabe (*Lophoceros*) mehr als 50 Exemplare des berühmten, als ausnehmend ekelhaft geltenden „Modells“ *Danaüs chrysippus* verzehrte, nacheinander, innerhalb eines kurzen Zeitraums, mit nur minutenlangen Pausen dazwischen. Derselbe Autor berichtet (p. 336), daß ein zahmer, frei herumgehender Hornrabe (*Bucorax caffer*), in rascher Folge 193 Exemplare der widerwärtigen Stinkwanze *Antestia* fraß und dieses Mahl mit der als Modell bekannten Danaine *Amauris albimaculata*

¹⁾ Der Darwinismus. Deutsch von D. Brauns. Braunschweig 1891, S. 360.

²⁾ Trans. Ent. Soc. Lond. 1869, p. 21—26, 27—29; 1870, p. 337—339.

³⁾ Studien zur Deszendenztheorie. II. Leipzig 1876.

⁴⁾ The Experimental Proof of the Protective Value of Colour and Markings in Insects in reference to their Vertebrate Enemies. Proc. Zool. Soc. Lond. 1887, p. 191—274.

⁵⁾ Die Mimikrytheorie. Int. Ent. Zeitschr. Guben, 1907, I, S. 42.

⁶⁾ The experimental method of testing the efficiency of warning and cryptic coloration in protecting animals from their enemies. Proc. Ac. Nat. Sci. Philad. 1912, LXIV, p. 281—364.

⁷⁾ Die gekürzten Zitate beziehen sich auf die Veröffentlichungen der (Royal) Entomological Society of London. Tr. bedeutet Transactions, Pr. bedeutet Proceedings.

beschloß. Diese Versuche zeigen augenfällig keinerlei Verschonen der als überaus widerwärtig geltenden Insekten, vielmehr ihr Gefressenwerden in großen Mengen.

Anderorts berichtet Swynnerton über seine in Afrika durchgeführten Versuche mit Blauraken, *Coracias garrulus*¹⁾. Über 228 Versuchsreihen ist Rechenschaft gegeben; mehrere tausend Tagfalter wurden verbraucht. Die Ergebnisse sind schließlich in zwei Tabellen zusammengefaßt, die die Reihenfolge der Bevorzugungen wiedergeben und eine genaue Wohlgeschmacksstufenleiter darstellen. Sie beginnt mit der Gattung *Charaxes* als der bevorzugtesten und endet mit *Acraea*, *Amauris* und *Danais chrysippus* als den Mindestbeliebten. Dazwischen steht eine Fülle von Nymphaliden, Satyriden, Lycaeniden, Pierididen, Papilioniden.

Eine nähere Durchsicht der Versuchsprotokolle ergibt indes ein völlig überraschendes, in jeder Hinsicht unverständliches Resultat. Die Namen belangloser Nymphaliden kehren ständig wieder; fast durchwegs von Arten, deren Namen keine Rolle im Mimikryproblem spielen. Und doch ist im Grunde nur die Frage nach dem Verhalten der Vögel gegenüber den angeblich geschützten „Modellen“ von wirklichem Interesse. Ob jene Modelle „geschützt“ sind, ob sie gefressen werden oder nicht, darum dreht sich das Problem. Und die Modelle waren leicht in großen Mengen zu beschaffen. Hat doch Swynnerton selbst seinen Hornraben an einem Tage 50 Exemplare von *Danais chrysippus* vorgeworfen. In den 228 Versuchen, die sich über zwei Jahre erstreckten, hat aber Swynnerton insgesamt nur rund 35 Individuen von *Danais chrysippus* in 25 Versuchen verwendet²⁾. Die unverständlich geringe Anzahl in der Versuchsverwendung dieses häufigen Falters, um den sich doch die weitaus schönsten und bekanntesten Mimikryfälle Afrikas gruppieren, ist nicht erklärt. Er hätte den Kernpunkt der Versuchsreihen abgeben müssen. Statt dessen wurden in zwei Jahren Versuchen noch nicht einmal so viel Individuen verbraucht, als derselbe Forscher an einem einzigen Tage seinem Hornraben vorlegte! Welches immer die Ursache sei, die Beweiskraft der Swyn-

¹⁾ Journ. Linn. Soc. London, Zool. 33, 1919, p. 203—385.

²⁾ Die Versuchsprotokolle sind sehr unübersichtlich, und es wäre möglich, daß ich eines oder einige Stücke übersehen habe. Aber es könnten nur so wenige sein, daß das Bild durch sie nicht geändert wird.

nerton'schen Versuche wird durch dieses Vorgehen zur Gänze annulliert.

Swynnerton selbst betont, nur Versuche mit Massen seien von Wert. Jeder Versuchssteller weiß, daß Vögel ihre Stunden und Tage haben, an denen sie auch eine sonst gern genommene Nahrung verschmähen. Dann muß der Versuch eben eingestellt werden, da er sonst Unrichtiges, Irreführendes ergibt. Wenn nun von einer geringen Versuchszahl einige zufällig auf solche Tage fallen, dann muß ein unzutreffendes Bild der Bevorzugungen entstehen. Zur Beleuchtung dieser Möglichkeit möchte ich den ersten Versuch, in dem Swynnerton *Danais chrysipus* verwendet hat, vorführen¹⁾. Diese Vorführung wird dem Leser zugleich einen Einblick in das Willkürliche, Widerspruchsvolle der Versuche überhaupt vermitteln und ihm ein eigenes Urteil ermöglichen.

Am Vortage (Versuch 1) war dem Vogel ein *Charaxes brutus natalensis* — laut Wohlgeschmacksliste die höchstwertige, bevorzugteste Nahrung — vorgelegt worden. Der Vogel hatte ihn zerkaut, schließlich aber abgelehnt. Eine halbe Stunde später wurde dieser typisch wohlschmeckende Falter dem Vogel nochmals gereicht; er zerkaute ihn weiter, warf ihn aber schließlich aus, worauf er den Kopf schüttelte. Also in jeder Hinsicht ein Benehmen, das auf „Ekelgeschmack“ deuten mußte. — Am nächsten Tag (Versuch 2) lag der *Charaxes* noch ungefressen im Käfig. *Papilio lyaeus* ohne Flügel wurde angeboten und gefressen; ein zweiter nach kopfschüttelnder Ablehnung schließlich auch gefressen. *Precis natalensis* — nach der Liste eine bevorzugte Nahrung — samt Flügeln wurde vom Vogel „obstinately“ abgelehnt; er schüttelte den Kopf und klappte heftig mit dem Schnabel, wenn ihm der Falter nahegebracht wurde. Zwei Falter gleicher Art, aber ohne Flügel angeboten, wurden gefressen. *Catopsilia florella* — laut Liste eine gute Nahrung — samt Flügeln wurde lässig ergriffen, machte sich los und blieb unbeachtet.

Diese Ergebnisse führen klar für jeden Unbeeinflussten zu dem Schlusse: Der Vogel war überhaupt wenig geneigt, Falter zu fressen. Flügellose Stücke nahm er gerade noch; geflügelte Stücke aber lehnte er auch dann ab, wenn es sonst bevorzugte Arten waren. Es war also anzunehmen, daß er auch *Danais chrysipus*, wenn er ihm mit Flügeln geboten wurde, ablehnen würde. Der

¹⁾ l. c. p. 229.

Über Fütterungsversuche m. Tagfaltern u. Vögeln i. d. Mimikryforschung. 15

Versuch wäre als aussichtslos für diesen Tag abzubrechen gewesen. S w y n n e r t o n aber setzte ihn fort, bot dem Vogel einen *Danais chrysippus* samt Flügeln an und buchte eine Ablehnung.

Das Beispiel zeigt, wie sich statistische Daten ergeben können, denen kein beweisender Wert innewohnt. Erscheinen solche wertlose Daten in einiger Zahl, so müssen sie, wenn die Gesamtzahl der Versuche mit dieser Art, wie hier, nur sehr klein ist, die schließlichen Wertziffern entscheidend fehlen.

Nur unter einer Bedingung könnte auch einer so geringen Versuchszahl ein bedingt entscheidender Wert zugemessen werden: wenn nämlich das gebotene, angeblich Widerwärtige wirklich in allen Fällen entschieden verschmäht worden wäre. Dies ist indes nicht der Fall. Die wenigen Versuche, in denen S w y n n e r t o n mehrere Individuen von *Danais chrysippus* verwendete, zeitigten nämlich ein ganz überraschendes Ergebnis. Wieder mögen die Versuchsprotokolle dem Leser ein Bild der Sachlage geben, das in grellem Widerspruch mit dem vom Autor behaupteten Ergebnis steht.

Versuch 40 (p. 262): Der Vogel lehnte ab *Danais chrysippus*, *Amauris lobengula*, *Acraea caldarena*; er fraß dann *Acraea serena*, lehnte ab *Acraea* sp. Eine halbe Stunde später fraß er bereitwillig (readily) *Danais chrysippus* ♀; er lehnte ab *Amauris lobengula*, fraß aber ohne Zögern (without hesitation) *Danais chrysippus* ♂; lehnte ab *Am. lobengula*, *Acraea doubledayi* ♂, *natalica*, *Acraea* sp., *serena*; aber er fraß mit größter Bereitwilligkeit (with apparently the greatest readiness) *Danais chrysippus*. Es ergibt sich somit folgendes Bild:

Acraeen: 1 gefressen, 6 abgelehnt.

Amauris lobengula (als widrig geltende Danaine): 0 gefressen, 2 abgelehnt.

Danais chrysippus (laut S w y n n e r t o n s Geschmacksstufenleiter die allerwiderwärtigste Art): 3 gefressen, 1 abgelehnt.

Und *D. chrysippus* wurde nicht etwa nur einmal und zögernd und widerstrebend, sondern mehrmals nacheinander „readily“, „without hesitation“ und „with apparently the greatest readiness“ verzehrt. Und er wurde sowohl den Acraeen als auch der *Amauris* eindeutig vorgezogen.

Oder ein anderer Versuch. Versuch 87 (p. 308): Der Vogel lehnte ab *Acraea asena*; er fraß bereitwillig (readily) *Terias* und einen flügellosen *Danais chrysippus*; lehnte ab *Acraea rahira*;

fraß „readily“ noch einen flügellosen *D. chrysippus*; lehnte ab *Acraea rahira* und *anemosa*. Später lehnte er ab einen mit Flügeln gebotenen *D. chrysippus*; aber er lehnte auch ab *Papilio angolanus*, *trophonius* und *dardanus* ♂, die nach der Liste noch hochwertige Nahrung sind. Es ergibt sich das Bild:

Acraeen: 0 gefressen, 4 abgelehnt.

Danais chrysippus (widerwärtigst): 2 gefressen, 1 abgelehnt.

Papilios (mehr minder hochwertig): 0 gefressen, 3 abgelehnt.

In beiden Versuchen stellt sich *D. chrysippus* deutlich als das bevorzugteste Tier unter allen dar: 5mal gefressen, 2mal abgelehnt. Und jedesmal mehrere Stücke nacheinander, und alle „readily“, ohne jedes Zeichen von Unschmackhaftigkeit. Offensichtlich wurde *D. chrysippus* den kleinen, dürrleibigen Acraeen vorgezogen. Dies betont auch Swynnerton bei einem dritten Versuch (Versuch 38, p. 260): „*Danaida* (= *Danais chrysippus*) was evidently not distasteful in the same sense as the Acraeas.“

Ich kann es nach diesen Tatsachen nicht verständlich finden, wenn Swynnerton dem *Danais chrysippus* trotzdem die allerletzte Stelle in seiner Wohlgeschmacksstufenleiter, hinter den Acraeen, anweist. Es entspricht auch nicht seiner eigenen Feststellung. Die Versuche mit *Danais chrysippus* sind nicht nur allzu spärlich, um überhaupt ein Urteil zu begründen, und nicht kritisch genug durchgeführt, sie zeigen auch dort, wo mehrere Stücke dieses Falter verwendet wurden, daß er ohne ein Zeichen von Widerwillen in mehreren Exemplaren nacheinander vom Vogel gern gefressen wurde. Niemand kann dem Falter nach solchen Ergebnissen einen Ekelgeschmack zuerkennen. Er wurde nicht anders behandelt als andere Falter, auch die höchstwertigen: je nach Laune des nicht hungrigen Vogels wurde er das einmal gefressen, das anderemal verschmäht. Wie es sich eben aus der Tatsache ergibt, daß Tagfalter überhaupt keine beliebte Vogelnahrung sind und daß, sofern mehrere angeboten werden, am ehesten noch der dickleibigste unter ihnen genommen wird. Und hierin liegt in der Tat die Lösung der Bevorzugungsleiter, mit diesem Schlüssel läßt sich Swynnertons vermeintliche Wohlgeschmacksliste voll auf verstehen: Obenan stehen die *Charaxes* mit ihrem starken, dicken Körper, untenan die dünnleibigen Danainen und Acraeen mit dürftigen Körperchen und im Verhältnis dazu sehr großen Flügeln.

Über Fütterungsversuche m. Tagfaltern u. Vögeln i. d. Mimikryforschung. 17

Und wenn auch Swynnertons Abhandlung ihrer Absicht nach etwas anderes erweisen wollte, im tiefsten Wesen der Dinge ist er selber zu der eben dargelegten Lösung des Problems gedrängt worden. Ich zitiere seine eigenen Worte (Tr. 1915, p. XXXIII):

„Unless through sheer impossible hardness, size etc., there is practically no such thing as ‚inedibility‘. In the early morning, or after the ejection of a pellet, a bird may quite readily eat *Acraeinae* or even *Danainae*.“

Und (Journ. Linn. Soc. Lond. Zool. 1919, p. 211): „My experiments on wild birds (at any rate) show that it does not require, necessarily, literal starvation to make a bird eat *Danainae* and *Acraeinae*: a mere empty stomach (in some birds rather less) — combined with a good hungry appetite — may suffice.“

„Ausgenommen eine gänzlich unbewältigbare Härte, Größe od. dergl. gibt es praktisch nichts Derartiges wie ‚Ungenießbarkeit‘. Am frühen Morgen oder nach dem Auswurf eines Gewölles kann ein Vogel bereitwillig *Acraeinen* oder sogar *Danainen* fressen.“

Und: „Meine Versuche mit Wildvögeln zeigen in jedem Falle, daß es nicht notwendigerweise eines buchstäblichen Hungers bedarf, um einen Vogel zu veranlassen, *Danainen* und *Acraeinen* zu fressen: ein leerer Magen allein (bei manchen Vögeln sogar weniger) zusammen mit guter Freßlust genügt.“

Der hier von Swynnerton gekennzeichnete nicht hungrige, aber freßlustige Zustand, in dem der Wildvogel auch die typischen Ekelfalter frißt, wird wohl der Dauerzustand jedes von seiner Jagd lebenden Tieres sein, sofern es nicht zufällig inmitten einer leicht greifbaren Beutetiermenge sitzt.

Und weiterhin sagt Swynnerton (Tr. 1915, p. 321)¹⁾: „Es ist richtig, daß ein rasch verdauendes Tier den Fraß eines Insektes von geringem oder selbst sehr geringem Wohlgeschmacksgrad mit gelegentlichen kurzen Pausen unbegrenzt fortsetzen kann, sofern keine wohlschmeckendere Beute in genügender Menge vorhanden ist, um den Vogel auf einen entsprechenden Sättigungsgrad zu bringen. So fraß eine Schwalbe mehr als 80 *Neptis* und ein kleiner Hornrabe (*Lophoceros*) mehr als 50 *Da-*

¹⁾ Aus dem Englischen übertragen.

naida chrysippus, beidemale in einem kurzen Zeitraum; eine Pause von wenigen Minuten nach jeder Ablehnung, die offenbar durch ein Sinken (der Aufnahmefähigkeit) bedingt war, machte den Verdauungsapparat des Vogels wieder fähig, drei oder vier weitere Stücke aufzunehmen. Die Schwalbe fraß sogar mehr oder zumindest ebensoviel von *Neptis* — immer knapp am Punkte der Zurückweisung der *Neptis* bleibend — als sie von der bevorzugteren *Pyrameis* bei früher erreichtem Sättigungsgrad in gleicher Zeit tat... Meine Versuche haben gezeigt, ... daß ein Vogel, der wie meine Schwalbe und der Hornrabe durch eine rasch arbeitende Verdauung imstande ist, dauernd Insekten von niedrigstem Geschmacksgrad zu fressen, sich wahrscheinlich hiebei überhaupt nicht dem Sättigungspunkt nähert.“

Was aber besagen diese Ausführungen Swynnertons anders, als daß ein Vogel, der an eine Schar Ekelfalter gerät, sich an ihnen hemmungslos sattessen wird. Er wird nur von Zeit zu Zeit minutenlange Pausen einschalten, sozusagen verschlafen, um wieder hinreichend Freßlust zu bekommen. Ansonsten wird sich der Vorgang nach Swynnertons Darstellung nicht anders abspielen, als bei hochwertigen Beutetieren auch.

Swynnerton geht sogar noch darüber hinaus. Auf Grund seiner Erfahrungen weiß er, daß die Vögel nicht nur Ekelfalter in beliebiger Anzahl annehmen, sondern daß sie solche sogar bevorzugen, wenn sie größer sind als gleichzeitig gebotene Exemplare anderer, nach seiner Liste hochwertiger Arten.

(Tr. 1915, p. XXXIV): „A bird, given a definite choice, either fails to exercise it, as between the things he is hungry enough for, and merely takes each as it comes, or, when he does exercise it, tends to select the largest object that he is at the moment hungry enough to eat; e. g. an *Amauris niavius* may then be taken in preference to a *Precis crebrene*.“

„Ein Vogel, vor eine bestimmte Wahl gestellt, unterläßt eine solche entweder, sobald es sich um Objekte handelt, für die er hungrig genug ist, und nimmt jedes, wie es gerade kommt, oder aber, wenn er wählt, dann ist er geneigt, das größte zu wählen, das zu fressen er hungrig genug ist; so kann eine *Amauris niavius* bevorzugt vor einer *Precis crebrene* angenommen werden.“

Swynnerton nimmt an, daß ein freßlustiger Vogel den Ekelfalter *Amauris niavius* — das Modell des bekannten Mimikrybeispiels *Papilio dardanus* ♀ *hippocoön* — einer wohlschmecken-

den *Precis* vorzieht, weil die *Amauris* größer ist. Ich vermag zwischen dieser Auffassung und meiner Anschauung, daß der Vogel im Regelfalle nach der Größe wählt und der Geschmack keine Rolle spielt, keinen Unterschied zu finden.

In Versuchen, die G. D. Hale Carpenter mit Affen (*Cercopithecus*) durchführte, wurde *Danais chrysippus* stets ohne Zeichen von Widerwillen gefressen¹⁾.

b) Versuche in Asien.

Bekannt sind die Versuche Frank Finns in Calcutta²⁾ mit verschiedenen Vögeln. Finns Versuche tragen wirklich dem Mimikryproblem Rechnung: fast in jedem Versuch sind Danaiden, oft in Mehrzahl, verwendet. Der „common Babbler“, *Crateropus canorus*, ist ein schlecht fliegender, den Tagfaltern wohl kaum je gefährlicher Vogel, der im Versuch deutlich zeigte, daß er diese Insekten nicht liebt. Einige Versuchsergebnisse mögen als Beispiel vorgeführt sein. Bemerkt sei, daß alle Danainen, zu denen auch die Euploeen gehören, als höchst widerwärtige Ekelfalter gelten.

15. Dezember: Gefressen wurde *Danais genutia* und *D. chrysippus*; zwei *D. genutia* wurden zerstückelt, teilweise gefressen; von zwei *D. chrysippus* wurde einer gefressen. — 18. Dezember: Drei *D. genutia* gefressen. — 19. Dezember: *D. chrysippus* „readily enough“ gefressen; *D. limniace* desgleichen „readily“; ferner eine *Euploea*. Mehrere *D. genutia* und *chrysippus* angegriffen, zerstückelt und, da keine Reste gefunden wurden, verzehrt. Eine *Euploea* gefressen, obwohl Futter im Käfig war.

Ergebnis: Von den 15 vorgelegten Danainen wurden etwa 14 gefressen, 1 abgelehnt. Als Beweis für Ekelgeschmack kann dieses Ergebnis wohl nicht dienen.

Andere Versuche unternahm Finn mit mehreren Rotbart-Bülbüls, *Otocampsa emeria*, und Sonnenvögeln, *Liothrix luteus*, in großem Flugkäfig. Einige Versuchsbeispiele, um dem Leser ein anschauliches Bild zu geben:

1. Versuch (p. 615): Ein Bülbül fraß *D. chrysippus*, obwohl ihm andere Falter — *Papilio*, *Catopsilia*, *Junonia*, *Delias* — gleichzeitig erreichbar waren. Ein anderer Bülbül fraß gleichfalls

¹⁾ Tr. 1921, p. 1 ff.

²⁾ Journ. Asiat. Soc. Bengal, 64, 1895; 65, 1896; 66, 1897; 67, 1897.

D. chrysippus. Ein *Liothrix* fraß eine *Junonia*, nahm *D. chrysippus* nicht. Ein Bülbül bearbeitete *D. chrysippus*, verlor ihn aber.

2. Versuch (p. 615): Zwei *D. chrysippus* wurden von *Liothrix* nicht beachtet, aber vor allen anderen im Käfig befindlichen Faltern (keine warnfarbigen) gefressen von zwei Bülbüls. Ein Weibchen von *Elymnias undularis* (*Danais*-ähnlich) von *Liothrix* genommen.

3. Versuch: *D. chrysippus* neben anderen, nicht warnfarbigen Faltern im Käfig. Ein Bülbül fraß einen *D. chrysippus*. Einer wurde von *Liothrix* gefangen, dann verlassen. Bülbüls nehmen *Papilio demoleus*; er macht anscheinend zu viele Mühe und bleibt ungefressen. Ein Bülbül frißt *D. chrysippus*, obwohl noch andere Falter vorhanden sind. *Liothrix* pickt *Catopsilia* an, verläßt sie jedoch. Kein Vogel kümmert sich um die Pieride *Delias eucharis*.

Gesamtergebnis: *Danais chrysippus* fast in allen Fällen von den Bülbüls gern gefressen, ja vor anderen Faltern bevorzugt. Finn selbst sagt, daß die Bülbüls *Molpastes bengalensis* und *Otocampsa emeria* kaum einen Unterschied machten und oft die Danaiden ebenso bereitwillig fraßen wie andere Arten. Und Finn selbst sieht hierin eine „ernste Schwierigkeit“ für den Mimikrygedanken, da gerade die Bülbüls häufige Vögel sind und ihrer Jagdweise nach noch am ehesten als Tagfalterjäger in Betracht kommen. Finn sah einen freilebenden Bülbül einen Weißling fangen.

Weitere von Finn in den Versuchen verwendete Vogelarten kommen kaum als Tagfalterjäger in Frage. Sie zeigten auch im Versuch eine geringe Vorliebe für diese Insekten. W. L. Mc Atee¹⁾ hat nachgewiesen, daß die Verhältniszahl der Ablehnungen bei den Danaiden nicht höher ist als bei anderen Tagfaltern. Er weist mit Recht darauf hin, daß nur ziffernmäßige Nachweise ein klares Bild geben; die gefühlsmäßige Ausdeutung ist zu sehr von der subjektiven Einstellung und dem persönlichen Wertungsschlüssel abhängig (vergl. weiter oben die Darlegungen über diesen).

Wenn Finn meint, es sei ein „general appetite“ für Schmetterlinge bei den Käfigvögeln vorhanden, obgleich man im Freiland nur selten einen Angriff auf Tagfalter beobachten könne,

¹⁾ Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 64, 1912, p. 329.

Über Fütterungsversuche m. Tagfaltern u. Vögeln i. d. Mimikryforschung. 21

so beachtet er zu wenig die oben gekennzeichnete grundsätzliche Verschiedenheit zwischen einem hingelegten, wegnahmehereiten Futter und einem erst zu fangenden, flüchtigen Schmetterling.

Abschließend sagt Fin n (p. 668): „Professor P o u l t o n s Annahme, daß Tiere durch Hunger veranlaßt werden könnten, unschmackhafte Formen zu fressen, ist also insofern mehr als bestätigt (more than confirmed), als die unschmackhaften Formen gewöhnlich (commonly) ohne den Anreiz wirklichen Hungers (without the stimulus of actual hunger) gefressen werden, und, wie ich hinzufügen darf, allgemein ohne Zeichen von Mißfallen.“

Auch Fin n s Versuche führen somit zu der von mir vertretenen Auffassung, daß die Danaiden (und sonstigen als widerwärtig betrachteten Gruppen) keinerlei vogelabwehrenden Ekelgeschmack besitzen ¹⁾.

Nach einer anderen Versuchstechnik ist Neville M a n d e r s ²⁾ auf Ceylon vorgegangen. Er legte im Freiland, an Vogelstandorten, lebende Tagfalter mit teilweise beschnittenen Flügeln aus. Die anfliegenden Vogelarten waren die Fliegenfänger *Siphia hyperythra* und *Stoparola sordida*, der Würger *Lanius cristatus*, ferner *Copsychus saularis* und *Acridotheres tristis*. Vögel, denen zum Teil eine Tagfalterjagd zugetraut werden könnte. Es zeigte sich, daß es den Fliegenfängern schwer wurde, mit den — obwohl verstümmelten — Faltern fertig zu werden. Die Vögel nahmen wohl die fluchtunfähigen Falter an, um die gleichzeitig in ihrer Umgebung frei fliegenden Falter aber kümmerten sie sich nicht. *Danais*, *Euploea*, die Acraeide *Telchinia* usw. wurden gefressen. M a n d e r s kommt zum Ergebnis: „Die Ausdrücke wohl-schmeckend und schlecht schmeckend (palatable and unpalatable) sind nicht mehr gerechtfertigt.“

Und wenn man genau hinsieht und sich streng an die Tatsachen hält, so stimmt diese Erkenntnis eines Mimikrykritikers restlos mit der etwas anders ausgedrückten Erkenntnis des Mimikryverfechters S w y n n e r t o n überein.

¹⁾ Die Annahme eines Ekelgeschmacks ist seinerzeit ohne Erfahrungsgrundlagen aufgestellt worden. Forscher, die die Falter später näher untersuchten, stellten schwache Gerüche und einen milden, nicht ausgeprägten Geschmack (bei *D. chrysippus*), allenfalls eine leichte Bitterkeit (bei manchen Acraeen) fest. (Vergl. Biol. Zentralbl. 56, 1936, S. 116—164.) Nun ist aber durch Versuche erwiesen, daß Vögel gegen Bittergeschmack nahezu unempfindlich sind und Beimengungen, die ihre Nahrung für Menschen-geschmack abscheulich bitter machen, gar nicht beachten.

²⁾ Proc. Zool. Soc. London, 1911, p. 735—745.

c) Versuche in Europa und Amerika.

Europa ist kein Mimikryland. Ökologisch kann daher in Europa zur Tagfaltermimikry nichts Entscheidendes erwiesen werden. Die Versuche können allenfalls allgemein das Fehlen von Ekelgeschmack dartun. Ich übergehe deshalb die älteren Versuche von J. Jenner Weir, A. G. Butler, E. B. Poulton und anderer Forscher. Bemerkenswert ist eine spätere Feststellung Butlers^{*)}, daß kein Insekt von allen Vögeln verschmäht wird; was der eine Vogel nicht nimmt, frißt der andere. Nicht nur Vogelarten verhalten sich verschieden, auch dasselbe Individuum ändert sein Verhalten im Laufe der Zeit. Vögel sind sehr gelehrig, aber ihr Gedächtnis ist lächerlich kurz (p. 171, 473). Und später¹⁾: „Daß Vögel überlegen, bezweifle ich nicht; wenn sie aber auf Nahrungssuche sind, dann versuchen sie ein Objekt zuerst und überlegen nachher, wenn sie es als nicht angenehm befunden haben.“

Bekannt sind die Versuche, die R. J. P o c o c k²⁾ im Zoologischen Garten zu London mit größtenteils exotischen Vögeln und britischen Insekten durchführte. Mangels Einheit des Heimatsortes bleiben sie ökologisch unbeweisend. Im übrigen zeigen sie das von Käfigvögeln bekannte Wechselspiel zwischen Annahme und Ablehnung.

Auch Nordamerika ist kein typisches Mimikryland. Über den Stand der dort durchgeführten Versuche berichtet eingehend W. L. M c A t e e³⁾. In neuerer Zeit haben Versuche von Frank Morton Jones⁴⁾ Aufmerksamkeit erregt, weshalb ich sie hier kurz beleuchten möchte. Jones stellte am Waldrand ein Brett auf und legte darauf frisch getötete Insekten aus. Durch Futterstreuen — Körner und Talg, für typische Insektenfresser wohl nicht gerade das angemessenste Anlockungsmittel — wurden freilebende Vögel angelockt und mit dem Fernrohr beobachtet, was geholt wurde. Von Zeit zu Zeit wurde das Brett nachgesehen. Die Reihenfolge der Wegnahme wurde aufgeschrieben; hieraus wurden Wertungsziffern errechnet und statistisch ausgewertet. In erster Linie zeigen Jones' Versuche die bekannte Tatsache, daß Tag-

*) Ann. Mag. Nat. Hist., 6. Ser., IV, 1889, p. 171, 463.

¹⁾ Tr. 1910, p. 151—154.

²⁾ Proc. Zool. Soc. London, 1911, p. 809—868.

³⁾ Proc. Ac. Nat. Sci. Philad. 64, 1912, p. 331—364.

⁴⁾ Tr. 1932, 80, p. 345—385.

Über Fütterungsversuche m. Tagfaltern u. Vögeln i. d. Mimikryforschung. 23

falter wenig beliebt sind (p. 356). In zweiter Linie zeigen sie, daß die Größe für die Annahme ausschlaggebend ist. (P. 346: „... Size had great influence upon the order of acceptance.“ Dies bezeugt die Tabelle auf p. 350.)

Was die sonstigen Ergebnisse anbelangt, so kommt ihnen durch die viel zu geringe Zahl der verwendeten Tagfalter keinerlei Beweiskraft zu. Von vielen Arten wurden nur einzelne Exemplare verwendet. Das ist besonders bei einer Versuchsweise, wie bei dieser, in der fast alles dem Zufall in die Hand gegeben ist, nicht genügend. Der Zufall aber spielt schrankenlos in die Bewertung hinein in folgenden Punkten: Es hängt alles davon ab, Vögel welcher Größe anfliegen; nach der Vogelgröße wird sich — wie nach der Jagdweise und Normalnahrung der Vögel (oft sind es noch dazu vorwiegend Körnerfresser) — die Reihenfolge der Wegnahme der Insekten richten. Der kleinere Vogel wählt anders als der größere, der Halb-Körnerfresser anders als der typische Insektenjäger. Kleine, dürre Insekten werden überhaupt wenig Anklang finden; die meisten Vögel werden nach dem Größeren, Weicheren, Saftigeren greifen. Entscheidend wird auch die Anflugseite und die Hauptanflugstelle auf dem Brett sein. Die oft an bestimmter Stelle anfliegenden Vögel wählen zumeist nicht lange; sie ergreifen rasch ein zunächst liegendes, halbwegs geeignetes Stück und fliegen damit ab. Auch die Körperlage, die zufällige Sichtbarkeit des genießbaren Leibes bei Tagfaltern usw. wird eine Rolle spielen. Alle diese Punkte aber treten zurück gegenüber einem anderen Einfallstor des Zufalls, ja der Willkür, das in der Art der Besetzung des Brettes dem Versuchssteller in die Hand gegeben ist. Wird nämlich das Brett außer mit Tagfaltern noch mit fetten, weichen, verlockenden Insekten besetzt, so wird die Reihenfolge der Wegnahme eine grundsätzlich völlig andere sein, als wenn Tagfalter nur neben ebenso wenig lockenden oder noch weniger einladenden Insekten angeboten werden. Hier könnte das Ergebnis fast mit Sicherheit vorweggenommen, der Versuch kann, bewußt oder unbewußt, beliebig gelenkt werden. Damit scheidet diese Versuchsweise aus der Reihe der objektiven Beweisverfahren endgültig aus.

Das Spiel des Zufalls könnte bei solchen Versuchen nur dann halbwegs ausgeschaltet werden, wenn sie in sehr großer Zahl, zu vielen Hunderten, sowie in verschiedenster Zusammen-

setzung und Gruppierung an verschiedenen Orten durchgeführt werden. Daß Versuche mit so wenigen Exemplaren, wie sie Jones in gutem Glauben an die Beweiskraft seiner Methode durchführte, nicht zur Gewinnung einer wirklich brauchbaren Bewertungsziffer führen, sei an einem Beispiel dargelegt.

Die in seinen Tabellen am augenfälligsten verschmähte Tagfalterart ist der auch in Europa häufige kleine Weißling *Pieris rapae*. Von 11 Exemplaren dieses Falters blieben 10 ungefressen. Er hat die Annahmeziffer 0·3, die schlechteste von allen ¹⁾. Das müßte, sollen die Ziffern Wert haben, auf äußerste Unschmackhaftigkeit hindeuten. Aber gerade dieser Weißling *Pieris rapae* ist es, der in G. A. K. Marshall's gründlichen Zusammenstellungen über den Tagfalterfraß der Vögel ²⁾ von allen Tagfaltern der Erde am zahlreichsten als Vogelbeute nachgewiesen ist, ebensowohl in Europa wie in Nordamerika.

Es ist in letzter Zeit von einigen Verfechtern der alten Mimikryhypothese der Versuch gemacht worden, die Vogelexperimente Swynnertons und Jones' als glänzend geführte Beweise für das tatsächliche Vorhandensein des „Ekelgeschmacks“ der sogenannten Mimikrymodelle hinzustellen. Es schien mir darum notwendig, klar an den Tatsachen zu zeigen, daß diese Versuche die in sie gesetzten Hoffnungen in keiner Weise er-

¹⁾ Nordamerikas berühmtester Ekelfalter, das Modell *Danaïs archippus*, hat die Annahmeziffer 33·1 und weicht hiedurch kaum von der Durchschnittsannahmeziffer der Tagfalter, 37·3, ab. Sein Nachahmer *Basilarchia archippus* hat die hohe Annahmeziffer 63·0.

Allerdings ist es beinahe belustigend, zu erfahren, auf welche Weise diese auf eine Dezimalstelle errechneten, den beruhigenden Eindruck höchster Genauigkeit machenden Hundertsätze gewonnen worden sind. Eine Tabelle auf S. 356 belehrt uns zu unserem Erstaunen, daß insgesamt 15 Tagfalterarten in folgender Individuenzahl bei den Versuchen Verwendung gefunden haben: 6 Arten in je einem einzigen Exemplar (1), 2 in je 4 Ex., 2 in je 6 Ex., eine in 7 Ex., 2 in je 9 Ex., eine in 11 und eine in 14 Exemplaren.

Auch dem mit den Versuchstechniken nicht Vertrauten muß klar sein, daß es geradezu grotesk ist, auf solcher Grundlage Wertungsziffern über eine Bevorzugung oder Zurücksetzung hinauszugeben, die selbst dann nur bedingte Geltung haben könnten, wenn Hunderte von Individuen jeder Art in den verschiedensten Versuchszusammenstellungen verbraucht worden wären.

Wenn man dagegen hält, wie die von W. L. Mc Atee auf Grund der eingehenden Untersuchung der Inhalte von rund 80.000 Vogelmägen zusammengestellten Daten und die hieraus gezogenen wohl begründeten Schlüsse von englischen und amerikanischen Mimikryverfechtern in unsachlich gehässiger Weise angegriffen und heruntergesetzt worden sind, kann es dem, dessen Sinn nach vorurteilslos objektiver Klärung dieser Fragen steht, nur trüb und traurig zumute werden.

²⁾ Tr. 1909, p. 354, 380.

Über Fütterungsversuche m. Tagfaltern u. Vögeln i. d. Mimikryforschung. 25

füllen, daß vielmehr ihre Ergebnisse, objektiv geprüft und gewertet, das Fehlen jedes wirksamen Ekelgeschmacks neuerlich erweisen.

Ich beschließe diese kurze Darlegung der Fütterungsversuche mit Tagfaltern und Vögeln im Mimikryproblem und stelle fest:

Die Tatsachenergebnisse der mit Tagfaltern und Vögeln bisher angestellten Fütterungsversuche erweisen, daß der manchen Tagfaltern nachgesagte vogelabwehrende Ekelgeschmack nicht besteht. Dies steht voll im Einklang mit den Ergebnissen der beiden anderen Untersuchungsmethoden: der Freilandbeobachtung und der Mageninhaltsanalyse.

Damit fällt auch von dieser Seite her die grundlegende Voraussetzung der Hypothese von der Schmetterlingsmimikry.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Früher: Verh. des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"](#)

Jahr/Year: 1944

Band/Volume: [90-91](#)

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

Artikel/Article: [Über Fütterungsversuche mit Tagfaltern und Vögeln in der Mimikryforschung. 5-25](#)