©Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen, Wien, download unter www.biologiezentrum.at

***Zygaena seriziati* (Obthr.) *lucida* Reiss *helia* nov. ab.**

Unter mehreren hundert Exemplaren, der von mir am Fuße des Tidiguin, im mittleren, d. h. höchsten Teil des Rifgebirges erbeuteten *seriziati* Obthr., welcher Rasse Reiß auf meinen Vorschlag hin, wegen ihrer extremen Hinterflügelverdunkelung, den Namen *lucida* gegeben hat, fand ich ein Männchen und ein Weibchen einer prächtigen Aberration, welche folgende Merkmale trägt: Fleck 1 ist normal gestaltet. Fleck 2 und 4 sind zu einem breiten, langen Bande zusammengeflossen, welches bis fast unter Fleck 5 sich hinzieht. Fleck 3 ist wieder normal groß, auf dem Bande aufliegend. Fleck 5 berührt mit seiner verlängerten unteren Spitze das obere Bandende. Hinterflügel schwarz mit kleinem roten Mittelflecken, welcher leicht gegen die Flügelbasis hinzieht.

Tidiguin-Region, Rifgebirge (Marokko), 1500 m. Anfang Juli 1941. Die Tiere befinden sich in Sammlung Alex Jores, Krefeld.

Anschrift des Verfassers: Barcelona, Guillermo Tell 44 (Spanien).

Das Problem der Schmetterlingsmimikry und seine Lösung.

Von Franz Heikertinger, Wien.

(Mit 7 Tafeln und 4 Abbildungen.)

(Fortsetzung.)

III. Die Lösung der Probleme.

1. Der Vergleich der Formenketten.

So nötig eine sachliche Kritik des Hypothesenbaues der Mimikry war, so konnte sie doch nicht völlig befriedigen, so lange es nicht gelungen war, das Werden dieser Erscheinungen auf eine einfache, natürliche Weise zu erklären. Diese Erklärung will ich im folgenden geben.

Sie wird natürlich je nach der vorliegenden Spezialfrage nicht in allen Fällen ganz gleich sein. Da ich nicht auf Einzelheiten eingehen kann, will ich wenigstens die Umrisse der wichtigsten Erklärungsweisen, vornehmlich jener, die die Schmetterlingsmimikry betreffen, vorführen.

Das Haupterklärungsprinzip ist der Nachweis, daß überhaupt kein Problem vorliegt. Kein Sonderproblem der Ähnlichkeiten nämlich. Daß wir nichts anderes vor uns haben als die jedem Zoologen hinreichend bekannte gewöhnliche Variabilität der Organismen. Dieser Nachweis erfolgt durch Vergleichung der Verwandtschaftsreihen.

Fragen wir uns, wie alle die schönen Mimikrybeispiele der Literatur zustande gekommen sind, so finden wir folgendes

©Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen, Wien, download unter www.biologiezentrum.at

Rezept. Man nimmt zwei Laden einer größeren Exotensammlung her und vergleicht die Glieder zweier verschiedener Verwandtschaftsreihen, in denen sich mehr oder minder ähnliche Farbzeichnungsbilder vorgefunden haben. Von diesen sucht man nach sorgfältigem Vergleich jene zwei Individuen heraus, die die in allen Stufen vertretenen Ähnlichkeitszüge am schönsten ausgeprägt zeigen. Diese reißt man aus der Verwandtenreihe heraus und steckt sie nebeneinander. Man kann sicher sein, daß das Ähnlichkeitspaar in dieser isolierten Aufmachung eine oft verblüffende Wirkung auf den Beschauer ausüben wird. Dieses Verblüffende aber verschwände sofort, wenn der Betrachtende die beiden Glanzstücke mitten in den Reihen ihrer Verwandten vor sich sähe. Dann würde sich mit einem Schlage anschaulich und überzeugend erweisen, daß jedes dieser Tiere nichts ist als ein natürliches Kettenglied in der eigenen Verwandschaftsreihe, umgeben von anderen Arten, die nach genau demselben Prinzip gezeichnet sind, daß es sich nur in belanglosen, feinen Einzelzügen von seinen Nachbargliedern unterscheidet. Es wird klar, daß wir nichts vor uns haben, als Erscheinungen gewöhnlicher allgemeiner Variabilität, die durch eine willkürliche Auswahl und isolierte Vorführung zu einem Scheinproblem aufgezäumt worden sind. Angesichts dieser geschlossenen Formenreihen mit ihren allmählichen Übergängen und Zwischenformen, die die wenigen herausgestochenen „Mimetiker" mit der erdrückenden Überzahl ihrer nichtmimetischen Verwandtschaft verknüpfen, wird das Ungereimte der Hypothesen klar, die für die mitten in die Kette gehörigen Glieder eine ganz andere Entstehungsursache mit äußerst komplizierten, widersprechenden Voraussetzungen — Ausmerzung aller den „Modellen" minder ähnlichen Stücke durch auswählende Feinde — fordern. Dem unbefangenen Betrachter wird klar: Die ganze Formenkette mit allen ihren mehr oder minder ähnlichen Gliedern entstammt der gleichen Ursache, der gewöhnlichen Variabilität der Organismen. Diese Variabilität ist eine Grundtatsache, auf der primär auch Darwin seine Gedankengänge aufgebaut hat. Über ihr Wesen wissen wir nichts.

Die zufällig einander ähnlichsten Formen entstammen keiner anderen Quelle als die minder ähnlichen und die ganz unähnlichen; die Tatsache, daß die Nichtmimetiker in unendlich größerer Anzahl vorhanden sind als die Mimetiker, zeigt mit unwiderleglicher Deutlichkeit, daß eine Auslese nach Modellähnlichkeit nie stattgehabt haben kann.

Damit aber ist das Problem der Mimikry bereits grundsätzlich gelöst. Was weiter zu erörtern bleibt, sind Fragen sekundärer Natur.

Vergleichen wir die Verwandtschaftsreihen größerer Tiergruppen, beispielsweise der Tagfalter der Erde, so finden wir, daß

©Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen, Wien, download unter www.biologiezentrum.at

gewisse Züge des Farbkleides allen oder doch vielen Reihen gemeinsam sind, daß gewisse Typen der Färbung und Zeichnung ständig wiederkehren, oft verkappt und verschleiert, dem vergleichenden, aufmerksamen Auge aber noch bemerkbar. Es läßt sich vielfach ein Parallelismus der Variabilitätserscheinungen nachweisen, eine Tatsache, die die Genetik auch beim Aufspringen von Mutationen beobachtet hat und als „homologe Reihen" bezeichnet. Diese Erscheinung läßt sich zwanglos durch eine wenn auch weit zurückliegende natürliche Verwandtschaft der gesamten Tagfalterfamilien untereinander verstehen, durch ein altes gemeinsames Erbgut, das sich nach bestimmten Richtungen hin auswirkt.

Diese stete Wiederkehr gewisser Typen in verschiedenen Reihen muß zwangsläufig zu Ähnlichkeitserscheinungen führen, die bei den unbegrenzten Variabilitätsmöglichkeiten in einer beschränkten Zahl von Fällen auch die Glanzstücke der Mimikry verursacht haben.

Ich möchte dies an einer kleinen Reihe konkreter Beispiele anschaulich vorführen. Ich wähle hiezu die klassischen und berühmtesten Mimikrybeispiele: die von Bates besprochenen Dismorphiinen Südamerikas und den *Papilio dardanus* Afrikas.

2. Die Mimikry der Dismorphiinen.

a) Die Ähnlichkeitserscheinungen.

Auf zwei handkolorierten Farbtafeln gibt Bates Beispiele. Ich gebe diese klassischen Beispiele — unter Weglassung einiger weniger belangloser Einzelfiguren — anbei in Schwarzdruck wieder. Hiebei geht allerdings der vorwiegend durch die ziemlich grellen Färbungen bedingte Ähnlichkeitseindruck zu einem Großteil verloren. Anderseits aber wird uns gerade das die objektive Analyse erleichtern. Es veranlaßt uns, klar zwischen den beiden Ähnlichkeitsfaktoren zu unterscheiden: Färbung einerseits und Zeichnung anderseits.

Was die Färbung betrifft, so ist es eine jedem Lepidopterologen bekannte Tatsache, daß sie im Rahmen einer und derselben Art auffällig variieren kann. Und zwar sind es insbesonders oft zwei Farbtöne, die einander in den Variationen der gleichen Art in einer großen Anzahl von Fällen vertreten: ein weißer oder matt rahmgelblicher Farbton einerseits und ein gelbroter Farbton anderseits. Der Kenner weiß, daß dieses Gelbrot in seinen verschiedenen Schattierungen zu Gelb, Rot und Braun hinüber neben einem dunklen Braunschwarz eine der weitestverbreiteten und häufigsten Tagfalterfärbungen der Erde ist, und er weiß auch, wie es innerhalb einer Art variierend auftreten oder fehlen kann. Unter den exotischen Pieriden z. B. — zu denen man ja auch die Dismorphiinen gestellt hat — finden sich Beispiele in reicher Zahl. Ja, wir brauchen nicht einmal so weit zu gehen;

©Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen, Wien, download unter www.biologiezentrum.at

unsere einheimische *Anthocharis*[1]) *cardamines* bietet mit ihrer Verschiedenheit der Geschlechterfärbung ein jedermann bekanntes Beispiel. Fast genau die gleichen gelbroten und weißlichen Farbtöne wie bei *Anthocharis* sind es nun, die bei den einzelnen Varietäten des Hauptbeispiels der Bates schen Mimikrydarstellungen, der Art *Leptalis (Dismorphia) theonoë*, die entscheidende Rolle spielen. Es handelt sich lediglich um die größere oder geringere Ausbreitung dieses Gelbrot, bezw. um sein völliges Fehlen bei den einzelnen Varietäten dieser Art, bezw. bei nächstverwandten Arten. Der Kenner wird zugeben, daß in dieser verschiedenen Ausbreitung des Gelbrot nichts liegt, das über den Rahmen alltäglicher Variabilität hinausgeht, das nicht restlos mit allbekannten Erscheinungen analogisiert werden könnte, das irgendwie ein Rätsel böte. Ebenso wenig liegt ein Rätsel darin, daß sich bei der gradweisen Ausbreitung des Gelbrot bei den nach dem gleichen Grundschema gezeichneten *Ithomia*-Arten, den „Modellen", unter diesen letzteren Formen heraussuchen lassen, bei denen das Gelbrot jeweils in ähnlichem Ausmaß und an ähnlichen Flügelstellen aufscheint wie bei manchen *Dismorphia*-Formen. Kommen doch in beiden Reihen fast alle Übergänge zwischen ganz weißen (glashellen) und fast ganz roten Varietäten vor. Man braucht nur das zueinander Passende auszuwählen und Ähnlichkeitspaare zu bilden. Daß damit irgend etwas erreicht, ein Problem gestellt oder eine Frage des Gestaltenwerdens auch nur berührt werde, wird nach diesen Einsichten wohl niemand behaupten können.

Die Färbung der Bates schen klassischen Mimikrybeispiele bietet also nichts, das über allgemein bekannte Variabilitätserscheinungen, wie sie in großer Zahl auch bei anderen Arten auftreten, irgendwie hinausginge. Wir können uns daher dem zweiten Ähnlichkeitsfaktor, der Zeichnung, zuwenden. Diese Zeichnungen können wir nach den Schwarz-Weiß-Bildern besser beurteilen als nach den beirrenden Farbbildern.

Die ersten Vertikalreihen (Abb. 1 bis 14) zeigen die von Bates ausgewählten Ähnlichkeitspaare, jeweils links den „Nachahmer", rechts das zugehörige „Modell". Der unbefangene Betrachter wird nicht umhin können, sachlich festzustellen, daß die Ähnlichkeit der Zeichnung vielfach doch eine recht dürftige ist. Daß Tiere von ursprünglich ähnlicher Zeichnungsanlage in solcher Weise variieren können, bietet fürwahr nichts Rätselhaftes. Um so weniger, als Bates selbst alle diese „Nachahmer" — sieben an der Zahl (Abb. 1, 3, 5, 7, 9, 11, 13) *) — als Aber-

[1]) Nach den neueren nomenklatorischen Ausgrabungen F. Hemmings (1934) soll der Name *Euchloë* Hübn. (1823) für *Anthocharis* Boisd. (1833) in Kraft treten. Ich behalte in der ganzen Arbeit die Tiernamen in jener Form bei, in der ich sie an den betreffenden Literaturstellen vorgefunden habe. Lediglich für *Leptalis* habe ich das zeitgemäße *Dismorphia* gesetzt. Ein Zweifel wird nirgends entstehen.

*) Die Abbildungen 1—27 und 32—76 finden sich auf den Tafeln 5—11; die Abbildungen 28—31 sind Textfiguren.

©Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen, Wien, download unter www.biologiezentrum.at

rationen einer einzigen Art, *theonoë,* betrachtet, und damit den weiten Variabilitätsrahmen dieser Art selbst anerkennt.

Daß er nun für jede einzelne dieser sieben Aberrationen einer einzigen Art ein besonderes „Modell" aussuchen zu müssen glaubte, ist uns nach den gewonnenen Einsichten kaum verständlich. Es widerspricht aber nicht nur allem, was wir über die mögliche Herausbildung solcher Einzelheiten durch Feinauslese ermittelt haben, es widerspricht auch den Mimikryhypothesen selbst. Bekanntlich haben diese durch Fritz Müller einen bedeutsamen theoretischen Ausbau erfahren. Er stellte nämlich fest, daß überraschende Farbzeichnungsähnlichkeiten nicht nur zwischen Angehörigen vermeintlich genießbarer und vermeintlich ungenießbarer Faltergruppen bestehen, sondern daß sich solche erstaunliche Fein-Ähnlichkeiten auch bei Gattungen finden, die beide einer vermeintlich ungenießbaren Gruppe angehören. Hier war das Erklärungsprinzip der Mimikryhypothese unanwendbar; da ja beide Partner an sich schon „geschützt" waren, entfiel der Grund zu einer „Nachahmung" und damit die Möglichkeit eines Entstehens durch „Auslese". Um auch diese Fälle in den Hypothesenbau einzufügen, argumentierte Fritz Müller folgendermaßen: Die auslesenden Feinde bringen das Wissen, welche Falter ekelhaft und welche wohlschmeckend sind, nicht fertig mit auf die Welt, sondern müssen es erst durch schlechte Erfahrungen erwerben. Dem lernenden Vogel wird eine Anzahl Falter zum Opfer fallen, ehe er die guten von den schlechten zu unterscheiden gelernt hat. Es ist nun — so argumentiert Fritz Müller — klar, daß es von Vorteil für zwei Arten sein muß, wenn sie die gleiche warnende Farbzeichnung tragen. Denn beide Arten zusammen zahlen dann an jeden lernenden Feind genau so viel Tribut, wie sonst jede Art für sich zahlen müßte, wenn sie eine eigene, differente Warnfärbung besäße. Bei gleichen Warnfärbungen von zwei Arten zahlt jede nur die Hälfte, bei drei gleichfarbigen Arten jede nur ein Drittel usw. des Tributs an die lernenden Feinde. Das ist ein Vorteil, und da man überzeugt war, daß jeder Vorteil durch „Auslese" entstanden sein konnte — über das „Wie" in der Natur draußen machte man sich keine Gedanken, sondern schob unentwegt vage Abstraktionen auf dem Papier hin und her —, so begrüßte man Fritz Müllers Hypothese als einen Ausweg aus der Verlegenheit, nannte sie „Fritz Müllersche Mimikry" — fälschlich, da sie gar keine Mimikry, d. h. keine nachgeahmte Warntracht, sondern eine gemeinsame echte Warntracht ist — und stellte fortab bunt aus „Modellen" und „Nachahmern" gemischte „Mimikryringe" zusammen. Was allen Hypothetikern sehr willkommen war, da es von der lästigen Entscheidung befreite, ob die Gruppe, der ein Tier angehörte, zu den wohlschmeckenden oder zu den ungenießbaren zu zählen sei. Denn da man keine Ahnung von dem wirklichen Verhalten der Feinde hatte, mußte man diese Entscheidung aus der Tiefe des eigenen Gemütes schöpfen und lief Gefahr, mit

©Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen, Wien, download unter www.biologiezentrum.at

den ebenso entstandenen Anschauungen anderer in Widerspruch zu geraten.

Mit diesem von den Mimikryvertretern allgemein anerkannten Fritz Müllerschen Prinzip nun stehen die klassischen Beispiele Bates' in unvereinbarem Gegensatz. Während es als entscheidender Vorteil gilt, wenn zwei oder mehr Arten sich zu einer gegenseitigen Versicherung gegen das Gefressenwerden mittels einer einzigen gemeinsamen Warnfärbung zusammenschließen, wählt Bates' *theonoë* den gerade entgegengesetzten Weg: sie spaltet sich in sieben verschiedene Aberrationen — vier davon sogar am gleichen Orte —, deren jede sich ein anderes „Modell" aussucht. Sie muß also, nach Fritz Müllers Hypothese, an einem siebenfachen Tribut an die Feinde teilhaben. Ahmte sie nur ein einziges Modell nach, käme es sie beträchtlich billiger.

Das alles sind freilich nur akademische Erörterungen, die die Widersprüche in den Hypothesen anschaulich aufzeigen. In Wirklichkeit werden alle diese kleinen Verschiedenheiten von den jagenden Freilandvögeln, sofern diese Falter verfolgen, überhaupt nicht bewertet, können bei der Art der Jagd gar nicht bewertet werden. Sie liegen — wie bereits dargelegt — unterhalb des Schwellenwertes. Dies wird klar auch durch eine andere Tatsache erwiesen: Bates selbst berichtet, daß es außer diesen „mimetischen" *theonoë*-Formen noch eine Reihe anderer gäbe — er bildet sogar fünf davon farbig ab —, die „kein anderes Insekt nachahmen" und die er selbst als „einfache Variationen (sports)" wertet. Die Unterschiede dieser Formen untereinander und von den „Mimetikern" sind so geringfügig, daß sie ohne vergleichende Nebeneinanderstellung überhaupt nicht ins Auge fallen.

Zusammenfassend stellen wir fest: In diesen klassischen Mimikrybeispielen liegt nichts vor, das nicht mit einfacher Variabilität, wie sie in gleicher Weise bei tausend anderen Arten auftritt, erklärt und verstanden werden könnte.

Der Reihe der aus Bates Originalarbeit reproduzierten *theonoë*-Formen und ihrer „Modelle" habe ich drei Flügelbilder (Abb. 15 bis 17) angeschlossen, die veranschaulichen sollen, wie durch gewöhnliche Variabilität, unter Vermittlung einer einzigen Zwischenstufe, aus einem überaus einfachen Zeichnungstyp (Abb. 15) von weltweiter Verbreitung, dem wir später noch als „Typ B" begegnen werden, die wesentliche Zeichnungsanlage der mimetischen *theonoë*-Formen abgeleitet werden kann. Bei Betrachtung solcher kurzer Reihen — dies gilt auch für alles Folgende — wolle stets eine Figur mit der unmittelbar darauffolgenden verglichen und der geringe Schritt beachtet werden, der durch alltägliche Variabilität von der einen zur anderen führt und damit schließlich die Endpunkte zwanglos verbindet. Notgedrungen mußten die Bilder auf eine Geringzahl beschränkt werden; die Übergänge ließen sich bei Vorführung vorhandener Zwischenglieder naturgemäß noch lückenloser aufzeigen.

©Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen, Wien, download unter www.biologiezentrum.at

Außer den oben besprochenen *theonoë*-Formen zeigt Bates im Farbbild nur noch zwei weitere Mimikrypaare vor: *Leptalis (Dismorphia) amphione* var. *egaëna* mit dem Modell *Mechanitis polymnia* var. *egaensis* (Ithomiine) (Abb. 18 und 19), und *Leptalis (Dismorphia) orise* mit dem Modell *Methona psidii* (gleichfalls Ithomiine) (Abb. 20 und 21).

Während die späteren Mimikrydarsteller nun das Beispiel der *theonoë* fast ganz fallen gelassen haben, ist von diesen letztgenannten Formen eine Reihe weiterer Beispiele aus den Ithomiinen-Gattungen *Mechanitis, Melinaea, Tithorea* usw. aufgefunden und vorgeführt worden. Der Zeichnungstyp dieser Formen ist weit weniger einfach als der der *theonoë*, und sie erfordern wohl eine Sonderbesprechung.

So verblüffend die Ähnlichkeit des Partnerpaares *Dismorphia orise* und *Methona psidii* (Abb. 20 und 21) auf den ersten Anblick hin auch anmutet, so ist das Zustandekommen dieser Zeichnung im einfachen Variationswege doch unschwer zu verfolgen. Wir brauchen hiezu bloß die Vorderflügelzeichnung in Abbildung 16 zu vergleichen. Mit der abnormen Verlängerung der Vorderflügel bei dem genannten Partnerpaar ist, als natürliche Folge, eine sehr starke Erweiterung des in Abb. 16 noch sehr kleinen, vorderen hellen Spitzenfleckes verbunden, die zwangsläufig zu dem etwas ungewohnten Zeichnungsbild dieses Mimikrypaares führt. Was aber die Querbinde über den Hinterflügel anlangt, so ist sie im Keim bereits bei den in Abb. 16 und 17 vorgeführten Formen vorhanden und es bedurfte nur einer Erweiterung des spitzenwärts von ihr gelegenen hellen Flecks und einer einfachen Verlagerung der schwarzen Binde, um dieses Zeichnungsbild entstehen zu lassen.

Schwieriger ist das Verstehen des im Mimikrypaar *Dismorphia amphione* und *Mechanitis polymnia* verkörperten Farbzeichnungstypus (Abb. 18 und 19). Es handelt sich hier um eine nicht alltägliche Färbungs- und ziemlich komplizierte Zeichnungsanlage, die ein ganz charakteristisches Gesamtbild von spezifisch neotropischer Prägung ergeben. Tatsächlich scheint sich dieser Farbzeichnungstyp nur in diesem Gebiete vorzufinden und in allen übrigen Gebieten der Erde — wenigstens in dieser typischen Ausprägung — zu fehlen. Es liegt wie das Walten eines geheimnisvollen „Genius loci" über diesem Färbungsbild und man kann mit einiger Berechtigung die Frage aufwerfen: Wie kommen Mitglieder so verschiedener Verwandtschaftsreihen zu diesem so seltsam übereinstimmenden, komplizierten Kleid?

b) Die systematische Stellung der Dismorphiinen.

Hier öffnet sich nun ein anderer Weg der Problemlösung: der stammesgeschichtlich-kritische. Die ganze Problemstellung ruht auf der Voraussetzung, daß die Ithomiinen und die Dismorphiinen nicht näher verwandt seien, daß sie stark

©Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen, Wien, download unter www.biologiezentrum.at

getrennten phylogenetischen Reihen angehören. Wären sie miteinander verwandt, so könnte ihre Ähnlichkeit, wie die der Ithomiinen mit manchen Lycoreinen und Heliconiinen, als Folge eines gemeinsamen Erbgutes unschwer verstanden werden.

Aber der Verwandtschaftsgrad ist einer kritischen Nachprüfung zugänglich. Auf Grund welcher Eigenschaften wurden die Dismorphiinen von den Ithomiinen getrennt und weitab davon in eine andere Gruppe, zu den Pieriden [2]), gestellt?

Die Ithomiinen, Danainen und Heliconiinen gehören zusammen der großen Gruppe der Nymphaliden (weiteren Sinnes) an. Diese wird charakterisiert durch die bei ♂ und ♀ mehr oder minder verkümmerten Tarsen der Vorderbeine. Da die Dismorphiinen indes wohlentwickelte, intakte Vordertarsen besitzen, können sie nicht in diese Gruppe gestellt werden. Unter den Gruppen mit intakten Vordertarsen kommen für sie nur die Pieriden in Frage, und so hat man — unter ausdrücklicher Betonung der zahlreichen den Pieriden fremden Züge — die Dismorphiinen unter die Pieriden gesteckt. Es ist dies eine durchaus mechanische Einschachtelung. Inwieweit ist sie berechtigt, inwieweit entspricht sie stammesgeschichtlicher Begründung?

Das Merkmal verkümmerter Vordertarsen ist ein Reduktionsmerkmal. Solche Reduktionsmerkmale dürfen nur mit großer Vorsicht zur Bildung natürlich sein sollender Verwandtschafts-Großgruppen verwendet werden. Es ist eine durchaus häufige Erscheinung, daß solche Merkmale erst hoch heroben in der Entwicklung als Parallelerscheinungen in verschiedenen Verwandtschaftsreihen aufspringen.

Ein Beispiel aus der Ordnung der Käfer mag dies belegen. In der Familie der Skarabäiden, Untergruppe der Koprophagen, gibt es eine Anzahl von Arten, denen die Vordertarsen fehlen. Es wäre nun vom Standpunkt einer natürlichen, d. h. stammesgeschichtlich begründeten Gruppierung der Käfer aus völlig verfehlt, diese vordertarsenlosen Arten aus dem Kreise ihrer offenkundigen nächsten Verwandtschaft unter den Koprophagen herauszureißen und allen übrigen tarsenbegabten Käfern als etwas Fremdes gegenüberzustellen, oder aber sie mit allenfalls aufgefundenen anderen vordertarsenlosen Käfern, etwa Carabiden oder Tenebrioniden, auf Grund dieses Merkmals in eine Familie zu stellen. Der Verlust der Vordertarsen ist bei jenen Käfern sicher erst spät, erst weit heroben in der Entwicklung erfolgt,

[2]) Die nomenklatorisch richtig gebildete Familienbezeichnung lautet nicht *Pieridae*, sondern *Pieriditae*. Die Nomenklaturregeln (Art. 4) schreiben zur Bildung eines Familiennamens die Anfügung der Endung *idae* an den Stamm des Namens der typischen Gattung vor. Der Stamm ist indes nicht die einfache Nominativform des Namens, sondern wird mit Zuhilfenahme der Genitivform — hier Pieridis — gefunden, lautet also „Pierid". Gleiches gilt für eine ganze Anzahl auf is endigender Gattungsnamen und die von ihnen abgeleiteten Familienbezeichnungen. Da die unrichtig gebildeten kürzeren Formen indes allgemein gebräuchlich sind, behalte ich sie hier — ohne mich damit festzulegen — bei.

©Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen, Wien, download unter www.biologiezentrum.at

und ist völlig unbrauchbar zur Begründung großer natürlicher Verwandtschaftsstämme.

Ein anderes anschauliches Beispiel aus der Ordnung der Käfer bietet die Reduktion der Augen bei gewissen höhlenbewohnenden oder doch subterran lebenden Formen. So findet sich in der Laufkäfergruppe der Trechinen eine ganze Reihe augenloser Arten. Eine ältere Systematik nun hat auf dieses augenfällige Merkmal hin die augenlosen Formen in einer besonderen Gattung, *Anophthalmus,* zusammengefaßt und den geäugten Trechinen gegenübergestellt. Als nun tiefregreifende, zeitgemäß phylogenetisch eingestellte Untersuchungen unter Heranziehung anderer Merkmale, insbesonders des Kopulationsapparates, ergaben, daß diese augenlosen Formen nichts anderes sind als die Endformen verschiedener phyletischer Reihen innerhalb dieser Käfergruppe, Zeugen einer späten Parallelentwicklung, da wurde die augenlose Gattung wieder auseinandergerissen und ihre Formen auf verschiedene Reihen verteilt; „wie Salz aufs Butterbrot", wie sich einer der mit diesem Vorgang nicht ganz einverstandenen alten Systematiker ausdrückte.

Alle diese Beispiele erweisen, wie wenig Reduktionsmerkmale geeignet sein können, mit ihrer Hilfe zu wirklich natürlichen großen Verwandtschaftsgruppen zu gelangen. Sie müssen durch andere Merkmale kontrolliert und bestätigt werden, und wenn diese anderen Merkmale in eine andere Richtung weisen, so ist diese Weisung ernsthaft zu berücksichtigen.

Nun ist bereits erwähnt worden, daß die Dismorphiinen nach übereinstimmender Ansicht aller Bearbeiter ein fremdartiges Element in der Familie der Pieriden, in die man sie lediglich der vorhandenen Vordertarsen halber gesteckt hat, darstellen. Die Möglichkeit liegt nahe: Vielleicht haben wir es hier gleichfalls mit einem phylogenetisch minderwertigen Reduktionsmerkmal zu tun; es wäre zu überprüfen, wohin die anderen Merkmale dieser Gruppe weisen. Und da zeigt sich, daß nach diesen anderen Merkmalen die Gattung keinesfalls zu den Pieriden, sondern in eine ganz andere Verwandtschaft, und zwar offenkundig in die Nähe ihrer vermeintlichen Modelle, der Ithomiinen und Heliconiinen, gestellt werden muß. Sie ist eben ein Zweig dieser Verwandtschaftsgruppe, der das altertümliche Merkmal intakter Vordertarsen beibehalten hat, während es bei den anderen Zweigen bereits einer mehr oder minder starken Reduktion anheimgefallen ist.

Zu jenen anderen, maßgeblicheren Merkmalen aber gehört in erster Linie der Bau des Flügelgeäders. Führende Systematiker haben ihn bei der Beurteilung der Verwandtschaftsgrade an die erste Stelle gerückt. Die beigegebenen sechs Geäderskizzen zeigen die Beziehungen der Dismorphiinen zu den Ithomiinen usw. einerseits und den Pieriden anderseits. Zu beachten ist insbesonders der Bau der nahe dem Flügelvorderrande befindlichen, als Radius bezeichneten Ader.

©Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen, Wien, download unter www.biologiezentrum.at

Dieser Radius entsendet bei den Dismorphiinen fünf Äste von fast gleicher Länge, die in fast gleichen Abständen aufeinanderfolgen (Abb. 22, daselbst als r_1, r_2, r_3, r_4 und r_5 bezeichnet). Ein im wesentlichen durchaus ähnliches Bild des Radius zeigen die Geäderskizzen einer Ithomiine der Gattung *Mechanitis* (Abb. 23), einer Heliconiine der Gattung *Heliconius* (Abb. 24) und einer Acraeine der Gattung *Pareba* (Abb. 25). Bei allen ist der Radius fünfästig, die einzelnen Äste sind an Länge wenig verschieden und folgen in annähernd gleichen Abständen aufeinander. In schroffem Gegensatz hiezu steht der Bau des typischen Pieridenflügels, wie ihn die Abbildungen 26 und 27, eine *Pereute*- und eine *Perrhybris*-Art darstellend, vorführen [3]). Hier liegt ein wesentlich reduzierter, nur dreiästiger Radius vor, dessen Äste von sehr verschiedener Länge und in sehr verschiedenen Abständen voneinander angeordnet sind. Da dem Bau des Flügelgeäders aber ein hoher phylogenetischer Wert beizumessen ist, müssen die Dismorphiinen als viel näher mit den Ithomiinen usw. als mit den Pieriden verwandt angesehen werden. Mit dieser Einsicht stimmt auch so manches andere im Bilde der Dismorphiinen, ihr Flügelschnitt usw. überein, und auch die Ähnlichkeit ihres Farbzeichnungsbildes findet hierin ihre natürliche Begründung. Die Dismorphiinen gehören klärlich dem weiteren natürlichen Verwandtschaftskreise der Ithomiinen, Danainen (Lycoreinen) und Heliconiinen an, und in dem Augenblicke, da wir dies erkannt haben, verliert auch die merkwürdige Übereinstimmung der beiden typisch neotropischen Zeichnungsbilder das Rätselhafte und wird zur verständlichen Auswirkung eines gemeinsamen alten Erbgutes.

Mit diesen Auffassungen stimmen auch die Anschauungen neuerer Pieridenkenner überein. A. Radcliffe Grote [4]) trennt die Dismorphiinen grundsätzlich von den Pieriden, erhebt sie sogar zum Rang einer eigenen Großgruppe *Dismorphiadae*, gleichwertig mit den Großgruppen *Nymphalidae* (die er zunächst stellt), *Hesperiadae*, *Tortricidae* usw.; er läßt sie abseits von den Pieriden, viel tiefer als diese, am Stamm des Verwandtschaftsschemas entspringen. Und der Monograph A. B. Klots [5]) bestätigt, obwohl er die Dismorphiinen gemeinsam mit den Pieriden abhandelt, die Kluft zwischen beiden, indem er zu den genannten Verschiedenheiten noch die völlige Verschiedenheit im Bau des männlichen Kopulationsorgans feststellt.

Damit haben wir eine zweite Art der Problemlösung aufgezeigt: den Nachweis einer natürlichen Verwandtschaft dort, wo bisher — wenigstens in der

[3]) Es kommt allerdings bei den Pieriden ausnahmsweise auch ein mehrästiger Radius vor; typisch aber ist die oben gekennzeichnete Bildung.

[4]) The Descent of the Pierids. Proc. Amer. Philos. Soc. Philad. 39, 1900, Nr. 161, p. 12, 13.

[5]) A Generic Revision of the Pieridae. Ent. Amer. 12, N. S. 1933, 139—242, pl. V—XIII.

©Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen, Wien, download unter www.biologiezentrum.at

Mimikryliteratur — keine solche angenommen worden war.

Wir möchten nun noch an einem zweiten Beispiel zeigen, wie durch die Vergleichung der Verwandtschaftsreihen die am meisten bewunderten Mimikrybeispiele als einfache Variabilitätserscheinungen erwiesen werden können, und wählen hiezu den afrikanischen *Papilio dardanus,* den der Führer der englischen Mimikryschule als das „by far the most remarkable example of mimicry" bezeichnet hat. Wir entgehen hiedurch dem Vorwurf, uns die Aufgabe ungebührlich leicht gemacht zu haben.

(Schluß folgt.)

Ein neuer Spanner aus dem Ussuri-Gebiet.

(Mit 1 Tafel.)

Von Leo Sheljuzhko, Heilsberg, Ostpreußen.

***Acrodontis kotshubeji* (spec. nova).** (Tafel 12, Fig. 1 ♂, Fig. 2—3 ♀♀.)

Die Falter entsprechen ziemlich genau der Gattungsdiagnose, die Dr. Wehrli (in Seitz, Supplement, IV, 1940, p. 333) anführt.

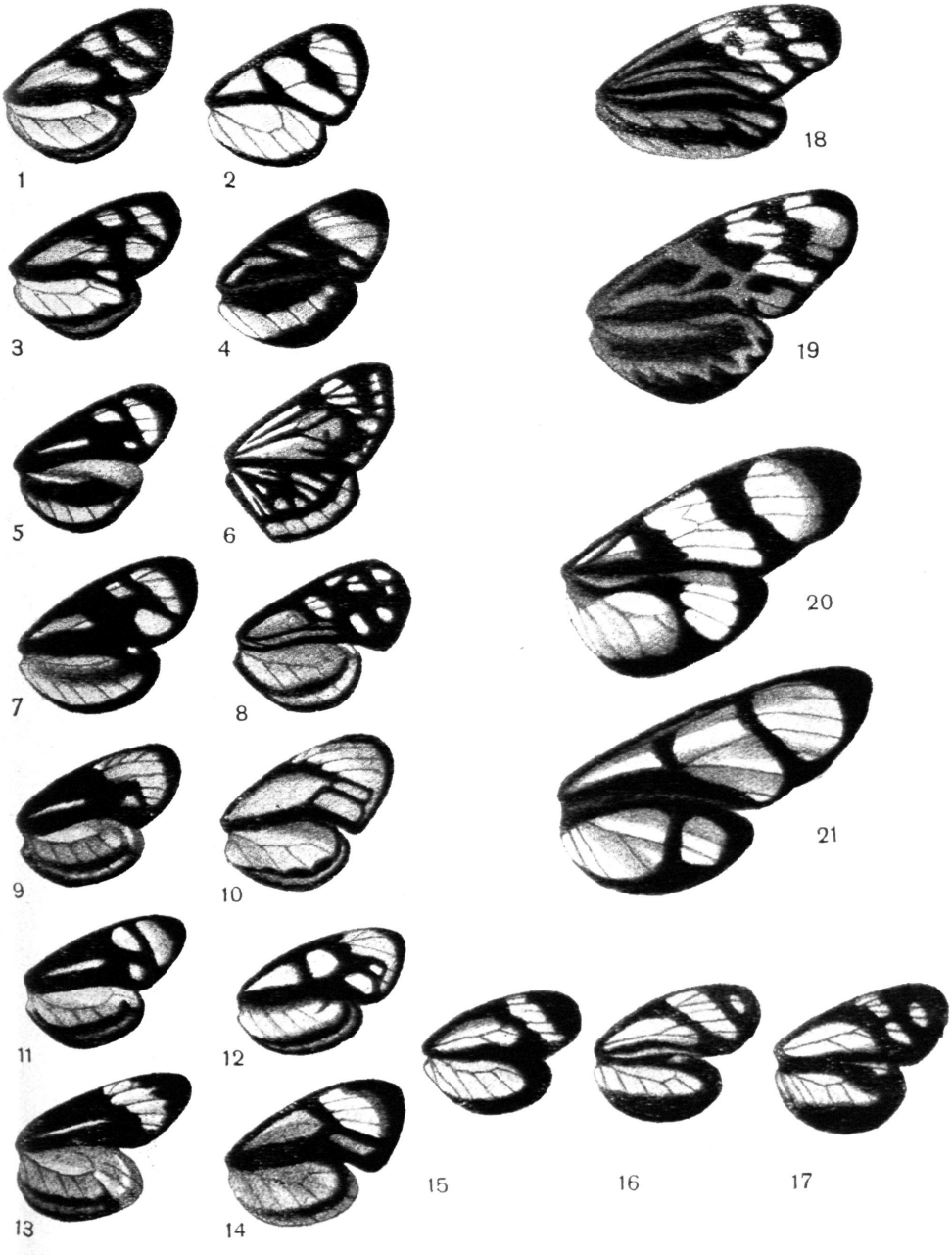
Die neue Art scheint der *A. fumosa* Prt., soweit sich diese nach den Angaben und Abbildungen Wehrlis (l. c., p. 334, t. 26 a) beurteilen läßt, am nächsten zu stehen.

Größe recht variabel: Vorderflügellänge der ♂♂ 24—29, die der ♀♀ 25—33 mm. Flügelschnitt und Färbung der Geschlechter etwas verschieden. Bei den ♂♂ sind die Flügel breiter, bei den ♀♀ schmäler und mehr gestreckt. Beim ♂ ist der Außensaum der Vorderflügel unter dem Apex bis zur Ader R_5 ziemlich stark ausgeschnitten, dann folgt ein zweiter, aber viel kleinerer Ausschnitt zwischen R_5 und M_1. Die vorspringende Zacke auf R_5 ist schwach ausgeprägt. Beim ♀ sind beide Ausschnitte bedeutend tiefer, so daß der Apex als ein großer, stark vorspringender, fast sichelförmiger Zahn hervortritt, auch sind die Zähne auf R_5 und M_1 meist viel auffallender. Die Grundfarbe der ♂♂ ist ein lichtes Ockergelb, stellenweise (besonders im Außenfelde beider Flügel) mehr oder weniger gelbbraun verdunkelt, mit einer unregelmäßigen schwachen schwarzen Sprenkelung. Bei den ♀♀ ist der Grundton bedeutend bleicher, licht gelblichweiß, die braune Verdunkelung zuweilen etwas verstärkt, die schwarze Sprenkelung viel stärker entwickelt. Beide Geschlechter tragen auf den Vorderflügeln einen abgerundeten, meist länglich ausgezogenen Zellfleck, dessen Mitte gewöhnlich die helle Grundfarbe erkennen läßt. Bei den ♂♂ ist dieser Fleck verschwommen und undeutlich, etwa gelbbraun, leicht geschwärzt; bei den ♀♀ ist er meist etwas deutlicher und dunkler, aber mitunter auch kaum zu erkennen. Bei 1 ♀ (Fig. 3) ist er dagegen sehr scharf und schwarz, obwohl auch in seiner Mitte der lichte Grundton zum Vorschein kommt.

©Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen, Wien, download unter www.biologiezentrum.at

Zum Aufsatz:

Heikertinger: „Das Problem der Schmetterlingsmimikry und seine Lösung."



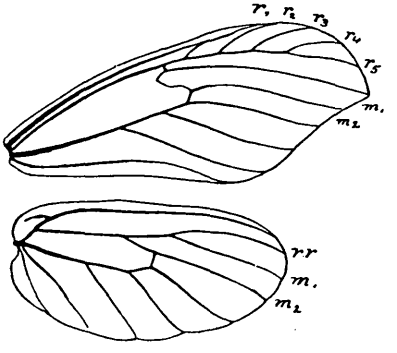
Die Tafelerklärung findet sich im Text des Aufsatzes und am Schluß desselben.

CHRISTOPH REISSER'S SÖHNE, WIEN V.

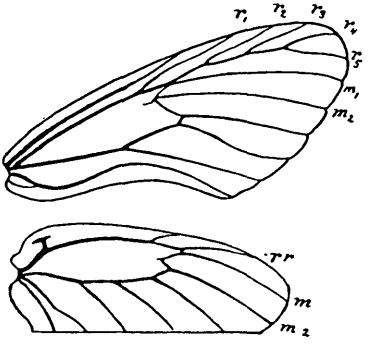
©Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen, Wien, download unter www.biologiezentrum.at

Zum Aufsatz:

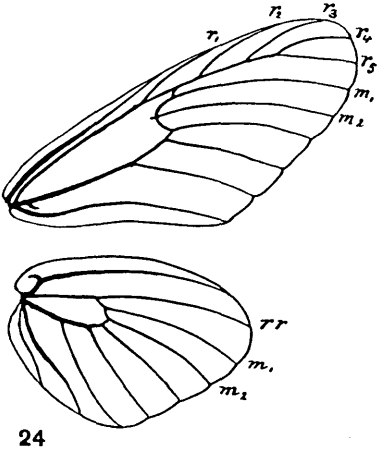
Heikertinger: „Das Problem der Schmetterlingsmimikry und seine Lösung."



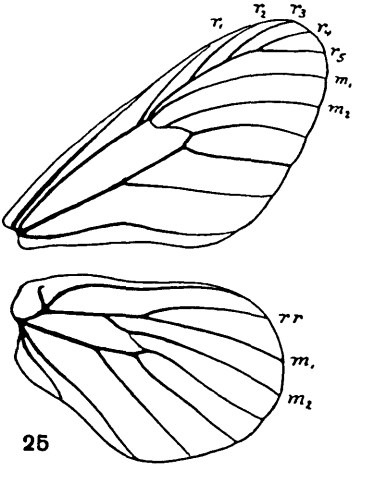
22



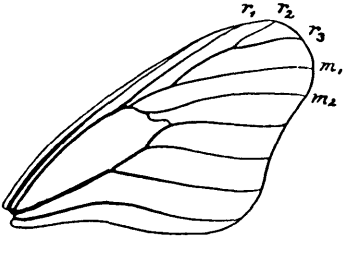
23



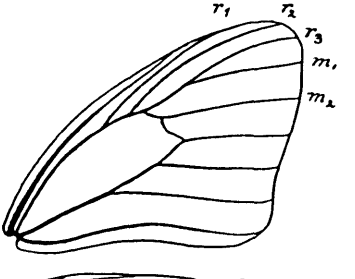
24



25



26



27

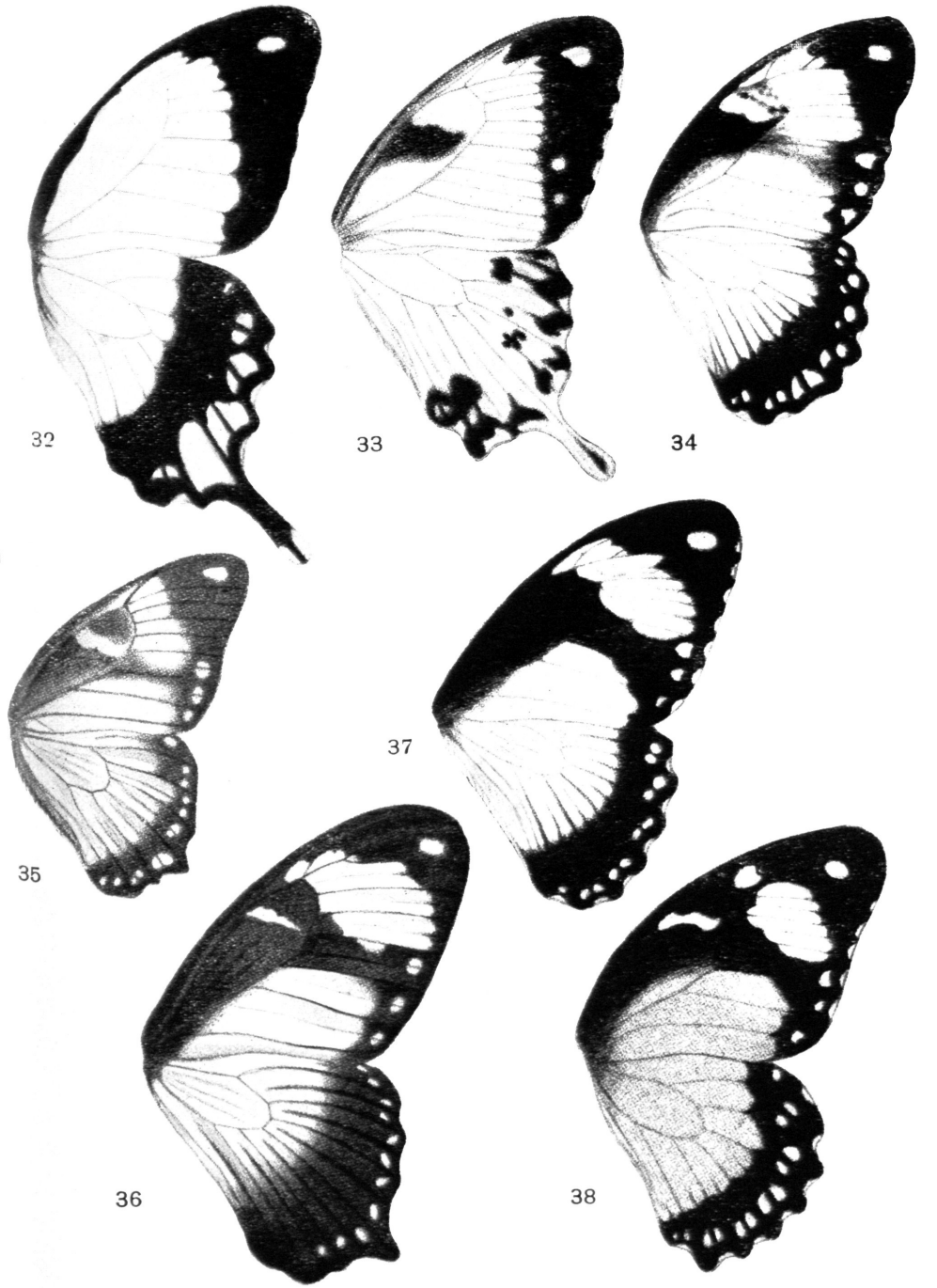
Die Tafelerklärung findet sich im Text des Aufsatzes und am Schluß desselben.

CHRISTOPH REISSER'S SÖHNE, WIEN V

©Gesellschaft Österreichischer Entomologen, Wien, download unter www.biologiezentrum.at

Zum Aufsatz:

Heikertinger: „Das Problem der Schmetterlingsmimikry und seine Lösung."



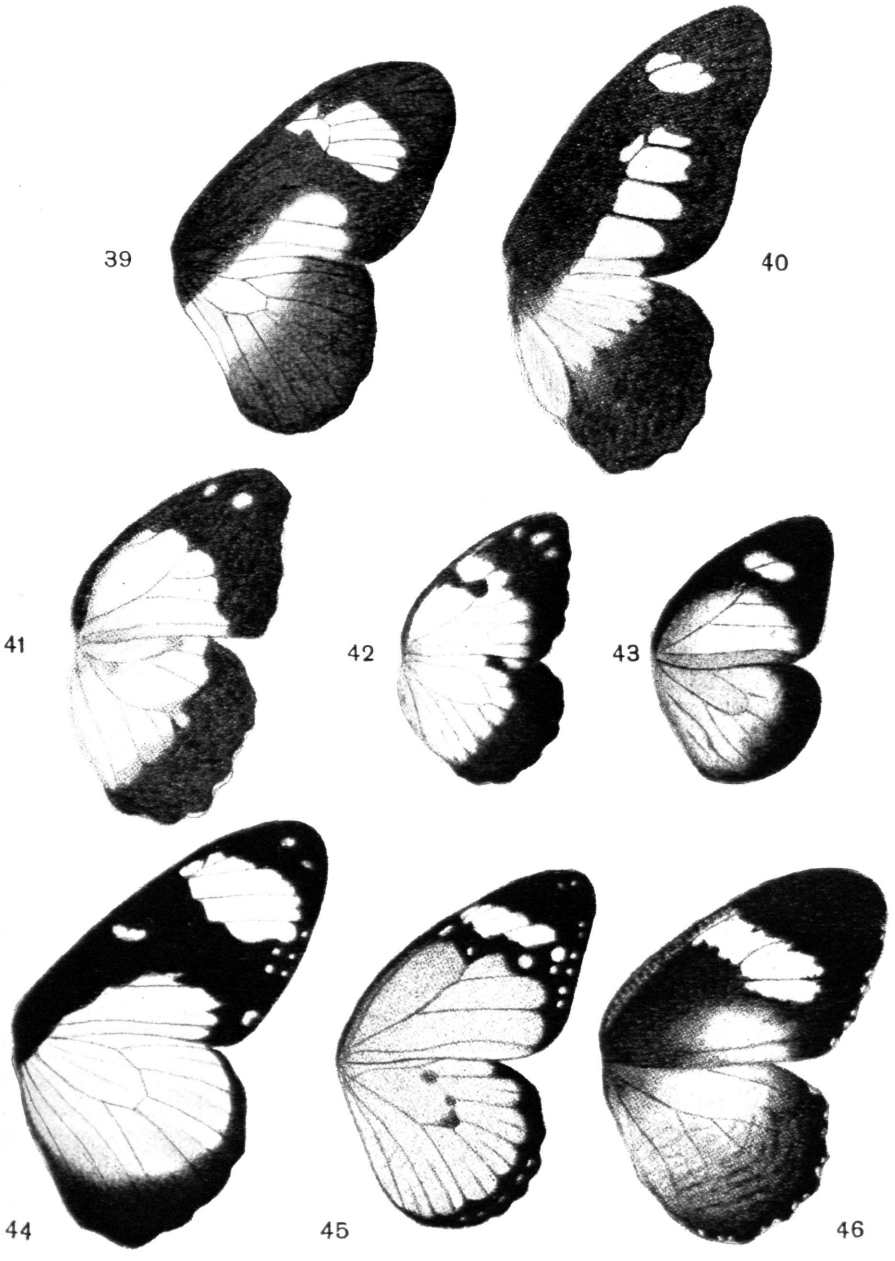
Die Tafelerklärung findet sich im Text des Aufsatzes und am Schluß desselben.

CHRISTOPH REISSER'S SÖHNE, WIEN V.

©Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen, Wien, download unter www.biologiezentrum.at

Zum Aufsatz:

Heikertinger: „Das Problem der Schmetterlingsmimikry und seine Lösung."



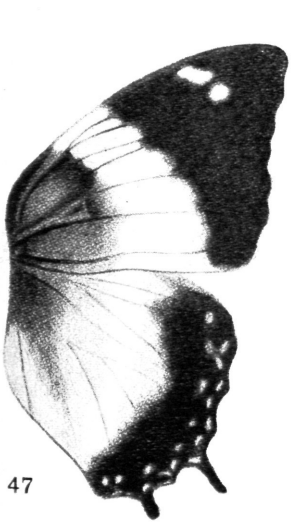
Die Tafelerklärung findet sich im Text des Aufsatzes und am Schluß desselben.

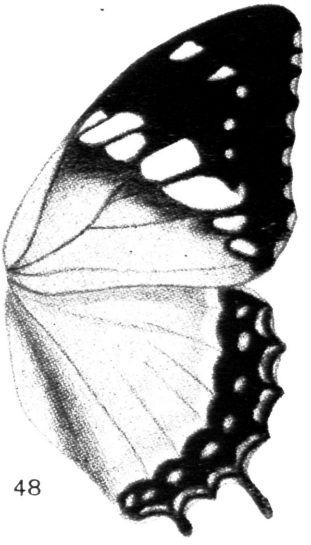
CHRISTOPH REISSER'S SÖHNE, WIEN V.

© Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen, Wien, download unter www.biologiezentrum.at

Zum Aufsatz:

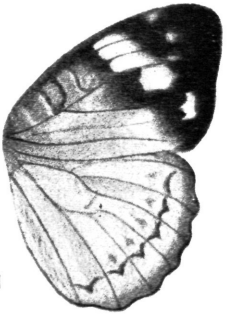
Heikertinger: „Das Problem der Schmetterlingsmimikry und seine Lösung."

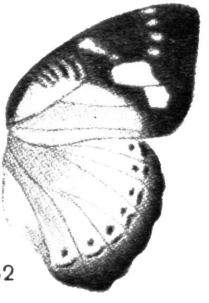

47


48

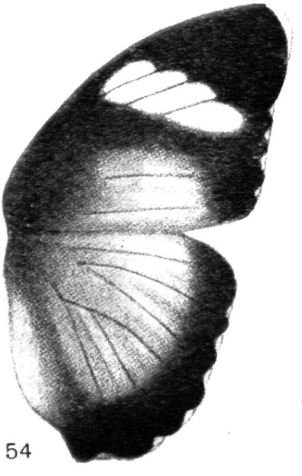
49

50


51


52

53


54

55

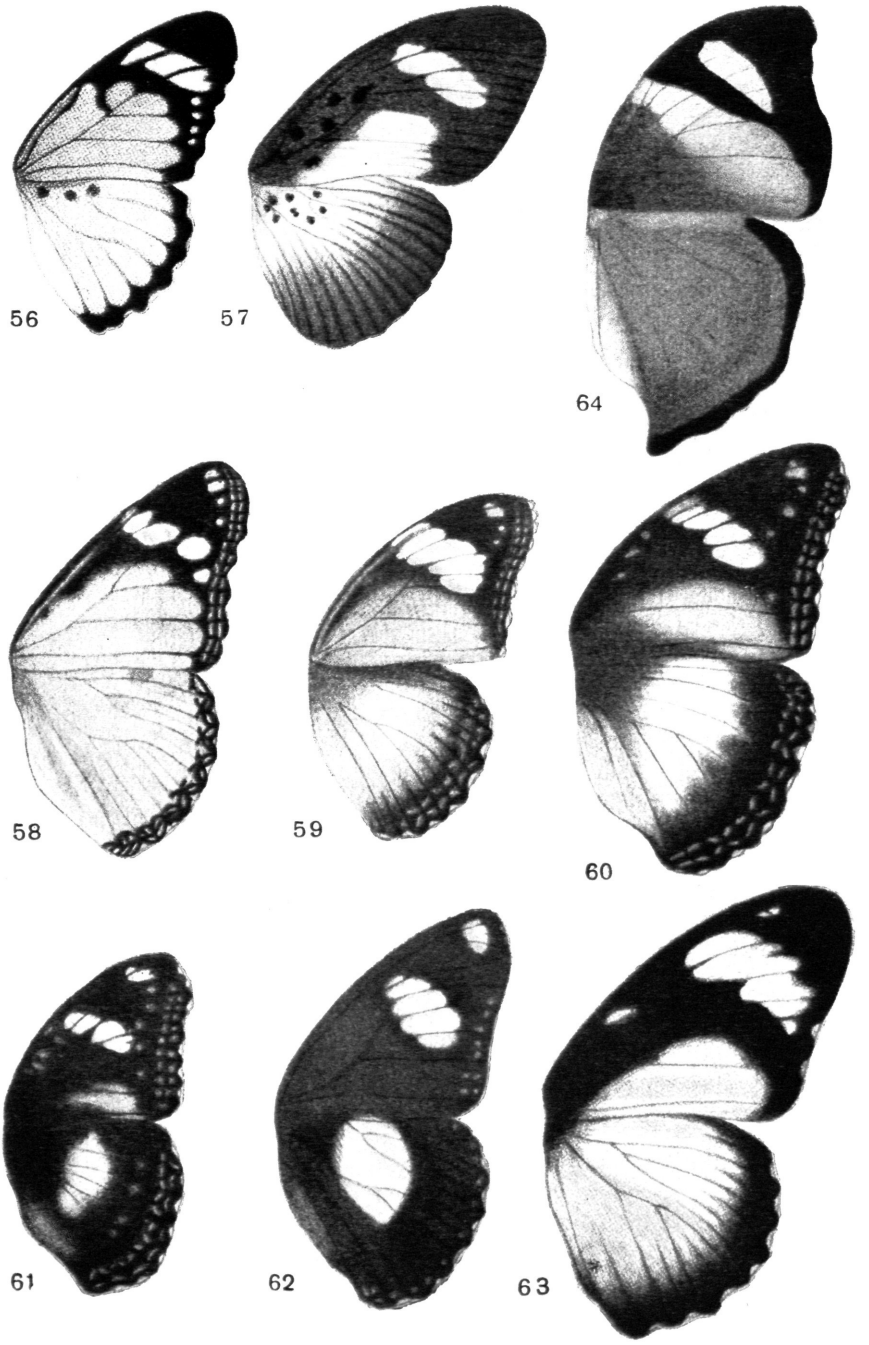
Die Tafelerklärung findet sich im Text des Aufsatzes und am Schluß desselben.

CHRISTOPH REISSER'S SÖHNE, WIEN V.

©Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen, Wien, download unter www.biologiezentrum.at

Zum Aufsatz:

Heikertinger: „Das Problem der Schmetterlingsmimikry und seine Lösung."



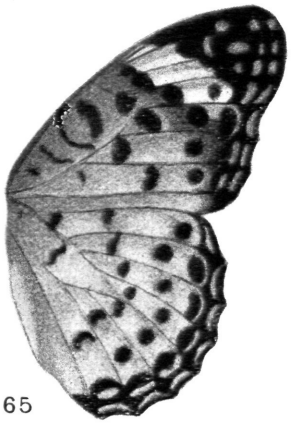
Die Tafelerklärung findet sich im Text des Aufsatzes und am Schluß desselben.

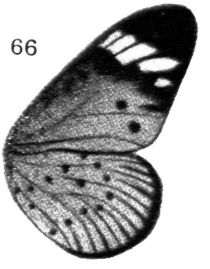
DRUCK: CHRISTOPH REISSER'S SÖHNE, WIEN V.

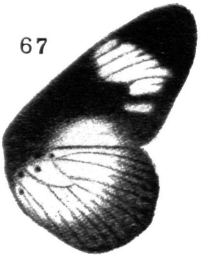
©Arbeitsgemeinschaft Österreichischer Entomologen, Wien, download unter www.biologiezentrum.at

Zum Aufsatz:

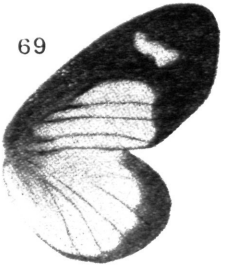
Heikertinger: „Das Problem der Schmetterlingsmimikry und seine Lösung."


65


66


67

68


69

70

71

72

73

74

75

76

Die Tafelerklärung findet sich im Text des Aufsatzes und am Schluß desselben.

DRUCK: CHRISTOPH REISSER'S SÖHNE, WIEN V.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift der Wiener Entomologischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1944

Band/Volume: 29

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

Artikel/Article: Das Problem der Schmetterlingsmimikry und seine Lösung. Fortsetzung.Tafel 5-11. 198-208