

Der Gegensatz zwischen geographischer und nicht-geographischer Variation.

Von

Dr. Karl Jordan,

Zoological Museum, Tring, England.

Mit 73 Figuren im Text.

Das Kollegheft, aus welchem ich auf der Georgia Augusta die logischen Formeln zu lernen versucht habe, beginnt mit den Worten: »Ein gewöhnliches Vorurteil gegen die Logik ist, daß sie trocken sei und ohne Interesse, da sie nichts lehre, was nicht jedermann schon wisse.« Ein ähnliches Vorurteil hegt mancher Biologe über die trockenen Systematica, nur mit dem Unterschiede, daß er die Lehren der Systematik nicht kennt und sich darum mit einem *cui bono* abwendet. Der Kollege in biologicis, welcher einen solchen höheren Standpunkt einnimmt, erinnert mich an jenen Mitstudierenden, welcher mir im mineralogischen Praktikum, wo wir Kristalle mit dem Goniometer bearbeiteten, klar machte, daß von Zoologie, Botanik und Mineralogie nur die letztere den Namen Wissenschaft verdiene und allein des Studierens wert sei. Wir waren noch Fuchse, und ich ärgerte mich und verteidigte die Zoologie, der ich mein Herz schon ganz zugewandt hatte. Der Eiferer für Mineralogie aber behielt seinen überlegenen Standpunkt und bemitleidete mich, daß ich nach wie vor in das Zoologische Institut unsres verehrten Jubilars hinaufstieg.

Ob es nun ein DARWIN selbst ist, der in seinen Briefen klagt, warum man soviel Zeit und Mühe auf das Auffinden kleinster Unterschiede vergeudet und sich den Kopf zerbricht, ob eine Form eine Art sei oder nicht, — oder ob es der Direktor eines großen Museums ist, der, wie die Sage berichtet, den Ankauf eines neuen Schmetterlings mit den Worten zurückweist: »Wir haben ja schon viele so

rote in der Sammlung«, die Aburteilung der Anstrengungen des Systematikers ärgert mich nicht; sie läßt mich nur bedauern, daß die Bedeutung der systematischen Arbeiten für das richtige Verständnis der Entwicklung der Lebewelt auch heute noch vielfach so wenig erkannt ist, daß in den Schriften für und gegen die Entwicklungslehre (oder besondere Formen derselben) alte Behauptungen immer wieder vorgebracht werden, obwohl sie den soliden Beobachtungen der Systematiker direkt widersprechen. Zum Teil ist es Schuld der Systematik selbst, die sich noch in einem Übergangsstadium befindet. Was DARWIN im Sinne hatte, als er seinem Unmute in den oben angezogenen Worten Luft machte, war die Systematik der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts, welche im Vergleich zu der Menge des schon damals bearbeiteten Materials allerdings außerordentlich arm an solchen Resultaten war, welche zu einer richtigen Begründung der Entwicklungslehre verwandt werden konnten. Ja, die Resultate waren häufig so, daß sie direkt zu falschen Schlüssen verleiteten. Ich führe als Beispiel eine Stelle aus DARWIN, *Origin of Species*¹ an, weil die Stelle sich auf unser spezielles Thema bezieht und weil sich POULTON² neuerdings auf dieselbe berufen hat, offenbar in dem Glauben, daß die Angaben den Tatsachen entsprechen. »Almost every year, as I am informed by Mr. E. V. HARCOURT, many European and African birds are blown to Madeira; this island is inhabited by 99 kinds, of which one alone is peculiar, though very closely related to a European form; and three or four other species are confined to this island and the Canaries. So that the Islands of Bermuda and Madeira have been stocked from the neighbouring continents with birds, which for long ages have there struggled together, and have become mutually co-adapted. Hence when settled in their new homes, each kind will have been kept by the others to its proper place and habits, and will consequently have been but little liable to modification. Any tendency to modification will also have been checked by intercrossing with the unmodified immigrants, often arriving from the mother-country.« POULTON zitiert ferner einen Brief DARWINS an HOOKER: »I do not think it a mystery that birds have not been modified in Madeira. Pray look at p. 422 of *Origin* (ed. 111). You would not think it a mystery if you had seen the long lists which I have (somewhere) of the birds annually blown, even in flocks, to Madeira. The crossed stock would be the more vigorous.«

¹ Ed. VI. Vol. II. p. 180 (1888).

² What is a Species? In *Proc. Ent. Soc. London* for 1903.

DARWIN glaubte die Lösung des Mysteriums gefunden zu haben und tappte doch ganz im Dunklen. Es ist gar kein derartiges Mysterium da. Die Ornithologen der Neuzeit, welche sich bemühen, »kleine und kleinste« Unterschiede durch sorgfältiges Studium zu entdecken, haben zur Genüge bewiesen, daß auf Madeira ein beträchtlicher Prozentsatz der Vögel, welche die Meister der alten Schule für identisch mit den zentraleuropäischen Formen hielten, von diesen verschieden ist. Es liegt ja auf der Hand, daß der Theoretiker in die Brüche kommen muß, wenn die Systematica, welche er benutzt, nicht richtig sind; wenn er eingehende verlässliche Untersuchungen voraussetzt, der Systematiker aber nur oberflächliche angestellt hat. Und es ist ferner selbstverständlich, daß, ebenso wie zum vollen Verständnis einer Maschine die Kenntnis der Einzelheiten, welche sie zusammensetzen, notwendig ist, auch eine Erkenntnis der organischen Welt von dem Studium der einzelnen Elemente, aus welchen diese Welt besteht, ausgehen muß. Die genaue Kenntnis der untersten systematischen Einheiten, die nur der Systematiker liefern kann, ist die Grundlage nicht minder für die Theorie der Entwicklung der Lebewelt, als für die richtige Zusammenstellung dieser Einheiten zu einem System. Was DARWIN als eine mühevollen und augenscheinlich nutzlose Tiftelei bei der Untersuchung der Individuen vorkam, ist gerade die Methode, durch welche, wenn in richtige Bahnen gelenkt, allein Tatsachen zutage gefördert werden können, mit deren Hilfe ein Beweis der Blutsverwandtschaft der Wesen, oder in andern Worten, ein Beweis der Entstehung der Arten, ermöglicht werden wird. Die Auffindung von lebenden Tierformen oder Petrefakten, welche Verbindungsglieder einzelner Tiergruppen sind und die Entdeckung von Resten solcher Formen, welche als Vorfahren von jetzt lebenden andersartigen Tieren angesprochen werden dürfen, könnten erst dann als beweisend herangezogen werden, wenn wir wirklich ununterbrochene Reihen von den jetzigen Formen zu ihren Vorfahren hätten. Wundervoll wie die Funde sind, sie können nur jemand überzeugen, der schon überzeugt ist; sie können uns in dem Glauben an die Wahrheit des Entwicklungsgedankens befestigen, aber die Sprünge, welche wir von einem Vorfahren zum andern, von *Ephippus* zum *Meshippus* zum *Miohippus* machen müssen, bringen uns nicht aus dem Bereiche des Theoretischen heraus. Anders ist es bei recenten Tieren, wenn wir uns vorläufig auf den Nachweis des Zusammenhanges zwischen nahe verwandten Formen beschränken.

Das Kapitel aus der Systematik, das ich im folgenden auf Grund

von Untersuchungen von Lepidopteren behandle, zeigt, in welcher inniger Verwandtschaft die Systematik und die Biogenie stehen.

Ob man die Entwicklungslehre anerkennt oder nicht, keiner kann sich ohne Schädigung seiner Arbeit dem Einflusse entziehen, welchen sie auf die Methode der Systematik ausgeübt hat. Wo man früher die systematischen Einheiten nach der Ähnlichkeit zusammenstellte, ist jetzt der Gedanke der Verwandtschaft getreten. Während früher die Übereinstimmungen sowohl wie die Unterschiede zwischen ähnlichen Tierformen als etwas von Anfang Festgelegtes hingenommen wurde, da ist jetzt der Unterschied stets etwas Gewordenes und die Übereinstimmung allein ursprünglich, wenn nicht auch geworden. Diese Unterschiede nachzuweisen ist eine Aufgabe der Systematiker der alten wie der neuen Schule; darin arbeiten alle Hand in Hand. Und diese selben Lücken als etwas Gewordenes zu beweisen, ist das Ziel der Entwicklungslehre. Aber in der Ausführung dieser Aufgabe ist zwischen früher und jetzt doch vielfach schon ein scharfer Gegensatz. Der Forscher, welcher ein System nach Verwandtschaft aufbauen will, wird nach Einzelheiten in der Organisation der zu klassifizierenden Tiere suchen, welche den Zusammenhang, der zwischen den Formen verloren gegangen ist, noch andeuten; er wird noch nach Unterschieden in den Exemplaren verschiedenen Herkommens forschen, wo man früher mit dem Feststellen der augenscheinlichen Übereinstimmung zufrieden war; er wird die Ähnlichkeit von Formen aus selbständigen Faunengebieten, z. B. Afrika und Amerika, kritisch prüfen und unterscheiden zwischen Gleichheiten, die ursprünglich sind und gleiche Abstammung bedeuten, und Ähnlichkeiten, welche etwas durch konvergente Entwicklung Erworbenes sind; kurz, sein Studium muß ein eindringendes sein, wenn er nicht fortwährend getäuscht werden will. In der Lepidopterologie ist dieser Fortschritt ein sehr deutlicher. Das Studium der ersten Raupenstadien, die häufig so sehr von den späteren Stadien, mit deren Beschreibung man sich früher meist begnügte, abweichen; die Untersuchung der Organe der Puppe und die tiefer gehende Vergleichung der Imago sind alle dem Einflusse der Entwicklungslehre zuzuschreiben, welche eine Kenntnis dieser Verhältnisse verlangt. Diese eingehendere Methode hat uns in den Stand gesetzt, ein sicheres Urteil zu fällen, wenn nicht einen Beweis zu liefern, wo die ältere Systematik festsaß oder sich verrannt hatte. Ich erinnere nur an ein paar eklatante Fälle aus der Familie der Papilionidae. Nicht ein einziger Lepidopterologe, mit Ausnahme ERICH HAASES, der ganz zu den Neueren

gehörte, hat gesehen, daß die amerikanischen *Papilio laius*, *hyperion*, *branchus* und Verwandte zu der Gruppe der Segelfalter (*marcellus*, *protesilaus*, *asius* usw.) zu stellen sind und nichts mit den ähnlichen Schwalbenschwänzen, wie *pompeius*, oder gar den Aristolochienfaltern, wie *protodamas*, *polydamas*, *crassus*, *bunichus* usw., zu tun haben.

Der große westafrikanische *Papilio xalmoxis* wird von einer ganzen Reihe Autoren (STAUDINGER, SCHATZ, RIPPON, FICKERT usw.) mit den großen orientalischen Aristolochienfaltern, welche unter dem Gattungsnamen *Troides* oder *Ornithoptera* bekannt sind, zusammengebracht, obwohl das Tier nichts mit diesen Aristolochienfaltern gemein hat als die Größe! Er ist ein isoliert stehender Schwalbenschwanz, der seine nächsten Verwandten unter den afrikanischen Schwalbenschwänzen aus der Gruppe des *Papilio xenobia* hat.

Solche Mißgriffe betreffs der natürlichen Stellung einer Art im System scheinen auf den ersten Blick nur ein Interesse für den Spezialisten zu haben; doch dem ist nicht so. Durch die falsche Stellung jenes *Papilio xalmoxis* z. B. (und des gleichfalls von manchen Autoren irrtümlich in die Verwandtschaft der Aristolochienfalter gerechneten afrikanischen *Papilio antinachus*) wird eine der allereigen tümlichsten Tatsachen der geographischen Verbreitung der Papilioniden verdeckt, die Tatsache nämlich, daß der afrikanische Kontinent, trotz des Vorkommens der Futterpflanzen, überhaupt keinen einzigen Aristolochienfalter hat, während diese Falter sich in großer Artenzahl in der orientalischen Region sowohl wie in Amerika finden.

Wenn also solche Arten in andern Zweigen der biologischen Wissenschaft als Belege herangezogen werden, so verleiten sie zu Irrtümern und zeigen dadurch, wie wichtig die Kenntnis der wirklichen Verwandtschaft der Formen aller Gruppen ist. Die Wissenschaft der geographischen Verbreitung, z. B. welche im Gegensatz zu dem einfachen Aufzählen der in einem Gebiet vorkommenden Formen die Herkunft der Fauna erklären will, ist ganz und gar auf eine Systematik gegründet, welche Verwandtschaft als den Grundgedanken in der Klassifizierung der Formen hat. Wenn daher der Systematiker Fehler in der Verwandtschaft macht, werden die Schlüsse des Zoogeographen falsch. WALLACES Angaben über die Fauna Englands¹ z. B. stimmen mit unserm heutigen Wissen nicht überein.

¹ Island Life. Ed. II. p. 339 (1892).

Und SCHARFFS¹ Bezugnahme auf die Tagfalter-Gattung *Hypanartia* als Beweisgrund für eine frühere Landverbindung zwischen Afrika und Amerika ist hinfällig, weil die Lepidopterologen einen Fehler machten, als sie die betreffenden amerikanischen und afrikanischen Falter in eine Gattung stellten².

Ein ebenso treffendes Beispiel ist EIMERS Behandlung des celebensischen *Papilio rhesus* in Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen S. 217 (1889). EIMER spricht hier zwar von Verwandtschaft, aber er urteilt nach oberflächlicher Ähnlichkeit und sieht infolgedessen den *rhesus* als eine von Amerika eingewanderte Art an, während er in Wirklichkeit nichts als die Celebes-Form eines von Indien bis Australien und den Bismarck-Inseln verbreiteten und geographisch variablen Falters ist. Die ungenügende Bekanntschaft mit den systematischen Tatsachen der behandelten Falter verführt den Entwicklungstheoretiker zu den unnatürlichsten Schlüssen.

Das geographische Element in der Entwicklung, auf das wir weiterhin im einzelnen eingehen werden, tritt in diesem und den folgenden Beispielen scharf hervor. Bis vor kurzem glaubte man, daß unter den Schwärmern (*Sphingidae*) die Gruppe, zu welcher unser *Macroglossum stellatarum* gehört, durch die ganzen Tropen verbreitet sei. Die Untersuchung der Organisation dieser einander im Habitus so ähnlichen Tiere hat uns aber gezeigt³, daß *Macroglossum* keinen näheren Verwandten in der neotropischen Region besitzt. Allen neotropischen Formen, welche *Macroglossum* ähneln, gehören einer andern Unterfamilie an, die in der alten Welt nur durch einige ganz spezialisierte Hummelschwärmer vertreten ist (*Haemorrhagia*, *Cephonodes*, *Sataspes*).

In ähnlicher Weise läßt sich zeigen — die Untersuchungen werden demnächst veröffentlicht werden —, daß die sämtlichen amerikanischen Aristolochienfalter (aus der Gattung *Papilio*) untereinander näher verwandt sind als mit den orientalischen Aristolochienfaltern, und daß es demnach grundfalsch ist, die großen Orientalen als eine besondere Gattung aufzufassen und die übrigen Orientalen mit den Amerikanern zusammenzuwerfen.

Solche Fälle zeigen klar, daß es in der Klassifikation vor allem nötig ist, ein Bild von dem Entstehen der klassifizierten Formen aus ihrer Organisation zu gewinnen, wenn die systematischen Resultate

¹ Proc. Irish Acad. XXIV. p. 268 (1903).

² Siehe Nov. Zool. X. p. 508 (1903).

³ Revision of *Sphingidae*. In Nov. Zool. IX. Supplement (1903).

für die Untersuchung der geographischen Verbreitung und Biogenie verwendbar sein, wenn sie das *cui bono* zurückweisen sollen.

Wenn nun aber die Richtigkeit der Schlüsse in diesem Zweige der Biologie von dem Erkennen der Blutsverwandtschaft abhängt, so ist es selbstverständlich, daß die Forschung von einem Punkte ausgehen muß, der über jeden Zweifel betreffs der Blutsverwandtschaft erhaben ist, da ein Beweis nur mit Voraussetzungen geführt werden kann, die selbst bewiesen sind. Blutsverwandtschaft in demselben Sinne, wie der Terminus in der menschlichen Gesellschaft gebraucht wird, ist durch Züchtung der Tiere zu beweisen. Die Eltern und Nachkommen sind untereinander blutsverwandt, ob sie körperlich gleich oder ungleich sind. Solche blutsverwandte Individuen bilden eine faunistische Einheit in einem Gebiete, zu welcher Einheit wir erfahrungsgemäß alle andern Individuen des Gebiets rechnen müssen, welche ihnen gleichen. Dieses ist der Grundstein für das Gebäude des Systematikers und der Ausgangspunkt für eine exakte Prüfung der Richtigkeit des Entwicklungsgedankens. Die drei gemeinen Weißlinge der Göttinger Gärten, die Caraben des Hainberges, die Physopoden in den Blüten des Botanischen Garten, die Mäuse auf den Weender Ackerfeldern, die Bembidien auf dem Sande der Leineufer usw., beweisen, daß die Bewohner einer Gegend nicht eine chaotische Masse von ineinander übergehenden Individuengruppen bilden, sondern in eine für jede Gegend nachweisbare Anzahl von ganz scharf getrennten Einheiten zerfallen, welche jede in sich geschlossen ist. Die Chrysomelen, welche auf derselben Pflanze leben, und die Parasiten, welche auf demselben Wirte hausen, gestatten keinen Zweifel über diesen Punkt. Die Einheiten, welche die Fauna eines Gebiets zusammensetzen, sind durch Lücken voneinander geschieden, die hier durch nichts überbrückt werden. Das ist eine Tatsache, die jeder Beobachter nachprüfen kann. In der Tat beginnt eine faunistische Tätigkeit mit dem Aufsuchen dieser Einheiten. Eine Liste der in einer Gegend vorkommenden Tiere ist eine Aufzählung solcher unabhängiger Einheiten, welche wir mit LINNÉ als Species bezeichnen. Daß der Systematiker im Einzelfalle nicht weiß, ob er es mit Individuen einer oder mehrerer solcher Species zu tun hat, d. h. ob die Unterschiede zwischen den Individuen oder Individuengruppen jenen spezifischen Lücken entsprechen oder nur solche Unterschiede sind, wie sie sich zwischen Eltern und Nachkommen oder zwischen Geschwistern finden; und daß ferner der Systematiker vielfach infolge von ungenügendem Materiale oder ungenügender Be-

kanntschaft mit demselben zu Fehlschlüssen in dieser Hinsicht kommt, ändert gar nichts an der Sache. Die spezifischen Lücken sind da.

Ist es nun die erste Aufgabe des Systematikers, diese Lücken an lebenden und toten Individuen aufzufinden, so wird er sich vor allem fragen, ob es ein in der ganzen Lebewelt gültiges Kriterium gibt, durch welches diese Lücken zu erkennen sind. Und da er die toten Individuen nur nach dem sondern kann, was er an ihrem Körper sieht, so wird er nachforschen, ob es allgemein gültige Körpermerkmale gibt, welche immer den zu einer Species gehörigen Individuen gemeinsam sind. Das Resultat einer solchen Forschung ist, wie die Erfahrung gelehrt hat, daß die Körpermerkmale, welche jene spezifischen Lücken andeuten, in jeder Gruppe von Tieren erst besonders festgestellt werden müssen. Es gibt hier nichts allgemein Gültiges. Unterschiede in Größe, Farbe und Struktur, welche bei diesen Säugern oder Vögeln spezifisch sind, haben bei jenen nur den Wert individueller Verschiedenheit, und das gilt hinunter bis zu nächstverwandten Formen. Wer von der Tatsache, daß bei Göttingen alle Exemplare der *Chrysomela staphylea* kupferig-braun und die Exemplare der *Chrysomela haemoptera* blau sind, schließen wollte, daß die kurzen, unregelmäßig punktierten, blauen und kupferigen Individuen einer *Chrysomela*, die er auf *Hypericum* findet, auch zwei Arten angehören, würde in den Fehler verfallen, unter dem die Systematik der älteren Zeit, als man noch keine Erfahrung gesammelt hatte, so sehr litt. Man vergleiche in den Katalogen die langen Reihen von Synonymen, welche durchaus nicht alle aus Nachlässigkeit der Autoren entstanden, sondern ebenso häufig durch Mangel an Erfahrung in bezug auf diesen Punkt verursacht wurden. Solange der Systematiker noch nicht weiß, welche Unterschiede in einer speziellen Gruppe spezifisch und welche es nicht sind, arbeitet er ganz im Dunklen und wird, wie z. B. BUTLER und MOORE bei indischen Lepidopteren, gar leicht individuelle und sexuelle Charaktere für spezifische Unterschiede halten. Da alle Individuen etwas voneinander abweichen und die körperliche Differenz zwischen Eltern und Nachkommen und zwischen Geschwistern häufig sehr groß ist, so ist natürlich der Beweis der Zusammengehörigkeit der Individuen nur durch die Zucht zu bringen. Erst wo eine solche Grundlage vorhanden ist, da kann der Systematiker durch sorgfältige Vergleichung an genügendem Materiale der durch die Zucht ermittelten spezifischen Charaktere zu einem sichern Ur-

teile über spezifische Differenzen nahe verwandter Formen kommen und er wird auch innerhalb einer mehr oder weniger großen Gruppe — einer Gruppe mit einheitlicher Organisation — den einen oder andern Charakter auffinden können, der unter bestimmten Umständen immer die spezifische Lücke angibt. Wo aber eine solche Grundlage fehlt, können Species ebensowenig mit Sicherheit erkannt werden, wie die Zusammengehörigkeit von Nest und Vogel, oder Raupe und Schmetterling, wenn keine einschlägigen Beobachtungen vorliegen.

Sind aber die körperlichen spezifischen Merkmale in dieser Gruppe anders als in jener, haben wir darum auch einen andern Speciesbegriff in jeder Gruppe? Die Zucht und die sich ihr anschließende Beobachtung der lebenden Individuen gibt uns die Antwort. Indem wir durch die Zucht die Schwankungen in den Körpermerkmalen der blutsverwandten Individuen und damit die körperlichen Lücken zwischen den Arten feststellen, haben wir zugleich noch ein andres Resultat erzielt. Wir finden, daß die körperliche Lücke zwischen den Individuen zweier Arten von einer physiologischen Differenz begleitet ist, welche bei den körperlichen Lücken zwischen den Individuen einer und derselben Species fehlt. Diese physiologische Differenz spricht sich darin aus,

1) daß die körperlich verschiedenen Individuen einer Species sich selbst ähnliche oder unähnliche Individuen immer nur derselben Art erzeugen, und

2) daß die Arten nebeneinander bestehen, ohne daß sie zu einer einzigen Art verschmelzen.

Die Nachkommen sowohl der blauen wie der kupferigen *Chrysomela varians* sind blau und kupferig, aber kein Individuum wird gleich der mit ihnen auf derselben Pflanze zusammenlebenden kupferigen *Chrysomela geminata*.

Das Kriterium des Begriffs Species (= Art) ist daher ein dreifaches, und jeder einzelne Punkt ist der Prüfung zugänglich: Eine Art hat gewisse Körpermerkmale, erzeugt keine den Individuen andrer Arten gleiche Nachkommen und verschmilzt nicht mit andern Arten.

Wie in 1896¹ lege ich noch heute großes Gewicht auf den letzten Punkt². Das Nichtverschmelzen ist die Erklärung für die ungeheure Masse der existierenden Arten. Nichts hält die Arten

¹ Mechanical Selection and other problems. In Nov. Zool. III. p. 438 (1896).

² Auch POULTON, What is a Species? in Proc. Ent. Soc. London for 1903, kommt zu einer solchen Definition.

eines Gebiets getrennt als ihre eigne Organisation. Die Individuen einer Art leben so genetisch unabhängig neben denen der andern Arten, als ob nie ein Zusammenhang zwischen ihnen gewesen, als ob jede Art für sich geschaffen wäre. Die Erkenntnis dieser Tatsache führte zu LINNÉ'S Zeit zur Annahme des Dogmas von der Konstanz der Art, indem man fälschlich die Erfahrung, welche der Beobachter an den Individuen seiner Umgebung und seiner Zeit machte, auf die Individuen aller Zeiten und aller Gebiete übertrug. Es ist eine sehr natürliche Erscheinung, daß das Dogma von der Unveränderlichkeit der Species erst dann in allgemeine Aufnahme kam, als man wirklich ausgedehntere systematische Beobachtungen an den Tieren und Pflanzen zu machen begann und dabei als erste auffällige Tatsache überall jene scharfen Lücken entdeckte, welche die Species trennen. Die vage Kenntnis der Naturobjekte vor der Geburt der Systematik im 18. Jahrhundert hätte ein solches Dogma nicht wohl stützen können, auch wenn es schon, etwa von theologischer Seite, formuliert gewesen wäre.

Ist aber das Nichtverschmelzen das wesentliche Kriterium artlicher Selbständigkeit, so folgt, daß nur diejenigen verwandten Formen als artlich verschieden erwiesen sind, welche nebeneinander existieren. Die Forschung des Systematikers muß also mit diesen beginnen, und bei mutmaßlichen Arten aus verschiedenen Gegenenden muß er sich der Frage bewußt bleiben, ob die Unterschiede zu dem Schlusse berechtigen, daß die Formen nebeneinander leben können.

Die Erklärung der Entstehung dieser spezifischen Lücken also ist es, welche die Entwicklungslehre anstrebt. Die Untersuchung besteht aus zwei Teilen: 1) der Erforschung der Wege, welche zur Bildung jener Lücken führen, und 2) der Erforschung der Ursachen, welche dabei wirksam sind. Wir werden hier im wesentlichen nur den ersten Punkt behandeln, aber auch den zweiten heranziehen, wo die systematischen Tatsachen ein besonderes Licht auf den Vorgang werfen.

Da die Arten sich psychologisch und körperlich unterscheiden, so haben wir zu prüfen, ob diese körperlichen Artunterschiede¹, die allein der Systematiker an den toten Exemplaren studieren kann,

¹ Wahrscheinlich sind auch die physiologischen Differenzen in letzter Instanz auf körperliche zurückzuführen, und wahrscheinlich gibt es keine physiologischen Artunterschiede, wenn keine morphologischen da sind. Aber das sind Fragen noch rein spekulativer Natur und daher außerhalb unsres Themas.

etwas besonders Entstandenes sind, oder ob sie eine Weiterentwicklung der Unterschiede darstellen, welche wir zwischen den Individuen einer Art kennen. Um diese Frage zu entscheiden, ist es notwendig, die Unterschiede innerhalb der Art mit jenen zu vergleichen, welche die eine Art von der andern trennen. Zeigt diese Vergleichung, daß die artlichen Körperunterschiede ganz anderer Natur sind als die nichtartlichen, so kann die Variabilität (das Verschiedensein) innerhalb der Art nicht der Ausgangspunkt für die Entstehung neuer Arten sein. Zeigt sie dagegen, daß die artlichen Unterschiede nur dem Grade nach von nichtartlichen abweichen, so können Verschiedenheiten innerhalb der Art der Anfang zur Bildung neuer Arten sein.

Jede Art und jedes Organ ist variabel. Der Grad der Variabilität ist sehr verschieden. Farbe und Größe sind bei erwachsenen Vögeln meist recht konstant, und bei Insekten vielfach bis ins Ungeheuerliche variabel. Die Zahl der Antennensegmente ist bei Käfern meist sehr konstant, doch ist sie z. B. bei gewissen Prioniden ganz veränderlich. Das Adersystem der Schmetterlinge ist gewöhnlich nur geringen individuellen Schwankungen unterworfen, doch zeigen sich in den distalen Adern der Chalcosiiden und Lithosiiden oft sehr beträchtliche Verschiedenheiten zwischen den Exemplaren derselben Art. Jedes Organ verlangt eben in jeder Gruppe ein besonderes Studium.

In Übereinstimmung mit der Tatsache, daß die Individuen einer Art, welche ein Gebiet zusammen bewohnen, eine Paarungsgemeinschaft bilden¹, gruppieren wir die Unterschiede innerhalb einer Art in drei Kategorien. Wir haben

1) Unterschiede zwischen geschlechtsreifen Individuen, welche zu gleicher Zeit in demselben Gebiete sind. — Wir bezeichnen die Verschiedenheit dieser Individuen als individuellen Polymorphismus. Die Variabilität kann kontinuierlich von einem Extrem zum andern, oder diskontinuierlich sein. Das eine Organ mag konstant sein und das andre variabel. Häufig sind Individuengruppen so scharf charakterisiert wie die Geschlechter. Solche morphologisch mehr oder weniger scharf gesonderte Individuengruppen oder Varietäten sind sehr oft als Arten behandelt worden, bis man die Zusammengehörigkeit herausfand.

2) Unterschiede zwischen geschlechtsreifen Individuen, welche in demselben Gebiete zu ungleicher Zeit sind. — Bei diesem zeitlichen Polymorphismus handelt es sich besonders um die Verschiedenheit der aufeinander folgenden Generationen. Es gehören

¹ POULTON, l. c.

aber auch die Fälle dahin, wo ein Teil derselben Generation später geschlechtsreif wird als ein anderer Teil und daher jeder Teil in sich eine Paarungsgemeinschaft bildet. Ich erinnere an den nord-amerikanischen *Papilio marcellus* (= *ajax* Auct. non LINNÉ), dessen im Frühjahr zuerst auskommenden überwinterten Puppen die kleine Form *walshi* geben, während die später aus überwinterten Puppen schlüpfenden Falter die größere Form *telamonides* sind. Die Nachkommen von f. *walshi* und f. *telamonides* fliegen dann im Sommer als f. *marcellus*, welche Form die Herbstraupen erzeugt, die als Puppen überwintern. Wir haben hier also Verschiedenheit zwischen Generationen und zwischen ungleichzeitig erscheinenden Exemplaren derselben Generation. Das klassische Beispiel für zeitlichen Polymorphismus ist *Araschnia levana*, welche Art aus den drei Zeitformen *levana*, *prorsa* und (seltener) *prorima* besteht. Da die Anzahl von Generationen von der Länge und Intensität des Sommers abhängt, so ist es natürlich, daß ein und dieselbe Art in ungleichen Jahren und in verschiedenen Gegenden, sowie an abweichenden Standorten derselben Gegend, eine verschiedene Anzahl von Generationen haben kann.

3) Unterschiede zwischen Individuen einer Art, welche in verschiedenen Gebieten leben. — Bei diesem geographischen Polymorphismus wollen wir zunächst nur jene Variabilität in Betracht ziehen, bei welcher wir eine ununterbrochene Kette von Individuen von einer extremen Varietät zur andern haben, wo mithin keine morphologische Lücke zwischen den geographisch getrennten Individuen vorhanden ist. Solchen kontinuierlichen geographischen Polymorphismus finden wir gewöhnlich, wenn die Gebiete der Varietäten nicht durch Barrieren (Meer, Tiefland, Wüste usw.) getrennt sind. Oder aber es sind die Formen zwar geographisch scharf getrennt, dagegen morphologisch nicht, weil ein mehr oder minder großer Prozentsatz der Individuen von der einen Form zur andern hinüber schlägt. So können wir den spanischen *Papilio podalirius* stets von mitteleuropäischen Stücken unterscheiden, aber die beiden Formen werden vollständig durch die Exemplare aus Südfrankreich und den Pyrenäen verbunden; es fehlt die körperliche Lücke zwischen ihnen. Ebenso fehlt z. B. die Lücke zwischen dem chinesischen *Papilio sarpedon* und dem indischen *sarpedon*, weil ein Teil der chinesischen Individuen mit indischen übereinstimmt.

Sind nun Arten Weiterentwicklungen solcher Varietäten, so fragt es sich, ob alle drei Kategorien der Variabilität Anteil an der Entstehung neuer Arten haben, oder nur die eine oder die andre

Kategorie. Die große Mehrzahl der Forscher ist der Ansicht, daß der Anfang zur Spaltung einer Art in mehrere Arten in dem individuellen und zeitlichen Polymorphismus gegeben ist, und daß die Weiterentwicklung dieser Varietäten ohne geographische Abtrennung von der Stammart vor sich gehen kann. Diese Ansicht wird scheinbar durch den Umstand bestätigt, daß in manchen Gebieten eine große Zahl verwandter Species vorkommen, wie z. B. auf Madagaskar die Lemuriden, auf den Sandwichinseln eine gewisse Gruppe Bockkäfer, in Australien die Känguruhs, in Amerika die Kolibris usw. Wenige Autoren dagegen sind zu dem Schlusse gekommen, daß der Anfang zur Spaltung einer Art in mehrere allein von dem geographischen Polymorphismus ausgeht; daß die geographische Variation (Verschiedenwerden) allein zur Vermehrung der Anzahl der Arten führt. Diese Ansicht ist die weiterausgebildete WAGNERSche Migrations- oder besser Isolationstheorie. Meine Untersuchungen bestätigen diese Theorie, was, wie ich hoffe, zur Genüge aus den folgenden Auseinandersetzungen hervorgeht, durch welche ich den großen Gegensatz klar legen werde, in welchem die geographische Variabilität zu der nichtgeographischen steht.

Als ich vor etwa 10 Jahren die Morphologie der Schmetterlinge zu studieren begann, um zu versuchen, ob der Klassifikation dieser Tiere eine bessere Grundlage gegeben werden könne als sie hatte, schien es mir zunächst notwendig, mich darüber zu unterrichten, ob der Artbegriff in der Lepidopterologie etwas so Willkürliches und die Art etwas so Unbestimmtes sei, wie aus den Arbeiten verschiedener Autoren hervorging, oder ob die zweifelnde Bezeichnung neubeschriebener Formen als ab.? var.? spec. dist.? mehr auf unzulänglicher Untersuchung beruhe. Da man in verschiedenen Zweigen der Entomologie, auch bei den Lepidopteren, den Unterschieden in den äußeren sexuellen Organen ein besonderes Gewicht bei der Charakterisierung von Species beilegte, so untersuchte ich eine größere Reihe Schmetterlinge, um die wirkliche Bedeutung dieser Organe für die Artfrage kennen zu lernen. Die wesentlichen Resultate der Untersuchung habe ich in Nov. Zool. III. (1896) niedergelegt. Seit der Zeit haben wir bei den Arbeiten im Tring Museum die damals gewonnenen Resultate an den verschiedensten Gruppen von Schmetterlingen nachgeprüft. Bis 1896 stand man im wesentlichen noch auf dem Standpunkte LÉON DUFOURS, der Mitte des 19. Jahrhunderts die Entdeckung machte, daß die männlichen Paarungsorgane bei den Insektenarten verschieden sind. Sein Ausspruch, daß diese Organe

so verschieden geschaffen wären, damit sie eine Vermischung der Arten verhinderten und diese somit rein erhalten würden¹, besaß in den Augen der Systematiker noch volle Gültigkeit. Zwar hatten sich schon einzelne Stimmen gegen die Lehre von der Konstanz der männlichen Copulationsorgane erhoben, doch fehlte es an einer konsequenten Durcharbeitung eines größeren Materials an Arten und Individuen. Es herrschte in der Entomologie die Ansicht (die auch heute noch nicht ausgestorben ist), daß eine Differenz in diesen Organen immer spezifisch wäre. Diese Ansicht schien mir aus a priori-Gründen unhaltbar. Denn wenn der Entwicklungsgedanke richtig ist, mußten auch die artlichen Unterschiede der Paarungsorgane etwas Entstandenes sein und darum die Anfänge solcher Unterschiede sich auch schon innerhalb der Art in den Varietäten auffinden lassen; — die Mutationslehre (DE VRIES), nach welcher Arten fertig aus andern herauspringen, war damals noch nicht aufgestellt. Die a priori-Forderung wurde denn auch durch die Untersuchung bestätigt.

Die betreffenden weiblichen Organe waren bis dahin in der Systematik der Lepidopteren noch nicht verwandt worden. Man vermutete zwar, daß die Weibchen Klammerorgane hätten, die denen der Männchen angepaßt wären, auch hatten GODMAN und SALVIN² an der Vaginalöffnung schon Chitingebilde gefunden, die ihnen bei mehreren Arten verschieden zu sein schienen, aber eine Beschreibung und Abbildung der Bewaffnung war noch bei keinem Schmetterlinge versucht worden. Durch Aufweichen des Körpers und Ausstülpen der vaginalen Einsenkung zwischen dem siebenten und achten Abdominal-segmente erhielt ich die Hartgebilde in situ und konnte ihre Variabilität wie die der männlichen Organe studieren³.

Nach meinen Untersuchungen an Reihen von nahe verwandten Arten und vielen Individuen sind die Paarungsorgane beider Geschlechter variabel wie andre Körperteile, aber die Variabilität ist eine auffällig eigenartige. Es liegt nun auf der Hand, daß der Nachweis einer Besonderheit in der Variabilität dieser für die Paarung und damit für die Erhaltung der Art so wichtigen Organe von der größten Bedeutung für die Lösung der Frage nach der Entstehung der Arten sein muß. Wäre es z. B. richtig, daß alle Arten sich nachweisbar in den Copulationsorganen unterschieden und daß ferner

¹ Ann. Sc. Nat. (3). I. p. 253 (1844).

² Biol. Centr. Amer., Rhopal. II. p. 189 (1890).

³ Beim Zusammendrücken des noch weichen Körpers eines eben getöteten Schmetterlings treten die Organe sehr schön hervor.

nur eine ganz bestimmte Kategorie von Varietäten in diesen Organen Unterschiede aufwiese, so würde man zu der Schlußfolgerung gezwungen sein, daß auch nur aus dieser bestimmten Kategorie von Varietäten neue Arten ihren Ursprung nehmen könnten. Mit einer solchen Beschränkung des Beginns der Aufteilung einer Art in zwei oder mehrere Arten auf eine bestimmte Sorte Varietäten hätten wir aber auch zugleich die *a priori* möglichen Ursachen beschränkt, welche zu einer solchen Aufteilung führen, was, wie wir sehen werden, unsre Untersuchungen in der Tat tun. Die Voraussetzung des Vorhandenseins artlicher Differenzen in diesen Organen trifft für die meisten Schmetterlinge zu. Es gibt aber auch Arten — solche sind jedenfalls in jeder größeren Gruppe vorhanden —, bei denen ich mich vergeblich bemüht habe, solche Unterschiede aufzufinden. Von den 698 untersuchten Arten Sphingiden sind z. B. 48 an den Copulationsorganen nicht erkennbar. Gewiß werden durch feinere Vergleiche, besonders an frisch getöteten Exemplaren, vielfach auch da noch Unterschiede nachgewiesen werden können, wo ich von Gleichheit spreche, und ebenso werden sich bei vielen in den Paarungsorganen nicht unterscheidbaren Arten sichtbare Differenzen in den Geschlechtsdrüsen selbst finden. Meine Folgerung aber, zu der ich mich im Jahre 1896 berechtigt glaubte, daß alle *Papilio*-Arten und vielleicht alle Lepidopteren-Arten an den Paarungsorganen zu erkennen sind, trifft in dieser Allgemeinheit nicht zu. Morphologische Gleichheit meint selbstverständlich nur insofern Gleichheit, als kein Unterschied sichtbar ist. Hätten die Tiere vollkommenes Regenerationsvermögen, so würden die morphologisch gleichen Beine zweier Arten jedes doch wieder zu seiner Art auswachsen.

Um nun bei unserm induktiven Verfahren eine ganz sichere Grundlage zu behalten, wollen wir zunächst die Arten von der Betrachtung ausschließen, welche keine spezifischen Merkmale in den Copulationsorganen haben. Die Richtigkeit unsrer Schlußfolgerungen beschränkt sich daher vorläufig auf diejenigen Arten, bei denen sich solche Merkmale finden. Für diese Lepidopteren (und alle andern Insekten, bei denen die Voraussetzung zutrifft) gilt daher der folgende Satz:

Geht die Bildung neuer Arten aus

- 1) von den an einem Orte zu gleicher Zeit existierenden Varietäten einer Art, oder
- 2) von den an einem Orte zu ungleicher Zeit existierenden Varietäten, oder

3. von den je an einem verschiedenen Orte existierenden Varietäten,

so müssen sich unter den Varietäten der betreffenden Kategorie 1, 2 oder 3 solche finden, welche sich in den Paarungsorganen mehr oder weniger unterscheiden.

Da es sich um den Anfang der Entstehung von Species mit verschiedenen Copulationsorganen handelt, so müssen wir im Auge behalten, daß die Aufteilung einer Art in solche neue Arten entweder bei den Paarungsorganen beginnen kann, oder bei der Zeichnung (und andern Charakteren), oder bei beiden zugleich. Wir müssen also a priori erwarten, beginnende Arten zu finden, welche diesen drei Möglichkeiten entsprechen, also Varietäten, welche sich nur in den Copulationsorganen, oder nur in andern Körperteilen, oder in den ersteren und letzteren zugleich unterscheiden. Was ist nun das tatsächliche Verhalten der Schmetterlinge? Wir wollen die Frage in zwei Abschnitten behandeln, indem wir die nichtgeographischen Varietäten von den geographischen unserm Thema entsprechend sondern.

Nichtgeographische Variabilität.

Wenn man von Variabilität bei Schmetterlingen liest, denkt man unwillkürlich an die Farbe und Zeichnung der Flügel, welche bei diesen Tieren ja meist so augenfällig sind, daß Abweichungen vom Gewöhnlichen leicht wahrgenommen werden. Daß die Variabilität sehr groß ist, ist eine bekannte Tatsache. Wir haben bei den Schmetterlingen außerdem den für die Untersuchung bedeutsamen Vorteil, daß die Variabilität in den Flügeln bei vielen Arten durch die Zucht und bei manchen durch das Experiment geprüft worden ist.

Wir wollen unter den Farbenvarietäten zuerst die aberranten Individuen herausgreifen, welche sich einzeln unter den Exemplaren der Art finden und gewissermaßen über die Grenzen der normalen Variation hinweggesprungen sind. Solche Exemplare, welche sich meist in der relativen Ausdehnung der Farben von normalen Stücken unterscheiden, können künstlich durch Einwirkung von Kälte oder Hitze auf die sich im kritischen Stadium befindenden Puppen erzeugt werden. Sie kehren regelmäßig wieder. Das Sammeln solcher abseits stehender Exemplare (»sports« der Engländer) ist eine besondere Liebhaberei der Lepidopterophilen. Ich habe diesen »sports« einige Aufmerksamkeit gewidmet, weil sie auf den ersten Blick eine ähnliche Stellung zu den normalen Individuen einzunehmen scheinen,

wie bei Pflanzen die Mutationen von DE VRIES. Jedoch sagte ich mir von vornherein, daß bei der Masse der normalen Exemplare solche Einzelstücke keine Chance zur Bildung morphologisch gesonderter Kolonien haben würden, selbst wenn die abnormen Zeichnungscharaktere erblich wären wie bei den Mutationen der Pflanzen. Immerhin war es notwendig, sports aus möglichst vielen Gruppen zu untersuchen. In keiner Aberration, weder im Freien gefangenen noch in künstlich erzeugten, habe ich die Zeichnungscharaktere von Unterschieden in den Paarungsorganen begleitet gefunden. Die sports stehen betreffs dieser Organe innerhalb der normalen Variationsgrenzen. Es sind nicht neue »Arten«, die durch einen Sprung von der Mutterart losgelöst sind und unter Umständen selbständig weiterbestehen können.

Unter den Farbenvarietäten begegnen wir ferner einer Klasse, in welcher die aberranten Individuen sich nicht durch die Ausdehnung der Zeichnungen sondern durch den Ton der Pigmente auszeichnen. Es ist eine bekannte Erscheinung, daß rote Zeichnungen durch gelbe und diese durch weiße (oder in umgekehrter Folge) ersetzt werden. Entweder sind es einzelne Individuen, welche in dieser Weise abweichen, oder die Art tritt normal in zwei oder drei im Pigment verschiedenen Formen auf. Sehr häufig ist der Di- und Trichromismus auf ein Geschlecht und zwar meistens auf das weibliche beschränkt. Da rot, gelb und weiß drei chemische Stufen desselben Pigments in einer Art sind, so ist es wahrscheinlich, daß bei allen rotgezeichneten Species gelegentlich auch gelbe oder weiße Stücke erscheinen. Nach den Exemplaren im Tring Museum zu urteilen scheint es häufiger vorzukommen, daß rot durch gelb und dieses durch weiß vertreten wird als umgekehrt. Doch findet sich, wie gesagt, beides. Das Männchen von *Nemeophila plantaginis* ist weiß oder rotgelb. Von dem normal weißen *Anthocharis cardaminis* gibt es eine seltene Aberration mit gelben Flügeln. Von fast allen rotfleckigen Bärenfaltern (Arctiidae) sind gelbe Stücke bekannt. Neben dem normal gelben Weibchen der *Colias edusa* finden sich weiße. Die roten Flecke auf den Hinterflügeln vieler Papilios, besonders der Segelfalter, sind zuweilen durch gelbe ersetzt. Die Weibchen verschiedener Agaristiden erscheinen in weißen und rotgelben Formen. Die malegassische Agaristide *Rothia criopis* ist in beiden Geschlechtern entweder gelb oder karminrot. Unter den roten Zygäiden kommen gelbfleckige Stücke vor; ebenso erscheinen normal rote Sphingiden, wie *Celerio euphorbiae*, zuweilen in einem gelben

Kleide. Und so fort. Das Auftreten solcher Varietäten ist um so interessanter, als wahrscheinlich diese chemischen Pigmentstufen auch Stufen in der Phylogenese der Arten darstellen, und also jene aberranten Individuen betreffs der Farbe Stadien in der Evolution der Species sind, welche die Art durchlaufen hat oder vielleicht einmal erreichen wird. Ob nun diese Pigmentvariation einen Sprung rückwärts oder vorwärts bedeutet, oder ob wir es nur mit einem Hemmungs- oder Beschleunigungsprozeß in dem Entwickeln des Pigments des Individuums zu tun haben, oder endlich ob der Dichromatismus auf andre Weise zu erklären ist, diese Farbenvarietäten haben nichts in den Paarungsorganen, was sie von normalen Individuen unterscheidet.

Dasselbe negative Resultat hat die Untersuchung der Arten ergeben, welche, wenigstens in manchen Gegenden, regelmäßig dichromatisch auftreten, wie *Liparis monacha* und *Amphidasis betularia*.

Die Variabilität in der Struktur der Lepidopteren ist im allgemeinen weniger auffällig als die in Zeichnung und Farbe, und wird darum von den Sammlern meist vernachlässigt. Während manche Beschreiber es für nötig erachten, alle Nuancen in der Farbe und jede Abweichung in der Zeichnung unter einem besonderen Namen zu katalogisieren, sind nur ganz wenige Strukturaberrationen mit Namen versehen worden. Und doch sollte man meinen, daß die Kenntnis der Variabilität in der Struktur wenigstens reichlich so wichtig für das Studium der Systematik wäre, als die Veränderungen der so sehr plastischen Zeichnungselemente. Es ist eben jedes Organ der Variation unterworfen und man findet auch überall Exemplare, die in dem untersuchten Organe sogenannte Aberrationen sind, wenn man nur genügend Material vergleicht. Da diese Strukturabänderungen gewöhnlich nicht auffallen, so wird weder der Fänger der Exemplare noch der Museologe, welcher das Material für die Sammlung aussucht, die Abweichung vom Normalen leicht bemerken. Darum ist es ganz dem Zufall überlassen, ob unter einer mäßig großen Anzahl Individuen bemerkenswerte Strukturvarietäten sind oder nicht. Doch gibt es Strukturen, welche in gewissen Familien so beträchtlich variieren, daß schon eine kleine Reihe von Exemplaren Abweichungen aufweisen wird. Wir haben uns oben schon auf die Variabilität des Geäders bei Lithosiiden und Chalcosiiden bezogen. Hier ist die Veränderlichkeit so groß, daß man häufig Individuen derselben Species in verschiedene Gattungen stellen müßte, wollte man die Gattungen strikte nach der Stellung der distalen Nervenäste zueinander diagno-

stizieren, wie das noch in manchen lepidopterologischen Handbüchern geschieht. Auch Syntomiden zeigen etwas Ähnliches. Bei ihnen fehlt häufig der eine oder der andre Ast. Bei den Sphingiden ist der zweite Subcostalast der Vorderflügel entweder vorhanden oder abwesend. Unter den Nachtfaltern mit Anhangszelle im Vorderflügel kommt es zuweilen vor, daß einzelne Exemplare eine doppelte oder auch gar keine Anhangszelle haben. Die Individuen der Arten, welche auf solche oder andre Weise im Geäder variabel sind, kann man natürlich ebensogut nach dem Charakter des Geäders in Varietäten gruppieren, wie man es nach der Farbe tut. Daß es nicht geschieht, ist reine Gewohnheit. Diese individuelle Variabilität im Geäder wirft zuweilen ein schlagendes Licht auf das Entstehen von spezifischen Differenzen im Geäder, wie wir sie oft bei nahe verwandten Arten antreffen. Ich will als Beispiel die Gruppe der Segelfalter nehmen, weil EIMER, der einen Teil dieser Gruppe in seiner ersten Abhandlung über Schmetterlinge behandelte, in seiner zweiten Abhandlung etwas verächtlich über die Verwertung des Geäders bei der Ableitung der Blutsverwandtschaft der Arten urteilte¹, ohne allerdings mit den Verhältnissen vertraut zu sein. In dieser Gruppe verlaufen der erste und zweite Subcostalast der Vorderflügel frei in den Rand des Flügels (Fig. 1) bei einer großen Zahl amerikanischer Arten (*Papilio protesilaus*, *marcellus*, *marchandi*, *leucaspis*, und Verwandten) und bei dem paläarktischen *Papilio podalirius* und dem australischen *P. leosthenes*. Bei allen andern Segelfaltern (einschließlich aller Afrikaner) verschmilzt der erste Ast distal mit der Costalader (Fig. 2) oder anastomosiert mit ihr, ausgenommen in dem brasilianischen *bellerophon*, dem der erste Ast fehlt. Bei einer geringen Zahl von Arten treffen wir ein gleiches Verhalten im zweiten Subcostalast (Fig. 3). Dies ist der Fall in den amerikanischen *P. orabilis*, *hippodamas*, *serville* und *salvini*, und in dem papuasischen *P. wallacei*. Wir haben also eine vollständige Stufenfolge in dem Verhalten dieser Adern, und da der freie Verlauf zweifellos das frühere phyletische Stadium darstellt, so hat das Auffinden individueller Variabilität in diesen Adern natürlich hohes Interesse vom systematischen wie biogenetischen Standpunkte. Die Arten sind nun in jenen Charakteren recht konstant. Ich bin aber bei der Durchsicht von Serien aller Arten doch auf die Variabilität gestoßen, welche nach der Entwicklungslehre da sein sollte. Während, wie

¹ Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen. II. Teil. S. 59 (1895).

gesagt, in *Papilio wallacei* der zweite Subcostalast stets mit der Costalader in Anastomose steht, finden sich unter den Exemplaren der nächstverwandten Art (*P. macfarlanei*), welche normal einen freien zweiten Subcostalast besitzt, ganz vereinzelt Individuen, bei welchen jene Anastomose auch eingetreten ist. Diese Individuen von *P. macfarlanei* springen also im Geäder zu einer andern Art hinüber, die auf einer weiter vorgeschrittenen Stufe steht.

Unter den afrikanischen Segelfaltern gibt es keine Art, in welcher normalerweise der zweite Subcostalast mit der Costalader in Ver-

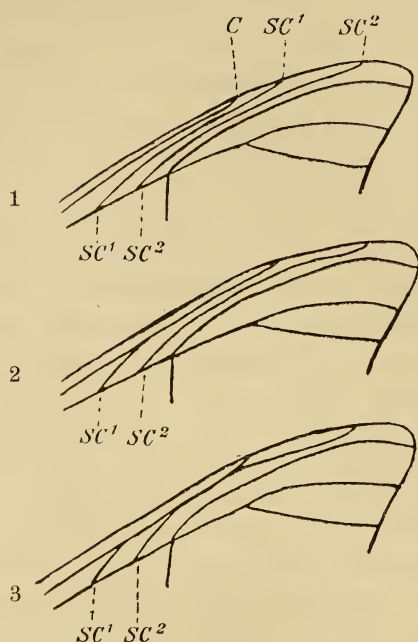


Fig. 1—3.

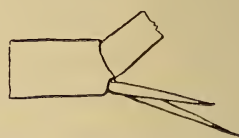


Fig. 4.

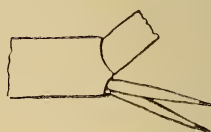


Fig. 5.



Fig. 6.



Fig. 7.

bindung steht. Jedoch treffen wir unter den Exemplaren der sehr gemeinen *Papilio polices* und *antheus* hin und wieder Exemplare an, in welchen eine Anastomose stattfindet. Während in 300 Individuen von *Papilio pylades*, welche ich daraufhin untersucht habe, die Ader überall frei ist, ist die Anastomose in drei Exemplaren von 300 *Papilio polices* in einem Flügel eingetreten, und in sechs Individuen in beiden Vorderflügeln. Viel häufiger findet sich die Anastomose in dem ganz nahe verwandten *P. columna* (= *tragicus*), der auch in der Zeichnung weiter vorgeschritten ist als *polices*; von 53 Exem-

plaren haben 9 die Anastomose in einem Flügel und 9 in beiden. Hier haben wir also ein Vorwärtsgehen in einen Zustand, welchen — um die Sprache der Entwicklungstheorie zu gebrauchen — die Art einmal in allen Individuen erreichen wird¹, der aber noch von keiner afrikanischen Art erreicht ist.

Diese Geäder-Varietäten, welche mit Recht als phyletische Stufen in der Entwicklung des Geäders angesprochen werden dürfen, sind aber durchaus nicht der Anfang zur Trennung der einen Species in zwei Tochterarten, von denen ähnlich wie bei *P. macfarlanei* und *wallacei*, die eine die Anastomose des zweiten Subcostalastes haben würde und die andre nicht. Wenn wir die *policenes*-Individuen mit Anastomose als *A* und die mit freier Ader als *B* bezeichnen, so klingt es allerdings sehr schön, wenn man sagt, daß Form *B* auf einer niedrigeren Stufe stehen geblieben ist (Epistase) als Form *A* und daß daher infolge der Weiterentwicklung von *A* und des Stehenbleibens von *B* die Art sich in zwei Teile spalten wird². Nichts dergleichen kann eintreten, da *A* und seine Nachkommen ganz fälschlich als verschieden von *B* und seinen Nachkommen vorausgesetzt werden. Die Unbeständigkeit des zweiten Subcostalastes steckt sowohl in den Individuen, bei denen er frei ist, als in den Exemplaren, welche die Anastomose zeigen. Die Paarungsorgane der Individuen *A* sind dann auch ganz denen der Individuen *B* gleich. Der Dimorphismus im Geäder ist nicht mit einem Dimorphismus in den Copulationsorganen verbunden.

Die Variabilität anderer Organe als der Flügel kann in gleicher Weise geprüft werden. Die Länge des Rüssels, die Zahl der Fühlersegmente, die Stacheln der Tibien, das Klauenglied der Tarsen usw., sind variabel und, wie das Geäder, für die Untersuchung ohne besondere Schwierigkeit zugänglich. Ich will nur noch ein solches Organ hier speziell heranziehen. In der amerikanischen Sphingiden-Gattung

¹ Man spricht in der Entwicklungslehre oft von generischen Charakteren im Gegensatz zu spezifischen. Es gibt aber ebensowenig eine allgemeine Definition von generischen morphologischen Merkmalen, als es eine solche von spezifischen gibt. Die obige Variabilität eine Veränderlichkeit in generischen Charakteren zu nennen, weil eine (etwas oberflächliche) Schmetterlingssystematik die Genusdiagnosen vielfach nur auf Geädderifferenzen basiert hat, würde ein Wandern im Kreise sein. Geädderunterschiede sind individuell, spezifisch, generisch, oder sind auch Merkmale für Unterfamilien und höhere systematische Kategorien.

² EIMER, Orthogenesis. S. 21 (1897); PIEPERS, Mimicry, Selektion, Darwinismus. S. 407 ff. (1903).

Xylophanes unterscheiden sich die Arten zum Teil in der relativen Länge der beiden Endspornen der Mitteltibien. Denkt man sich das Bein nach hinten gestreckt, so ist bei den Sphingiden der äußere Sporn normal kürzer als der innere (Fig. 4). Unter *Xylophanes* gibt es aber auch Arten, in denen die Spornen gleiche Länge haben (Fig. 5), und viele andre, bei denen der innere Sporn kürzer ist als der äußere (Fig. 6). In ein paar Arten ist das Längenverhältnis der Spornen schwankend. In *Xylophanes amadis* ist der äußere Sporn so lang als der innere oder kürzer, und in *Xylophanes chiron* ist er so lang als der innere oder länger. Was also bei der Mehrzahl der *Xylophanes*-Arten ein ziemlich konstantes spezifisches Merkmal ist, ist bei diesen beiden Arten individuell variabel. Während nun z. B. die Stücke von *X. chiron* mit gleich langen Spornen in dieser Beziehung mit dem nahe verwandten *X. rhodochlora* übereinstimmen, und die Exemplare mit ungleichen Spornen in diesem Charakter dem noch näher verwandten *X. crotonis* gleichen, finden wir in den Copulationsorganen nichts, das die in den Spornen *rhodochlora*-artigen Individuen von den *crotonis*-artigen unterscheidet, obwohl sonst individuelle Merkmale in den recht eigenartigen Paarungsorganen des *chiron* leicht nachzuweisen sind.

Wir haben also überall eine negative Antwort auf die Frage erhalten, ob die Farben- und Strukturvarietäten einer Species, welche am gleichen Orte und zu gleicher Zeit vorkommen, wenigstens hin und wieder Unterschiede in den Paarungsorganen aufweisen (s. S. 166). Damit ist aber nicht gesagt, daß diese Organe in den zusammen lebenden Individuen einer Art ganz konstant sind. Das ist durchaus nicht der Fall. Man trifft ganz auffällige Abweichungen vom normalen Zustande, und auch der normale Zustand zeigt Schwankungen innerhalb gewisser Grenzen. Die Schwankungen sind besonders bei jenen Arten deutlich, in denen Leisten und Fortsätze des Greifapparates mit Zähnen versehen sind, welche in Zahl und Länge nicht konstant sind. Der SägeTeil der Valvenleiste des *Papilio machaon* ist gewöhnlich gerade; in einem unsrer griechischen Stücke ist er in der Mitte ausgeschnitten (Fig. 7). Die Valvenleiste der westafrikanischen Form des *Papilio dardanus* ist, wie Fig. 54 zeigt, eine einfache messerförmige Säge. Unter mehr als hundert Exemplaren habe ich jedoch ein Stück gefunden, in welchem die Leiste einen langen dorsalen Fortsatz trägt (Fig. 56). Da es Schmetterlingsarten gibt, welche man mit Sicherheit nur an den Paarungsorganen erkennt, so könnte man daran denken, daß dieses in der Zeichnung normale

Stück von *Papilio dardanns* und ähnlich in den Paarungsorganen vom normalen Zustande abspringende Individuen anderer Arten den Mutationen entsprächen und, wie von diesen behauptet worden ist, etwas Neuentstandenes wären. Ein Vergleich mit den Valvenleisten der andern *dardanus*-Formen zeigt aber ohne weiteres, daß wir es in jenem Stücke mit einem Rückschlage zu tun haben.

Die größeren wie die geringeren Abweichungen in den Paarungsorganen sind nicht von entsprechenden Schwankungen in der Zeichnung oder Form der Flügel begleitet. Daß es so ist, erscheint ganz natürlich, wenn wir bedenken, daß ja die Individuen einer Lokalität in Copulationsgemeinschaft stehen und mithin ein dem Durcheinanderpaaren hinderlicher Dimorphismus nicht zustande kommen kann. Nun ist allerdings verschiedentlich behauptet worden, daß die Individuen einer Art an einem Orte nicht immer eine Paarungsgemeinschaft bilden. Man hat Beobachtungen angeführt, welche zeigen sollen, daß die Individuen einer Farbenvarietät Copulation mit Angehörigen derselben Varietät vorziehen, so daß die in der Färbung getrennten Individuen auch betreffs der Paarung voneinander gesondert sind. Sollte so etwas bei den von mir untersuchten Schmetterlingen wirklich vorkommen, so hat diese Sonderung der Farbenvarietäten in entsprechende Paarungsgemeinschaften keinen umbildenden Einfluß auf die Copulationsorgane und kann daher auch nicht zur Bildung von solchen neuen Arten führen oder geführt haben, welche sich in den Copulationsorganen unterscheiden. Für unsre Untersuchung kommt die Erscheinung, auch wenn sie etwas Tatsächliches ist, nicht weiter in Betracht¹.

¹ Meine Gründe, die Richtigkeit der oben angezogenen Beobachtung betreffs Schmetterlingen anzuzweifeln, sind die folgenden. Prof. POULTON, in der schon mehrfach erwähnten sehr instruktiven Präsidentsrede (Proc. Ent. Soc. London for 1903: What is a Species?) beruft sich in dieser Beziehung auf zwei Autoren:

1) BATES kam durch seine Beobachtungen an variablen Lepidopteren am Amazonenstrom zu der Überzeugung, daß bei gewissen Tagfaltern gleichfarbige Individuen einander betreffs Paarung vorzügen, d. h. öfter in Copulation getroffen wurden als ungleiche Stücke. — Die speziellen Fälle, die BATES zu der Ansicht gebracht haben, kann ich nicht nachprüfen, da BATES meines Wissens die Arten nicht namhaft gemacht hat. Zu BATES' Zeit aber blühte in England noch die HEWITSONSche Methode in der Untersuchung der Schmetterlinge. Was BATES daher als Varietäten einer Art ansah, mögen sehr wohl verschiedene Arten gewesen sein. Betreffs der Papilios des Amazonenstromes ist er nachweislich vielfach in solche Fehler verfallen. Als Tatsache kann ich daher die obige Beobachtung nicht ansehen.

Es gibt aber eine zweite Kategorie von nicht geographisch getrennten Varietäten, die häufig jede in sich eine Paarungsgemeinschaft bilden. Das sind die Zeitformen. Bei den Arten, in welchen die eine Generation geschlechtsreifer Individuen verschwunden ist, ehe die andre auftritt, sind diese Generationen betreffs Paarung voneinander so gesondert wie eine Art von der andern. Dieser Punkt ist im Auge zu behalten, weil er uns gestattet, einen Schluß auf den Wert des Zusammenpaarens als Umwandlungsfaktor zu ziehen.

In den gemäßigten Zonen, wo das Leben der Insekten im Winter ruht, ist die Generation der Schmetterlinge, welche den Winter im Puppenzustande zubringt, im allgemeinen von der aus ihr hervorgehenden nächsten Generation, welche ihre ganze Verwandlung im Sommer durchmacht, mehr oder weniger deutlich morphologisch unterscheidbar. Die Art besteht also aus einer Frühjahrs- und einer oder mehreren Sommergenerationen, welche zueinander im Verhältnis von Vorfahren und Nachkommen stehen. Wenn die Individuen einer Generation zu ungefähr gleicher Zeit auskommen, so liegt gewöhnlich eine Periode zwischen den Erscheinungszeiten der Generationen, in welchen man keine (geschlechtsreifen) Individuen der Species trifft. Häufig fliegen aber abgeflatterte Stücke der Elterngeneration mit frischen Stücken der Tochtergeneration zusammen. Wahrscheinlich sind die Frühjahrs- und Sommergenerationen aller Schmetterlinge eines Gebiets mit scharfem Gegensatze von Sommer und Winter verschieden, wenigstens bei denjenigen Arten, welche als Puppen überwintern. Die höheren Teile Nordindiens haben eine unserm Winter entsprechende kalte und zugleich trockene Periode,

2) Der bekannte Lepidopterologe R. TRIMEN hat aus Südafrika häufig in Paarung gefundene Exemplare erhalten, bei welchen beide Geschlechter derselben Farbenvarietät angehörten. — Da es sich um Südafrikaner handelt, welche zum guten Teile zeitlich dichromatisch sind, so ist der Zeitunterschied im Auftreten der Farbenvarietäten genügend, das Paaren ähnlicher Exemplare zu erklären. Die von Herrn R. TRIMEN in Natal selbst gemachte Beobachtung an *Byblia ancatara* (= *acheloia* = *goetzii* Auct.) ist gleichfalls von ganz unsicherem Werte. Diese *Byblia* erscheint in zwei Formen, von denen die eine auf der Unterseite blaß und die andre schokoladebraun ist. Herrn TRIMEN fiel die große Übereinstimmung der Geschlechter in den gefundenen Paaren auf. Leider war es TRIMEN nicht bekannt, daß es in Natal zwei einander sehr ähnliche Arten gibt, die beide dichromatisch sind. Gehörten nicht vielleicht die hellen Paare der einen Art und die dunklen Paare der andern an? Vgl. S. 177, Fig. 8—11.

Es sollten genaue Beobachtungen über das Paaren gemacht werden. Die Resultate würden von Wichtigkeit sein, ob sie nun die obige Frage ganz verneinen oder nicht.

welche auf die Schmetterlinge denselben Einfluß hat wie unser Winter. Die Frühjahrsgeneration ist häufig auffällig von den Generationen des nassen und warmen Sommers verschieden¹. W. DOHERTY war der erste, welcher diese Beobachtung außerhalb der nördlichen gemäßigten Zone machte und zwar in Nordwestindien (Kumaon). Da die Frühjahrsgeneration dort (wie in andern Teilen der Südabhänge des Himalaja) noch in der kalten Trockenzeit vor Eintritt der warmen Sommerregen fliegt, so spricht man auch von der Trockenform im Gegensatz zu der Regenform. Seitdem sind solche Zeitformen vielfach in andern Gegenden der Tropen, besonders in der orientalischen und der äthiopischen Region gefunden worden. Allerdings glaube ich, daß viele sogenannte Zeitformen der Tropen wirklich nicht zeitlich sind, sondern daß wir es mit Dimorphismus innerhalb einer Generation zu tun haben, in ähnlicher Weise wie bei der Nonne (*Liparis monacha*), von der die schwarzen und die weißen Exemplare aus einem Eigelege stammen und zu gleicher Zeit fliegen. Die Daten gefangener Stücke im Tringmuseum und die Tatsache, daß MARSHALL in Südafrika aus den Eiern eines Weibchens zwei Zeitformen erzog, berechtigen mich zu dem Zweifel. Die Frage ist wichtig genug, um auch da noch fernere Untersuchungen zu verlangen, wo man jetzt schon gewohnt geworden ist, ohne weiteres von Zeitformen zu sprechen. Denn handelt es sich um zeitlichen Dimorphismus, so sind die Varietäten zwei Paarungsgemeinschaften; ist die Variabilität aber nicht zeitlich, so haben wir nur mit einer Paarungsgemeinschaft zu tun. Im letzteren Falle ist, wie wir oben gesehen haben, ein dem Dimorphismus in den Flügeln entsprechender Dimorphismus in den Copulationsorganen nicht zu erwarten. Dahingegen sind, wegen der zeitlichen Trennung der Copulationsgemeinschaften, a priori keine Gründe für die Abwesenheit von Unterschieden in den Paarungsorganen der Zeitformen vorhanden. Denn wenn etwa unter den Ursachen des Entstehens von Zeitformen solche sind, welche die Fortpflanzungsorgane beeinflussen, so ist nicht einzusehen, weshalb die Copulationsorgane der Generationen nicht ebenso verschieden werden sollten wie die Flügel, weil doch die eine Generation betreffs Paarung unabhängig von der andern ist und darum jede ihre besonderen Paarungsorgane haben könnte, ohne daß das Fortbestehen der Species in Frage gestellt würde. Von diesem Gesichtspunkte aus begann ich vor zehn Jahren

¹ EIMER war in dem Irrtum befangen, daß der Winter Nordindiens naß und der Sommer trocken sei.

die Untersuchung der Copulationsorgane von Zeitformen und hoffte daher, hier solche Unterschiede zu finden, die klar beweisen würden, daß Differenzen in diesen Organen nicht immer artlich sind. Ich habe bisher fast nur Zeitformen untersucht, welche in den Flügeln merkliche Verschiedenheiten zeigen. Man sollte der Vollständigkeit halber auch die Individuen von Frühjahrs- und Sommergenerationen vergleichen, die äußerlich gleich zu sein scheinen. Ich habe das nur in wenigen Fällen tun können, weil mir das betreffende, genügend genau datierte Material fehlt. Die Zeitformen, welche den Eindruck von Arten machen und meist als solche beschrieben sind, haben meine Erwartungen nicht erfüllt.

Eine Reihe Papilios (*marcellus*, *sarpedon*, *eurypyhus*, *cloanthus*, *podalirius*, *bianor*, *polyctor*, *machaon*, *xuthus* usw.), viele Pieriden (*Teracolus*, *Pieris*, *Terias*, *Catopsilia* usw.), eine große Anzahl Nymphaliden (*Araschnia*, *Precis*, *Byblia*, *Leucostichus*, *Melanitis*, *Mycalesis*, *Acraea* usw.), sowie Lycäniden, Sphingiden, Lasiocampiden und Geometriden sind als zeitlich dimorph bekannt. Die Unterschiede in der Färbung und häufig auch in dem Umriss der Flügel und in der Größe sind manchmal viel bedeutender, als die Unterschiede zwischen verwandten Arten. In der älteren Systematik, wo man nach der Quantität der Differenz urteilte, waren solche weit über die gewöhnlichen artlichen morphologischen Grenzen hinausgehenden Varietäten etwas Wunderbares und die Grundlagen der Arbeiten des Systematikers Erschütterndes. Jetzt, wo wir wissen, daß körperliche Unterschiede als solche nicht artlich sind, und wo wir daher zwischen Qualität und Quantität unterscheiden, erscheint es als etwas Selbstverständliches, daß körperliche Differenzen zwischen den Varietäten einer Art bis über jedes erwartete Maß hinauswachsen können, ohne jemals zu artlichen Unterschieden zu werden, ohne jemals die Varietäten zu Arten zu machen. Wenn z. B. ein starker Unterschied im Flugvermögen der Individuen das Bestehen einer Art nicht gefährdet, so steht a priori dem nichts entgegen, daß ein Teil der Art flügellos wird, während der andre Teil stärker entwickelte Flügel erhält und dennoch diese beiden morphologisch ungleichen Individuengruppen im Verhältnis von Geschwistern (individueller Dimorphismus) oder von Eltern und Nachkommen (zeitlicher Dimorphismus), also in allernächster Blutsverwandtschaft stehen bleiben. Ein recht großer Prozentsatz der Systematiker steht jedoch auch heute noch auf jenem alten Standpunkte der rein quantitativen Speciesunterscheidung.

Als Beispiel der Arten, welche in Farbe sehr stark zeitlich differieren, dagegen nicht in der Form des Flügels und der Größe, führe ich die afrikanischen Arten von *Byblia* an, welche wir schon oben Gelegenheit zu erwähnen hatten (S. 174, Fußnote). Fig. 8 stellt die Regenform und Fig. 9 die Trockenform von *B. ilithyia*, und Fig. 10 u. 11 die entsprechenden Formen von *B. anvatara* dar; die Figuren sind von Exemplaren aus Natal genommen. Ein oberflächlicher Beobachter wird verleitet sein, Fig. 8 u. 10 und Fig. 9 u. 11 als artlich zusammengehörig anzusehen; oder aber er wird schließen,



Fig. 8 und 9. Regen- und Trockenform von *Byblia ilithyia*.



Fig. 10 und 11. Regen- und Trockenform von *Byblia anvatara*.

was namhafte Lepidopterologen gethan haben, daß, wenn Fig. 8 u. 9 zu einer Art gehören, auch 9 und 10 Individuen dieser selben Art darstellen. Die Paarungsorgane der beiden Arten sind konstant verschieden, während sie bei den beiden Formen jeder Art gleich sind.

Während bei einigen Heteroceren die Exemplare der Sommergeneration kleiner als die Frühjahrsstücke sind (z. B. in *Selenia*), sind bei manchen Tagfaltern die letzteren bedeutend kleiner als die ersteren. Ich erinnere an *Papilio xuthus*, *marcellus*, *bianor* usw. Es ist fast immer ein beträchtlicher Farbenunterschied mit der Ab-

weichung in der Größe verbunden (Fig. 12, 13, *Papilio bianor maacki* vom Amur). Die besten Beispiele für Zeitformen, die sich in Farbe,



Fig. 12.



Fig. 13.



Fig. 14 und 15. Regen- und Trockenform von *Precis euama*.



Fig. 16 und 17. Regen- und Trockenform von *Precis antilope*.

Zeichnung, Größe und Flügelform zugleich unterscheiden, sind eine Anzahl afrikanischer Arten der Gattung *Precis*, welche in die Ver-

wandtschaft unsrer *Vanessa* gehört. Außer in *Precis octavia*, welche in einer roten und einer blauen Form auftritt, ist die Zusammengehörigkeit der betreffenden Varietäten in *Precis antilope* und *Precis archesia* durch Zucht bewiesen. Nach unsern Untersuchungen des Genus¹ sind auch *Precis euama*, *pelarga*, *actia* und *sinuata* in derselben Weise dimorph wie *antilope*. Die Trockenformen von *Precis euama* (Fig. 15) und *Precis antilope* (Fig. 17) sind einander recht ähnlich, während die Regenformen dieser Arten (Fig. 14, *euama*; 16, *antilope*) etwas stärkere Unterschiede zeigen. Die Geringfügigkeit der Differenz in den Flügeln zwischen den beiden Arten im Gegensatz zu dem Unterschiede zwischen den Varietäten jeder Art geht zur Genüge aus den Figuren hervor. Die Paarungsorgane der Männchen der einen Art sind gar nicht mit denen der andern zu verwechseln (Fig. 18, *antilope*; 19, *euama*), und auch die Weibchen



Fig. 18.



Fig. 19.

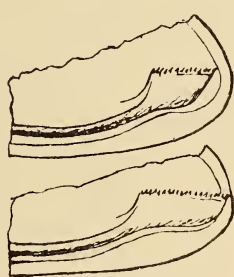


Fig. 20 und 21.

sind leicht an den verschieden gebildeten Vaginalsegmenten zu erkennen, während keine Unterschiede in diesen Organen bei den Varietäten jeder einzelnen zu sehen sind. Dasselbe Resultat ergab die Untersuchung der andern dimorphen *Precis*.

In der ganzen Reihe der von mir geprüften Fälle von zeitlichem Dimorphismus bin ich nur auf eine einzige Art gestoßen, bei der die Paarungsorgane in den beiden Zeitformen nicht übereinstimmen. Diese Art ist *Papilio xuthus*. Der distale, gezähnte Teil der Leisten auf der Innenseite der Valve ist in der Sommerform von *P. xuthus* (Fig. 21) im Vergleich zur Länge schmaler als in der Frühjahrsform (Fig. 20). Der Unterschied (die Figuren stellen Extreme dar) ist allerdings so gering, daß ich ihn früher übersehen habe und ihn erst nach wiederholter Durchsicht der mir als zeitverschieden be-

¹ Nov. Zool. X. p. 511 (1903).

kannten Arten entdeckte. Es ist die Differenz auch nicht ganz konstant; immerhin kann man bei etwa 90% der Männchen an der Valvensäge allein erkennen, ob das Exemplar zur Frühjahrs- oder zur Sommerform gehört. Die Verschiedenheit in der Säge ist offenbar nicht eine bloße Begleiterscheinung des Unterschiedes der Individuen in der Größe. Denn in den größten Stücken der Frühjahrsform, welche den kleinen Sommerstücken in Größe nicht nachstehen, findet sich der Unterschied auch. Die Bedeutung des Nachweises dieser Variation liegt auf der Hand, da hiermit gezeigt ist, daß eine Kombination von Unterschieden in den Paarungsorganen mit solchen in andern Körperteilen (z. B. den Flügeln) nicht immer artlich ist. Die große Seltenheit des Vorkommens von solchen zeitlichen Differenzen wie in *P. xuthus* aber zeigt, daß entweder der Veränderung dieser Organe in den Zeitformen Hindernisse entgegenstehen, oder daß die Ursachen der zeitlichen Variabilität keinen oder ganz selten einen geringen Einfluß auf die Paarungsorgane ausüben. Ob nun die eine oder die andre Alternative richtig ist, so viel steht fest, daß wir gegenüber der großen Zahl von untersuchten nichtgeographischen Varietäten, welche keine Unterschiede in den Paarungsorganen aufweisen, und gegenüber der Masse der Arten, welche in diesen Organen verschieden sind, nur den einen Fall von *P. xuthus* haben, in dem eine schwache und nicht konstante Differenz in den Zeitformen sichtbar ist. Mit Ausnahme der Formen von *P. xuthus* entsprechen also keine der nichtgeographischen Varietäten der S. 173 gestellten Forderung, daß unter denjenigen Varietäten, welche beginnende Arten sind, solche sein müssen, welche sich in den Copulationsorganen unterscheiden.

Wir kommen nun zu der Untersuchung der geographischen Varietäten.

Geographische Variabilität.

Beim Vergleich verschiedener Gebiete begegnet man zweierlei Unterschieden in der Zusammensetzung der Fauna. 1) Es gibt Tiere in dem einen Gebiete, welche in dem andern durch nichts Ähnliches vertreten sind; wie z. B. in Frankreich viele osteuropäische *Carabus* fehlen, dagegen andre Arten vorkommen, die sich nicht im Osten finden. 2) Es gibt in dem einen Gebiete Tiere, welche in dem andern durch ganz ähnliche, konstant oder nicht konstant abweichende Formen vertreten sind; wie z. B. das englische Rotkehlchen oder der englische *Carabus arvensis* zwar mit den betreffenden deutschen Tieren nahe übereinstimmen, aber doch nicht mit ihnen identisch sind. Die erste

Art faunistischer Unterschiede trennt die Faunen und läßt vielfach Schlüsse auf erdgeschichtliche Umwandlungen der Gebiete zu (Zoo-geographie), während die zweite Art faunistischer Unterschiede zugleich trennt und verbindet und darum Schlüsse auf die Umwandlung der betreffenden Tierform gestattet (Evolution der Arten). Die Kenntnis dieser zweiten Art Unterschiede war Mitte vorigen Jahrhunderts noch außerordentlich gering. In ganzen Disziplinen der systematischen Zoologie kannte man eigentlich nur fertige Arten, z. B. in der Ornithologie. Die Entdeckungen von WALLACE und BATES trugen viel dazu bei, diesen alten Standpunkt zu untergraben. BATES war in der Tat fast ganz modern betreffs der Schlüsse, welche er für die Systematik aus seinen Erfahrungen über geographische Variabilität zog. »Differences in one or a few individuals in a locality where the typical form prevails, I have treated as simple varieties«, sagt er in seinen *Contributions to an Insect Fauna of the Amazon Valley*¹, »others of more importance, either through the increased amount of difference and the tendency to occur only in certain localities, or through prevailing amongst all the individuals in a locality to the exclusion of the type, I have considered local varieties or sub-species. The next grade of forms, that in which the differences would generally be considered of a specific character, and which involve all the individuals in the locality, but which at the same time have all the appearance of geographical varieties, I have thought it best to treat as doubtful species Local varieties are sometimes of a slight nature, whilst at others assume forms so well defined that it is difficult to exclude them from the category of full species.«

Es ist zu bedauern, daß BATES seine Erfahrungen über die geographische Variabilität der Schmetterlinge nicht eingehend unter Rücksichtnahme auf andre Charaktere als Zeichnung durchgearbeitet hat. Er wäre sicherlich wie wir zu dem Resultate gekommen, daß bei der Entstehung seiner local varieties or subspecies das Selectionsprinzip nicht die Rolle spielt, welche er ihm bei oberflächlicher Betrachtung der geographischen Variabilität zuschreiben zu müssen glaubte.

Die Stufen der Variabilität, welche BATES am Amazonasstrom beobachtete, kann jeder Systematiker auch in Europa auffinden. Es ist eben eine allgemeingültige Tatsache, daß es alle Grade gibt zwischen dem Gleichsein der Individuen zweier Gebiete und dem

¹ Trans. Ent. Soc. London. (2.) V. p. 353 (1861).

morphologisch konstant und scharf Verschiedensein. Eine vollständige Gleichheit der Gesamtheit der Individuen einer Art in zwei Gebieten kommt selten (wenn überhaupt) vor. Es ist das, was an einem Orte normal (= am häufigsten vorhanden) ist, in einem andern Gebiete nicht das Normale. Der Normalpunkt ist verschoben. Ist der Normalpunkt derselbe, so können die Grenzen der Variabilität verschoben sein, entweder beide nach oben oder beide nach unten, oder die eine nach oben und die andre nach unten. Es kann ferner das eine Organ gleich sein und ein andres verschieden. Oder es gibt in einem Gebiete zwei Normalpunkte in bezug auf ein oder mehrere Organe (die Art ist dimorph), während dieselbe Art in dem andern Gebiete einen Normalpunkt hat (= monomorph ist). Genaue Untersuchungen über eine solche Variabilität können natürlich nur an großen Reihen von Individuen angestellt werden, von denen man mit einem gewissen Grade von Sicherheit annehmen darf, daß sie die Variabilität der Art in dem betreffenden Gebiete repräsentieren. Unter solchen Verhältnissen ist es natürlich, daß der Systematiker, welcher seine Schlüsse auf ein geringes Material basiert — wie es früher fast durchweg geschah, da die »Sammler« und die Museen, nicht immer aus Rücksicht auf Raum, sich damit begnügten, ein oder ein paar Exemplare als »Vertreter der Art« aufzubewahren —, oft zu ganz entgegengesetzten Ansichten betreffs der Gleichheit oder Verschiedenheit der Individuen aus zwei Gebieten kommen. Es sind ja auch heutzutage die Sammlungen noch weit davon entfernt, ausreichendes Material für solche Untersuchungen zu bieten. Existiert doch z. B. nicht eine einzige Sammlung, die genügend Exemplare von Schmetterlingen aus den verschiedenen Gebieten Europas enthält, um ein wirklich eingehendes Studium der geographischen Variabilität zu gestatten. Die Systematiker werden in dieser Hinsicht immer noch mehr spezialisieren müssen.

Es ergibt sich ferner aus dem eben Gesagten, daß man auch zu entgegengesetzten Meinungen kommen kann, wenn den Schlüssen des einen Systematikers dieses Organ und denen des andern jenes zugrunde liegt. Dieser Punkt ist sehr wichtig für das Verständnis der geographischen Variabilität. Der Systematiker untersucht ja in den meisten Fällen nur einen Teil des Tieres, gewöhnlich nur einen kleinen Teil. Könnte er jedes Organ in gleich eingehender Weise vergleichen, wie der Mammaloge die Haut und das Skelett und der Ornithologe die Haut, so würden auch noch Unterschiede in den geographisch getrennten Individuen einer Art gefunden werden, wo

wir jetzt noch die Exemplare für gleich halten. Unsre Erfahrungen bei Schmetterlingen weisen ganz darauf hin. Vielseitigkeit in der Untersuchung und Intensität sind Forderungen in der Systematik, denen mit dem Fortschreiten der Kenntnisse immer mehr entsprochen werden wird, auch in jenen Disziplinen, wo die Liebhabermethoden noch vorherrschen, wie in der Entomologie, Conchyliologie und Ornithologie. Ich erwähne zur Erläuterung nur einige charakteristische Fälle, welche sich zugleich auf unsre spezielle Frage beziehen.

Der afrikanische *Papilio phorcas* findet sich von Sierra Leone bis Angola und geht ostwärts bis über das Seengebiet hinaus. Fast alle Exemplare östlich vom Victoria Nyanza, besonders die von Kikuyu, sind von den westlichen durch eine größere Unterbrechung der



Fig. 22.



Fig. 23.



Fig. 24.



Fig. 25.

grünen Binde des Vorderflügels und einige andre Kleinigkeiten verschieden. Die Kongostücke (Fig. 23) sind im allgemeinen größer als die Exemplare von der Goldküste und Sierra Leone (Fig. 22), sind aber weder in der Größe noch in der Zeichnung konstant von ihnen unterscheidbar. Diese Kongoexemplare weichen aber in dem Paarungsorgane (Fig. 24) konstant von den nordwestlichen Individuen ab (Fig. 25), während sie in diesen Organen mit den in der Färbung verschiedenen östlichen Formen des *phorcas* übereinstimmen. Nach der Zeichnung beurteilt würde man die Kongoindividuen mit den Goldküste- und Sierra Leonestücken zu einer Form vereinigen, nach den Sexualorganen aber mit den Ostafrikanern. Die ost- und westafrikanischen Stücke von dem Sphingiden *Pseudoclanis postica* können nach Zeichnung und Flügelform nicht mit Sicherheit auseinander

gehalten werden. Sie sind dagegen in den Copulationsorganen beider Geschlechter sehr verschieden¹.

Der SpHINGIDE *Cephonodes hylas* findet sich in der äthiopischen Region, in der indo-malaiischen Subregion einschließlich China und Japan, und wieder in Nordaustralien. Die Individuen aus den drei Gebieten sind in der Färbung ganz gleich, weichen dagegen in den Paarungsorganen auffällig voneinander ab².

Ganz so wie die nichtgeographische Variabilität ist auch die geographische in den einzelnen Tiergruppen, selbst bei den Arten einer Gattung, dem Grade nach verschieden. Die eine Art ist in einem weiten Gebiete ziemlich konstant (*Papilio demodocus*), während eine zweite, nahe verwandte Art (*Papilio menestheus*) in demselben Gebiete in eine Anzahl geographischer Formen aufgelöst ist. In dem einen Gebiete haben ziemlich alle Arten besondere lokale Körpermerkmale (Celebes), während in einem andern Gebiete ein weit geringerer Prozentsatz derselben Arten von denen der Nachbargebiete abweicht (Sumatra). Es hängt also die geographische Variabilität ab von der Natur der Gebiete (einschließlich alles Lebenden) und von der Natur der Species. Jedoch nicht von diesen allein. Denn es ist selbstverständlich, daß zwei Gebiete, in denen ein häufiger Zuzug von Individuen einer Art aus einem Gebiete zum andern statt hat, für diese Art nur ein Gebiet sind, da die Individuen der beiden Gebiete eine Copulationsgemeinschaft bilden, wie die nebeneinander lebenden Exemplare. Es ist demnach zu schließen, daß die geographische Variabilität ferner von dem Grade der Trennung der geographischen Copulationsgemeinschaften beeinflusst wird. Der Grad der Trennung durch ein und dieselbe geographische Barriere ist nun wiederum je nach der Natur der Tiere verschieden. Eine Bodengestaltung, die z. B. eine Schneckenart oder ein flügelloses Insekt in eine Anzahl Paarungsgemeinschaften auftrennt, braucht für geflügelte Tiere noch keine Hindernisse der Verbreitung zu bieten. Und endlich ist es wohl nicht schwer begreiflich, daß auch die Zeit, welche seit der Abtrennung verflossen ist, ein Faktor beim Entstehen geographischer Varietäten ist.

Daß Arten nach den Fundorten variieren, war den Systematikern des 18. Jahrhunderts wohl bekannt. Wandte doch DRURY für Formen, die er für geographische Varietäten hielt, eine Nomenclatur an, die

¹ Nov. Zool. IX. Suppl. p. 221. t. XVI. fig. 14. 15. 16; t. XXIV. fig. 6. 7. 8; t. XXX. fig. 25; t. XXXII. fig. 12. 13 (1903).

² Ibid. p. 465. t. XLIII. fig. 15—18; t. LI. fig. 22. 23. 24.

erst in neuerer Zeit wieder für die geographische Varietät in Gebrauch gekommen ist (*Papilio cardui virginianensis*, *Sphinx ocellata jamaicensis*). Aber die Vergleichung solcher lokaler Varietäten bezog sich fast nur auf äußerlich sichtbare Charaktere. Wir wurden zuerst 1894 auf die geographische Variabilität der Paarungsorgane durch die Befunde von dem japanisch-chinesischen *Papilio alcinous* hingewiesen, von dem wir eine schwarzköpfige Form von Japan, eine rotköpfige von den Loo Choo-Inseln, und eine zweite rotköpfige Form von China kannten. Die Loo Choo-Form steht in der Färbung zwischen den beiden andern, unterscheidet sich aber in den Paarungsorganen fast gar nicht von den Japanern, während die chinesische Form in diesen Organen recht verschieden ist. Wir fanden nun unter einer Serie des Japaners ein Exemplar, das in den Copulationsorganen mit den Chinesen übereinstimmte, obwohl es in den übrigen Charakteren ganz Japaner war. Irrtümlicherweise zogen wir zu dieser Art (*P. alcinous*) noch einige andre Formen, von deren artlicher Selbständigkeit wir damals nicht überzeugt waren, und schrieben infolgedessen den Copulationsorganen des *P. alcinous* eine viel größere Variabilität zu als wirklich statt hat. Der *P. alcinous* gab aber dadurch Anstoß zu ausgedehnten Untersuchungen über den Zustand dieser Organe in den geographisch getrennten Individuen der Schmetterlingsarten. Das Resultat dieser Vergleiche an Tag- und Nachtfaltern können wir wie folgt zusammenfassen:

1) Die geographisch getrennten Individuen einer Art sind in vielen Fällen in den Copulationsorganen gleich, aber nach Farbe oder Zeichnung unterscheidbar.

2) Sie sind in ungefähr ebensovielen Fällen auch in den Copulationsorganen verschieden.

3) In selteneren Fällen sind Unterschiede in den Copulationsorganen vorhanden, aber nicht in der Farbe oder Zeichnung.

Es kommt sehr häufig vor, daß bei ein und derselben Art die Individuen aus einem Gebiet etwas Charakteristisches in den Paarungsorganen haben, während die Exemplare aus zwei andern Gebieten, obwohl äußerlich vielleicht verschieden, in diesen Organen gleich sind. Die einzige größere Insektenfamilie, in welcher die Paarungsorgane in bezug auf individuelle, zeitliche, geographische, artliche und generische Charaktere an allen zur Verfügung stehenden Arten untersucht worden sind, ist die Familie der Sphingiden. Da diese Untersuchung ein klares Bild von der Art der Veränderlichkeit dieser Organe gibt, so führen wir hier die Resultate zahlen-

mäßig an; wir müssen jedoch hinzufügen, daß die hier als geographische Varietäten behandelten Formen einer Art durchaus nicht immer durch alle Zwischengrade miteinander verbunden sind, ein Punkt, auf den wir später noch speziell eingehen werden.

1) Von den Anfang 1903 bekannten 772 Sphingidenarten sind die Copulationsorgane von 698 untersucht worden¹:

Von diesen 698 Arten sind 650 an den Paarungsorganen zu erkennen; eine der Arten ist nur an diesen Organen erkennbar.

2) Von den 298 geographischen Formen sind diese Organe an 276 untersucht worden; von diesen 276 sind 131 in den Organen verschieden, während 145 keine Besonderheiten in diesen Organen haben.

Bei den zeitlichen und individuellen Varietäten haben wir keine Unterschiede in den Paarungsorganen gefunden.

Unter den *Ambulycinae* sind von 66 geographischen Varietäten 57 in den Paarungsorganen verschieden, während unter den *Choerocampinae* von 54 nur 11 verschieden sind. Da uns von manchen Arten und geographischen Formen nur einzelne Stücke vorlagen, so werden sich die Zahlen bei der Nachuntersuchung einer größeren Individuenserie etwas ändern. Es wird diese Veränderung zu gunsten des Verschiedenseins ausfallen. Denn wir haben die Copulationsorgane als gleich behandelt, wenn die ein oder zwei zur Verfügung stehenden Exemplare keine deutliche Verschiedenheit aufwiesen. Hier aber ebenso wie bei den äußeren Charakteren wird häufig ein vorhandener Unterschied erst dann merklich, wenn eine größere Reihe Individuen verglichen wird.

Stellen wir nun dieses Resultat mit den an den nicht-geographischen Varietäten gewonnenen Resultaten zusammen (S. 180), so muß jedem der gewaltige Gegensatz auffallen, in welchem die geographische Variabilität zu der nichtgeographischen steht. Auf der einen Seite haben wir trotz aller äußeren Unterschiede, welche quantitativ häufig viel größer als bei geographischen Formen, ja größer als bei Arten sind, nur einen einzigen Fall (*Papilio xuthus*) von noch dazu minimaler Verschiedenheit der Varietäten in den Copulationsorganen gefunden, und auf der andern Seite begegnen wir in fast der Hälfte der Varietäten solchen Unterschieden, die außerdem noch oft sehr stark ausgeprägt sind, ja in vielen Fällen

¹ Die männlichen und weiblichen Klammerapparate sind abgebildet in Nov. Zool. IX. Suppl. Taf. 15—59 (1903).

quantitativ größer sind, als Unterschiede zwischen manchen Arten verwandter Gattungen.

Ehe wir nun weiter auf die Bedeutung dieser geographischen Variabilität für die Evolution der Arten eingehen, wollen wir die gewonnenen Resultate an einem concreten Beispiele an der Hand von Figuren nachprüfen, damit jeder, unabhängig von den obigen allgemeinen Resultaten, seine eignen Schlüsse ziehen kann. Ich habe zu dem Zweck einen häufigen *Papilio* ausgewählt, der die oben nach BATES angegebenen verschiedenen Grade von Variabilität zeigt und von dem wir genügend Exemplare¹ haben, um die Variabilität mit einiger Sicherheit für die Richtigkeit der Resultate studieren zu können. Der *Papilio dardanus* (= *merope*) bietet außerdem den Vortheil, daß er recht charakteristische Paarungsorgane besitzt und man daher ohne große Schwierigkeit erkennen kann, ob aus ihm eine Tochterart per saltum hervorgegangen ist oder nicht.

Um den Vorwurf zu vermeiden, daß ich hier als geographische Varietäten von *Papilio dardanus* auch Formen auffasse, welche artlich verschieden sind, wollen wir uns zunächst auf diejenigen Formen beschränken, zwischen denen es keine morphologische Grenze gibt, und ich werde daher vorläufig die *dardanus*-ähnlichen Tiere aus Nordostafrika, den Komoren und Madagaskar ausschließen. Ferner, um die Sache zu vereinfachen, wollen wir zuerst nur die Männchen berücksichtigen.

Der afrikanische Kontinent, mit Ausnahme des Nordostens, wird von Sierra Leone südwärts von fünf ineinander übergehenden *dardanus*-Formen bewohnt, welche sich äußerlich hauptsächlich in der Ausdehnung der schwarzen Zeichnungen des Hinterflügels unterscheiden. In den Copulationsorganen finden sich nur Unterschiede in der Valvenleiste; die übrigen Teile des Klammerapparates sind bei allen Formen gleich und werden deshalb im folgenden nicht weiter erwähnt. Auf eine ausführliche Beschreibung der Formen können wir hier verzichten. Es gibt Exemplare mit heller und solche mit dunklerer Unterseite, was vielleicht (?!) Folge zeitlicher Variation ist. Diese Stücke sind in den Paarungsorganen nicht verschieden.

1) *Papilio dardanus cenea*, in Südafrika, nordwärts in die folgende Form übergehend. Es gibt ebensowenig eine geographische als eine morphologische Grenze zwischen dieser und der nächsten Form.

¹ 509 Männchen, die alle auf Verschiedenheiten in den Paarungsorganen untersucht worden sind, und 270 Weibchen, von denen aus später anzugebenden Gründen nur eine geringe Anzahl untersucht zu werden brauchte.

Das schwarze Discalband des Hinterflügels ist in fünf von unsern 30 Exemplaren zweimal unterbrochen (Fig. 26), in elf ist es vollständig (Fig. 27), während die 14 andern eine Zwischenstufe einnehmen. Die Leiste (*L*) der Valven (Fig. 29 *V*) trägt auf der Dorsalseite einen langen spitzen Fortsatz (*P*), der ebenso wie die Leiste selbst individuell etwas in der Länge variiert, diese Variabilität ist aber vollständig unabhängig von der Ausbildung des Bandes des Hinterflügels. Das in Fig. 28 dargestellte Exemplar mit proximal verwischem Randbande des Vorderflügels ist in den Copulationsorganen normal.

2) *Papilio dardanus tibullus*, von der Delagoa-Bai nordwärts bis Mombasa und der Insel Pemba, und von da nordwestwärts bis Ukamba; die westliche Ausdehnung in Deutsch-Ostafrika des von *tibullus* bewohnten Gebietes ist mir nicht bekannt. Das Band der Hinterflügel ist augenscheinlich nie unterbrochen; es ist aber zuweilen zweimal tief eingeschnürt und schließt zuweilen einen hellen Fleck der Grundfarbe ein; der Schwanz ist mehr ausgedehnt schwarz als in *cenea*; die schwarzen Marginal- und Submarginalflecke hängen gewöhnlich zusammen, eine vollständige Randlinie bildend. Die Extreme unter unsern 80 Exemplaren sind Fig. 30 und 31 dargestellt. Wir haben nur ein Stück wie Fig. 31, ein zweites ist ihm näher, alle andern nähern sich Fig. 30 oder sind ihr gleich. In zwei Exemplaren findet sich eine Reihe heller Submarginalflecke auf dem Vorderflügel (Fig. 32). Die Valvenleiste ist ganz wie in dem Südafrikaner. Die Schwankungen in der Länge der Säge, in der Abrundung der Spitze derselben, und in der Länge und Dicke des Fortsatzes hängen nicht mit Schwankungen in der Zeichnung zusammen.

3) *Papilio dardanus polytrophus* bewohnt das hochgelegene Gebiet östlich und westlich des Grabens in Britisch-Ostafrika. Unsrer Exemplare sind fast alle von dem Kikuyu Escarpment oberhalb Nairobi. Es ist eine kleine und sehr variable Form, von welcher die meisten Exemplare Fig. 34 ähnlich sind. Die Form ist nicht scharf von *tibullus* geschieden, wie Fig. 35 und 36 zeigen, und kommt auch südafrikanischen Stücken mit zweimal unterbrochener Hinterflügelbinde so nahe, daß diese beiden Formen nach keinem einzelnen Merkmale auseinander zu halten sind. Die geringere Breite des schwarzen Randbandes des Vorderflügels, das häufige Auftreten von hellen Flecken in derselben (Fig. 33), die Kleinheit der schwarzen Marginal- und Submarginalflecke des Hinterflügels und die große Reduktion des Anal-fleckes sind alles schwankende Kennzeichen, auf die kein absoluter

Verlaß ist. Die Copulationsorgane stimmen mit denen der beiden vorhergehenden Formen (*cenea* und *tibullus*) überein; doch ist die



Fig. 26.



Fig. 27.



Fig. 28.

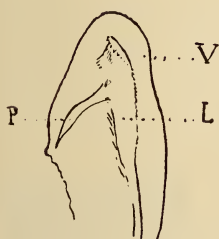


Fig. 29.



Fig. 30.



Fig. 31.



Fig. 32.



Fig. 33.

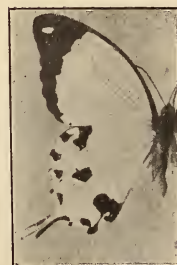


Fig. 34.

Variabilität größer. Der Fortsatz der Valvenleiste ist in zwei von unsern 81 Kikju-Exemplaren so verkürzt wie in Fig. 39 angegeben, drei Individuen haben ihn so lang wie in Fig. 38, während er in

allen andern Stücken mehr oder weniger mit Fig. 37 übereinstimmt. Die Stellung des Fortsatzes schwankt etwas. Die Säge ist auch recht variabel in der Länge. Die Individuen, welche in solchen Abweichungen übereinstimmen, haben nichts in der Zeichnung gemeinsam, das sie von andern Individuen unterscheidet.

4) Zwischenstufen aus dem Gebiet des Victoria Nyanza. Die Individuen von *dardanus* aus den Gegenden südlich, östlich und nördlich vom Victoria-See sind in der Zeichnung zum Teil nicht von dem Ostafrikaner *tibullus* und zum Teil nicht von dem folgenden Westafrikaner *dardanus* zu unterscheiden, und stehen zum Teil zwischen beiden, oder gleichen auch Exemplaren des *polytrophus*. Da es für unsre Zwecke besser ist, diese Individuen aus dem Übergangsgebiete zwischen der östlichen und der westlichen Fauna Afrikas keiner der Formen beizugesellen, führe ich sie hier einzeln nach den Fundorten getrennt auf:

Wir haben 10 Stück von Muanza am Südufer des Viktoria-Sees. Von diesen Exemplaren hat keins eine vollständige breite Hinterflügelbinde (Fig. 40), wie die Ostafrikaner; vier haben ein zweimal durchbrochenes Band (Fig. 41). Die Valvenleiste ist wie in *cenea*, *tibullus* und *polytrophus*; aber in einigen Stücken beginnt die Säge ähnlich wie in einzelnen *polytrophus* proximal mehr plötzlich als gewöhnlich, an den Westafrikaner erinnernd. In einem der Individuen mit zweimal durchbrochener Hinterflügelbinde ist der Fortsatz durch einen kleinen Kegel vertreten, der nahe dem freien distalen Teil der Leiste steht (Fig. 42). Ein Stück mit einmal unterbrochener Hinterflügelbinde besitzt vier kleine helle Submarginalflecke in der Randbinde des Vorderflügels, außer dem gewöhnlichen Subapicalflecke.

Unser einziges Exemplar von der Südostseite des Sees stimmt in der Valvenleiste und der Zeichnung mit dem Westafrikaner überein, erinnert jedoch etwas an die Ostafrikaner durch den Besitz heller Submarginalpunkte auf der Unterseite des Vorderflügels und eines hellen Fleckes in dem hinteren Teile der Hinterflügelbinde, und ferner durch den in der Mitte ziemlich ausgedehnt schwarzen Schwanz.

Von der Ostseite des Sees, aus der Nachbarschaft von Nyangori, im Hügellande, haben wir 71 Exemplare nebst 7 Stück aus dem Nandilande. Die Individuen sind in der Zeichnung den unten behandelten Uganda-Stücken gleich; die Anklänge an die ostafrikanischen Formen sind ein wenig mehr auffallend; besonders nähern sich einige Stücke dem *polytrophus*. Die Valvenleiste ist meistens vom westafrikanischen Typus (Fig. 43). In 18% der Exemplare ist



Fig. 35.



Fig. 36.



Fig. 37.



Fig. 38.



Fig. 39.



Fig. 40.



Fig. 41.



Fig. 42.



Fig. 43.



Fig. 44.



Fig. 45.



Fig. 46.

ein kurzer oder langer Leistenfortsatz vorhanden (Fig. 44). In zwei von diesen Exemplaren ist die Leiste und der Fortsatz ganz wie in *polytrophus* und *tibullus* (Fig. 45). Die Länge der Säge sowohl wie der Leiste ist variabel; vier Individuen ohne Leistenfortsatz haben die Leiste und Säge so kurz wie die Ostafrikaner. Die Stellung des Fortsatzes ist gleichfalls variabel; zuweilen ist der Fortsatz so weit distal als in *tibullus* und in dieser Beziehung normalen Stücken des *polytrophus*, während er in andern Exemplaren nahe beim Beginn der Säge steht. Aus Uganda, von der Nordseite des Sees, haben wir eine Serie von 76 Exemplaren; die meisten stammen von Kampala und Entebbe (Ntebe). Die Individuen sind dem Westafrikaner meist gleich; ihre Variabilität ist aber etwas anders. Der Vorderflügel trägt noch recht häufig kleine Submarginalflecke, besonders auf der Unterseite; im Abdominalteile der Hinterflügelbinde steht meist noch ein deutliches helles Fleckchen und die drei Teile dieser Binde sind häufiger miteinander verbunden als in Westafrika. Es sind dies Hinweise auf die Ostafrikaner. Ein in der Zeichnung normales Stück ist in Fig. 46 dargestellt. Unter den 76 Exemplaren sind nur zwei, in denen die schwarzen Zeichnungen des Hinterflügels so ausgedehnt sind wie in Fig. 48. Während in ein paar Individuen die schwarzen Flecke des Hinterflügels kleiner sind als in Fig. 46, stehen elf Stück halbwegs zwischen Fig. 46 und 48. Ein Individuum steht ganz außerhalb der gewöhnlichen Variationsgrenzen (Fig. 47). Die Paarungsorgane von 66 Exemplaren stimmen mit denen des Westafrikaners überein (Fig. 49). Es fehlt jede Spur eines Fortsatzes an der Valvenleiste, die Leiste selbst ist länger als in den östlichen Formen, und die Säge beginnt meistens mehr plötzlich. In sechs Stück findet sich ein Ansatz eines Fortsatzes auf der Dorsalseite der Leiste (Fig. 50). Dieser kegelförmige Höcker ist viel mehr proximal als der Fortsatz der Ostafrikaner. Zu diesen sechs Exemplaren gehört das Fig. 47 abgebildete aberrante Individuum; ein zweites Stück von diesen sechs hat eine Reihe heller Submarginalpunkte auf der Oberseite des Vorderflügels, was auch unter jenen 66 vorkommt, während die andern vier ganz normal in der Zeichnung sind. Außerdem findet sich in vier von den 76 Exemplaren ein langer Leistenfortsatz (Fig. 51), der in der Länge nicht konstant ist. Einen eigentlichen Übergang von Fig. 50 zu 51 habe ich nicht gefunden. Der Fortsatz ist kürzer als in den normalen östlichen Stücken, aber länger als in Fig. 39 und 42. Die Stellung des Fortsatzes ist mehr proximal als bei diesen. Die vier Exemplare, von denen Fig. 46 eins darstellt, sind

normal in der Zeichnung; sie schlagen nicht nach den Ostafrikanern hinüber.

5) *Papilio dardanus dardanus*. Von Unyoro und dem Tanganjika-See bis zur Westküste und an dieser entlang von Angola bis Sierra Leone findet sich eine Form, welche in diesem ganzen großen Gebiete keine lokalen Abweichungen zeigt, wenn wir davon absehen, daß die Kongostücke vielfach größer sind als die nordwestlichen Exemplare, eine



Fig. 47.



Fig. 48.



Fig. 49.



Fig. 50.



Fig. 51.



Fig. 52.

Erscheinung, die auch bei einigen andern Schmetterlingen beobachtet ist. Wir haben 22 Exemplare von Unyoro und Toro, 25 aus dem Kongo-Freistaate, Angola, Kamerun und Fernando Po, und 61 Stück von der Goldküste und Sierra Leone. Von diesen 108 Exemplaren ist die Hinterflügelbinde in zwei so zusammenhängend wie in Fig. 53, einige stehen in dieser Beziehung zwischen Fig. 52 und 53, welche erstere das Normale darstellt. Der Vorderflügel besitzt in keinem Exemplare helle Submarginalpunkte auf der Oberseite und nur selten Andeutungen solcher auf der Unterseite. Auf dem Hinterflügel sind

die zwei oder drei obersten Submarginal- und Marginalflecke im Gegensatz zu *polytrophus* gewöhnlich zusammengefloßen, doch sind sie auch häufig getrennt. Der Schwanz trägt meistens einen deutlichen Aderstreifen, während die beiden Submarginalflecke vor und hinter Ader R^3 nicht so oft in den Schwanz hineinragen als in östlichen Stücken mit dreiteiliger Discalbinde. Der hintere Abschnitt



Fig. 53.

dieser Binde ist in allen Individuen breit mit dem analen Randflecke verbunden, wodurch sich *dardanus dardanus* von fast allen Stücken des *dardanus polytrophus* unterscheidet. Die Form der Valvenleiste ist im ganzen Gebiete ebenso einheitlich wie die Zeichnung. Wir finden überall die lange Säge, welche proximal scharf abgesetzt ist wie in Fig. 54. Zuweilen ragt die Säge über die Spitze der Valve hinaus, zuweilen ist sie kürzer. Unter den 108 Individuen sind zwei, welche eine Andeutung eines dorsalen Leistenfortsatzes besitzen wie in Fig. 55, und eines mit langem Fortsatz (Fig. 56); die ersteren

Stücke sind von der Goldküste und Sierra Leone, das letztere Stück von der Goldküste. Keines der 47 Exemplare von den mehr südlichen und östlichen Gegenden hat eine Spur des Fortsatzes. Jene drei durch den Besitz eines Fortsatzes aberranten Individuen sind durch nichts in der Zeichnung ausgezeichnet.



Fig. 54.



Fig. 55.



Fig. 56.

Es geht aus dieser Auseinandersetzung hervor, daß der hier behandelte *Papilio dardanus* weder in morphologisch noch in geographisch scharf begrenzte lokale Formen aufgelöst ist. Zwar können wir recht wohl eine Anzahl solcher Formen unterscheiden, aber sie sind durch die Individuen aus den Zwischengebieten miteinander verbunden, oder einzelne Exemplare der einen Form schlagen nach einer andern

Form hinüber. Gewiß kann man jedes Ostküstenexemplar von jedem westafrikanischen unterscheiden, wenn nicht an der Zeichnung, so doch an der Valvenleiste, dennoch ist weder die eine noch die andre Form eine in sich geschlossene Einheit. Die Tatsache, daß einerseits alle Individuen von Süd- und Ostafrika, Kikuju und vom Südufer des Victoria-Sees eine kurze Valvenleiste mit dorsalem Fortsatz haben, der nur in einigen Kikujustücken mäßig und einem Muanza-Individuum sehr stark verkürzt ist, und daß andererseits in der Form der westlichen Waldregion ein solcher Fortsatz in 13% der Uganda-Exemplare und in weniger als 3% der Westküstenstücke angedeutet oder mehr oder weniger ausgebildet ist, hat weitgehende Bedeutung. Zunächst zeigt uns der Befund, daß die geographischen Unterschiede in der Valvenleiste und ihrem Fortsatze nicht minimal wie in den Zeitformen von *Papilio xuthus* sind, und es geht ferner aus dem Befunde hervor, daß ein Zusammenhang zwischen der fortsatzlosen Valvenleiste und der fortsatztragenden besteht. Es fragt sich nun, ist der Zusammenhang, wie er durch jene drei Westküstenexemplare und durch die Zwischenstufen aus der Gegend des Victoria Nyanza morphologisch hergestellt wird, auch ein Beweis eines phylogenetischen Zusammenhanges zwischen den westlichen Rassen und den östlichen, oder haben wir es mit einer östlichen und einer westlichen Species zu tun, welche in den Zwischengebieten Übergangsexemplare durch Hybridisation bilden?

Abgesehen von der Seltenheit der Hybridisierung bei Tagfaltern und der Unfruchtbar- oder beschränkten Fruchtbarkeit der Schmetterlingshybriden, welche man auf diese Frage hin geprüft hat, wird die Annahme der Entstehung jener Zwischenformen durch Hybridisation durch die Charaktere der Tiere selbst zurückgewiesen. Unter unsern Ugandastücken finden sich keine Ostafrikaner und unter den Muanzastücken keine Westafrikaner. Woher sollen aber Hybriden in einer Gegend kommen, wenn die elterlichen Arten nicht da sind? Man könnte einwenden, daß die betreffenden Uganda-Individuen mit Leistenfortsatz ein Anzeichen dafür wären, daß früher Kreuzungen stattgefunden hätten. Wäre der Einwurf begründet, so müßten auch die ihnen gleichen nordwestlichen Stücke solche Hybridisationsprodukte sein, was bei der Entfernung der Gebiete ganz ausgeschlossen ist. Ebenso können wir die Annahme, daß die Muanzastücke, welche zum Teil der West- und zum Teil der Ostküstenform nahe kommen, durch Mischung zweier Species entstanden sind, zurückweisen. Die große Reduktion des Leistenfortsatzes in einem dieser Stücke ist ebenso

durch individuelle Variation zu erklären, wie die weniger starke Verkürzung dieses Fortsatzes in einigen Kikuju-Exemplaren. Denn diese Kikujuform (*polytrophus*), in welcher die schwarzen Zeichnungen mehr reduziert sind, als in der Westküstenform, kann nicht das Produkt einer Kreuzung zwischen dieser westlichen Form und der noch mehr ausgedehnten schwarzen Ostküstenform sein. Die Annahme widerspricht jeder Erfahrung über Hybridisation von Arten. Alle Anklänge der Uganda- und Kavirondostücke an Ostafrikaner, sowie die Ähnlichkeit der Kikujuform in der Zeichnung mit den Westafrikanern und ihre Übereinstimmung in den Copulationsorganen mit den Ostküstentieren sind nichts weiter als Erscheinungen der geographischen Variabilität einer einzigen Species.

Daß *Papilio dardanus* aus der Gegend des Victoria Nyanzas weder genau mit der West- noch mit der Ostküstenform übereinstimmt, wird niemand wundern, der weiß, daß eine ganze Reihe Schmetterlingsarten in jenen Distrikten durch mehr oder weniger schwach verschiedene Lokalformen vertreten sind, darunter auch solche Arten, welche nur aus zwei Formen bestehen, einer west-(oder ost-)afrikanischen und einer Victoria Nyanzaform, bei denen mithin auch diese letztere nicht durch Hybridisation entstanden sein kann (*Papilio cynorta*, *gallienus*, *Hypolimnas salmacis* usw.).

Da wir es aber mit Varietäten einer Art zu tun haben, so ist kein Grund vorhanden zu bezweifeln, daß in den Grenzgebieten die nach der einen Form hinschlagenden Exemplare mit den nach einer andern Form hinschlagenden in Paarungsgemeinschaft stehen und somit innerhalb dieser ganzen Formenreihe Kontinuität auch in dieser Beziehung vorhanden ist. Damit jedoch wird nichts an der Tatsache geändert, daß die Individuen der Westküste im scharfen Gegensatze zu den Individuen der Ostküste stehen, und daß ferner durch die geographische Trennung Blutsvermischung zwischen diesen Küstentieren ganz verhindert ist. Diese geographisch getrennten Formen der Ost- und der Westküste verhalten sich daher ganz so wie Inselformen. Das Gebiet, in welchem weder der *dardanus tibullus* noch der *dardanus dardanus* vorkommt, wird von Zwischenstufen bewohnt, welche den phylogenetischen Zusammenhang der beiden Varietäten beweisen. Im Falle von Inselformen ist kein bewohnbares Zwischengebiet vorhanden und deshalb sind Inselvarietäten vielfach nicht bloß morphologisch so verschieden wie der Ost- und Westafrikanische *P. dardanus*, sondern auch durch eine morphologische Lücke getrennt, wie es der Ost- und Westafrikanische *dardanus* sein würden, wenn

die Individuen in den Zwischengebieten etwa durch Überschwemmung, Waldbrand oder eine andre Ursache vernichtet würden. Der morphologische Unterschied zwischen den West- und Ostküstentieren bleibt aber derselbe, ob die Zwischenstufen da sind oder nicht, da diese Küstentiere von jenen Zwischenstufen aus der Gegend des Victoria Nyanzas gar nicht beeinflußt werden. Sind also diese beiden Formen Teile einer Art, so ist es selbstverständlich, daß wir verwandte Formen, die sich in gleicher Weise unterscheiden, auch als Teile einer Species ansehen müssen, ob Zwischenstufen da sind oder nicht.

Dieser Punkt wird von vielen Systematikern noch gar nicht verstanden. Die größere Mehrzahl derselben betrachtet noch immer geographisch getrennte Formen als Arten, wenn eine morphologische Lücke zwischen ihnen existiert (es gibt sogar Systematiker, welche von Arten sprachen, wenn keine morphologische Lücke da ist, so daß ein und dasselbe Exemplar, das morphologisch in der Mitte steht, zu zwei Arten gerechnet werden muß). Diese Autoren stehen mit sich selbst in Widerspruch. Erhält z. B. ein Ornithologe einen Raubvogelbalg, der mit keinem bekannten Vogel übereinstimmt, so wird er etwa zunächst aus gewissen Charakteren schließen, daß der Balg das Jugendkleid einer Art ist. Woher weiß er es? Nach Analogie mit den bekannten Arten. Sind nun die Jugendkleider aller Arten des betreffenden Genus bekannt, so wird er ferner folgern, daß er das Jugendkleid einer neuen Art vor sich hat. Und damit behauptet er, daß diese neue Art konstant von den verwandten Arten verschieden ist und nur sich selbst wieder erzeugt. Woher weiß er das, da er doch nur ein totes Stück kennt? Nach Analogie. Die Schlüsse des Systematikers, welche sich auf die toten Exemplare allein gründen, sind immer Analogieschlüsse, nichts weiter. Wenn nun aber ein Systematiker alle sich vertretenden morphologisch und geographisch getrennten Formen als Arten ansieht, dagegen die durch alle morphologischen Zwischenstufen verbundenen, aber geographisch getrennten Formen als Varietäten einer Art, so verwirft er damit als falsch denselben Analogieschluß, auf welchen er sich sonst überall verläßt. Die Systematik wird nicht zu den exakten Wissenschaften gerechnet; deshalb aber braucht sie der Systematiker nicht zu einer inexakten zu machen.

Wir sehen demnach auch keinen zureichenden Grund, den folgenden nordost-afrikanischen *Papilio* als etwas andres zu betrachten denn als geographische Form des *P. dardanus*, trotzdem er mit den vorhin behandelten Formen nicht durch alle Übergänge verbunden

ist. Dieser *Papilio* ist nämlich in beiden Geschlechtern geschwänzt, während die Weibchen der obigen Formen stets schwanzlos sind. Das Fehlen eines solchen Anhangs ist aber von keiner so großen Bedeutung, wie die Lepidopterologen annehmen, welche das Fehlen des Schwanzes im Weibchen als spezifischen Unterschied zwischen *dardanus* und *antinorii* angeben. In verschiedenen andern *Papilios* ist das Vorkommen oder Fehlen des Anhangs entweder individuell oder geographisch, z. B. in den orientalischen *P. pammon*, *P. memnon*, *P. aristolochiae* usw. und in den mexikanischen Exemplaren des *P. philenor*. Ebenso muß ich aus der Organisation zweier andrer *Papilios*, der eine von Madagaskar, der andre von den Komoren, schließen, daß sie auch nur geographische *dardanus*-Formen sind.

6) *Papilio dardanus antinorii* bewohnt Abessinien und die Nachbargebiete. Der Innensaum des Randbandes des Vorderflügels ist weniger gebogen als in den andern Formen. Es sind keine hellen Flecke in dieser Binde außer dem Subapicalfleck, der zuweilen mit dem gelblich-weißen Flügelteil verbunden ist. Das Discalband des Hinterflügels ist immer in Flecke aufgelöst; der abdominale Teil ist oft auf Ader M^2 eingeschnürt, selten in zwei Teile getrennt; er hängt gewöhnlich mit dem analen Randfleck durch einen mehr oder weniger breiten Strich zusammen, jedoch fehlt die Verbindung auch zuweilen, die schwarzen Marginal- und Submarginalflecke des Hinterflügels sind ganz variabel in Größe und Zahl. Der Schwanz trägt häufig nur einen dünnen Mittelstrich, ist aber zuweilen mit einem schwarzen Flecke von variabler Größe versehen. Fig. 57 und 58 stellen die Extreme aus unsrer Serie von 46 Exemplaren dar. Die Valvenleiste ist der von *polytrophus* und *tibullus* im ganzen gleich. Der Sägeteil variiert sehr in der Länge, auch setzt die Säge entweder allmählich oder plötzlich an (Fig. 59 und 60). Der Fortsatz der Leiste ist in allen Stücken vorhanden und zeigt keine bedeutenden Schwankungen in der Länge, ist aber zuweilen mehr proximal als gewöhnlich (Fig. 59). Die in Fig. 60 dargestellte Säge hat die distalen Zähne verloren, was aberrant ist. Das Weib ist dem Manne in der Gestalt ähnlich. Es gibt der Färbung und Zeichnung nach drei Formen, von denen die häufigste dem Manne ähnelt, aber auf dem Vorderflügel einen schwarzen Costalwisch besitzt, der sich von der Basis bis über die Mitte der Zelle erstreckt und dann schräg in die Zelle hineinbiegt (Fig. 61). Die hellen Submarginalflecke des Vorderflügels, welche das abgebildete Stück zeigt, fehlen zuweilen.

Die Kikju-Weibchen, die dieser Form am nächsten kommen, sind durch Fig. 62 und 63 wiedergegeben; Fig. 61 zeigt eine Andeutung



Fig. 57.



Fig. 58.



Fig. 59.



Fig. 60.



Fig. 61.



Fig. 62.



Fig. 63.



Fig. 64.

eines Schwanzes. Exemplare von *dardanus* aus dem Gebiete zwischen Nordostafrika und Britisch-Ostafrika oder Uganta sind noch nicht bekannt.

7) *Papilio dardanus meriones* von Madagaskar unterscheidet sich von *antinois* hauptsächlich durch die mehr regelmäßig gezähnte Randbinde des Vorderflügels (Fig. 64), den großen mittleren Discalfleck der Hinterflügel und den mit Ausnahme der Spitze schwarzen Schwanz. Die Weibchen sind immer gelb-weiß wie die Männer und unterscheiden sich auf dieselbe Weise wie diese von *antinois*. Helle Submarginalpunkte kommen in der Randbinde des Vorderflügels augenscheinlich weder beim Männchen noch beim Weibchen vor. Die Valvenleiste ist sehr charakteristisch (Fig. 65). Sie besitzt einen langen Fortsatz, ähnlich wie die *dardanus*-Exemplare der Ostseite des Kontinents, aber die Leiste selbst hat durch die große Reduktion des Sägeteils ein recht verschiedenes Aussehen erhalten. Wesentliche Abweichungen zeigen unsere 14 Individuen nicht.



Fig. 65.



Fig. 66.



Fig. 67.

8) *Papilio dardanus humbloti* von den Komoren ist in der Zeichnung sehr abweichend (Fig. 66). Ich habe nur wenige Stücke gesehen. Das Tring Museum besitzt ein Paar; ein zweites Männchen habe ich durch die Güte des Herrn CHARLES OBERTHÜR vergleichen können. Die schwarzen Zeichnungen des Hinterflügels bilden ein ununterbrochenes Band, das keine Flecke der Grundfarbe einschließt, wie das in der kontinentalen Ostküstenform immer der Fall ist (Fig. 30). Das Weib ist dem Manne ähnlich; der Costalwisch des Vorderflügels ist breiter. Die Valvenleiste (Fig. 67) hat keinen Fortsatz, worin dieses Tier mit dem westafrikanischen *dardanus* übereinstimmt. Die Leiste ist ein wenig spatelförmig; die Säge nimmt etwa zwei Drittel der Kante ein und beginnt allmählich, nicht plötzlich.

Ob man dieses Tier wegen seiner Zeichnung und den Malegassen wegen seiner Valvenleiste als besondere Species ansehen will, ist für unsere gegenwärtige Frage gleichgültig. Ob Art oder nicht Art, diese

beiden Formen bleiben gute Beispiele für die Bedeutung der geographischen Trennung in der Entwicklung der Sexualorgane. Meine Auffassung dieser Formen als geographische Varietäten wird durch die Copulationsorgane der Weibchen bestätigt.

Ich habe nämlich gefunden, daß im allgemeinen die Hartteile der weiblichen Paarungsorgane, welche allein an den getrockneten Exemplaren mit Sicherheit zu studieren sind, geographisch weniger variieren als die der Männchen. Ich habe vielfach keine geographischen Unterschiede in diesen Teilen bei den Weibchen von Arten auffinden können, wo solche bei den Männchen recht deutlich waren. Dagegen habe ich die Weibchen verschiedener Arten immer an diesen Organen erkennen können, wenn die Organe nicht zu sehr vereinfacht waren, was bei *dardanus* nicht zutrifft. Die Vaginalbewaffnung der *dardanus*-Weibchen besteht nun aus zwei Fortsätzen, welche mehr



Fig. 68.

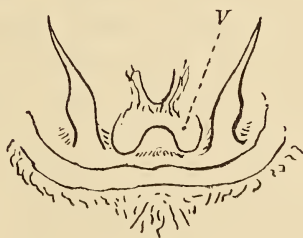


Fig. 69.

oder weniger gezähnt oder selbst (seltener) ungezähnt sind (Fig. 68 und 69). Diese Variabilität ist ganz unabhängig von der Färbung der Individuen, die bekanntlich außerordentlich variiert. Polymorphismus in den Flügeln ist auch in dem Weibchen nicht von einem Polymorphismus in den Copulationsorganen begleitet, ein Resultat, zu dem ich auch bei allen andern untersuchten polymorphen Weibchen gekommen bin (*Papilio memnon*, *ormenus*, *polytes*, *glaucus*, *phorcas* usw.)¹. Jene Variabilität ist auch nicht geographisch. Die Weibchen von West- und Ostafrika, Abessinien und Madagaskar haben dieselbe Vaginalbewaffnung, und diejenige des einzigen Komoren-Weibchens, das ich habe vergleichen können, unterscheidet sich von Figur 69 nur dadurch, daß die Fortsätze ein wenig schmaler sind.

¹ Die Bedeutung dieser Tatsache für den Systematiker liegt auf der Hand, da sie es ihm ermöglicht, die zu einer Art gehörenden Weibchen zu erkennen.

Was wir hier an der Formenreihe des *Papilio dardanus* dargelegt haben, trifft bei allen untersuchten Schmetterlingen zu. Die geographische Variabilität erfüllt daher die Bedingung, welche wir S. 165 gestellt haben: Geht die Bildung neuer Arten von den je an einem verschiedenen Orte existierenden Varietäten einer Art aus, so müssen sich unter diesen Varietäten solche finden, welche sich in den Paarungsorganen mehr oder weniger unterscheiden. Wir haben demnach für alle Lepidopteren mit artlich verschiedenen Copulationsorganen nachgewiesen, daß die geographische Variabilität der Anfang zur Auflösung einer Species in mehrere ist, im Gegensatz zu den nichtgeographischen Varietäten. Wie stellen sich zu dieser Tatsache nun diejenigen Arten, welche in den Paarungsorganen nicht nachweisbar von den Nächstverwandten abweichen? Die Antwort ergibt sich aus der Variabilität dieser Arten. Wir finden auch bei ihnen mehr oder weniger scharf begrenzte geographische Varietäten, welche, wie die Arten selbst, in den Copulationsorganen einander gleich sind. Wenn nun dort die geographische Variation allein der Anfang zur Bildung neuer Species ist, so spricht nichts dagegen, daß sie es auch hier ist. Der Schluß wird durch folgendes bestätigt. Wir finden auch in Gruppen, in welchen die Arten in jenen Organen voneinander abweichen, hier und da eine Art, die mit der nächstverwandten Species in diesen Organen übereinstimmt. Ganz so, nur häufiger, gibt es unter den geographischen Varietäten der Arten mit eignen Paarungsorganen solche, welche nichts Eigenartiges in den Organen zeigen. Letzterer Befund erklärt ersteren ohne weiteres.

Es ist aber auch ein ganz unabhängiger Beweis möglich, daß die geographische Variation die Grundlage zur Bildung neuer Arten auch bei jenen Tieren ist, bei welchen wir den Nachweis nicht an den Paarungsorganen führen können. Der Beweis des Gegensatzes zwischen geographischer und nichtgeographischer Variabilität beruht auf der Tatsache, daß, wie ich schon vor zehn Jahren gezeigt habe, die individuellen Flügelcharaktere unabhängig von den Charakteren der Copulationsorgane sind. Der Nachweis dieser Unabhängigkeit der Variabilität verschiedener Körperteile ist der wichtigste Punkt in der Untersuchung. Dieser Nachweis ließe sich z. B. bei Säugetieren am Schädel und der Haut führen. Bei Vögeln könnte man vielleicht noch bequemer die Untersuchung an Eiern anstellen, da die Struktur und die Färbung der Schale zwei vergleichbare Charaktere an demselben Objekte sind, wie die Flügelzeichnung und die Paarungsorgane der Schmetterlinge (und anderer Insekten). Der

Gang der Untersuchung würde folgender sein: Nachweis der Verschiedenheit der Eischale in Struktur und Zeichnung bei den in einer Gegend vorkommenden Arten einer gewissen Familie oder Gruppe. Nachweis individueller Variabilität in beiden Charakteren. Nachweis, daß die individuellen Abweichungen in der Struktur nicht mit Abweichungen in der Zeichnung oder Färbung verbunden sind. Nachweis geographischer Variabilität, bei welcher die Abweichung in der Struktur von einer Abweichung in der Farbe oder Zeichnung begleitet ist. Dieses Beispiel ist natürlich rein hypothetisch. Der Spezialist muß herausfinden, welche Artcharaktere sich zu einer solchen Untersuchung eignen. Als Beispiel von solchen Schmetterlingen, welche keine artlichen Charaktere in den Copulationsorganen zeigen, aber dennoch in der angegebenen Weise geprüft werden können, ziehe ich das Genus *Euxanthe* heran. Die beiden Arten *Euxanthe eurinome* und *wahlbergi* sind, außer in der Zeichnung, in der Nervatur des Vorderflügels verschieden. In *wahlbergi* ist der zweite Subcostalast frei, während er in *eurinome* wie der erste mit der Costalader distal verschmolzen ist. Eine dritte Art, *crossleyi*, zeigt, auf welchem Wege dieser artliche Unterschied zustande gekommen ist. Die *crossleyi*-Form östlich vom Victoria Nyanza ist dunkel und hat einen freien zweiten Subcostalast, die Uganda-Stücke sind etwas weniger ausgedehnt schwarz und haben die Ader mit der Costalader verschmolzen, und die westafrikanischen Exemplare sind noch weniger schwarz und haben die Ader gleichfalls verschmolzen. Also auch hier zeigt sich das geographische Element in der Evolution eines Speciescharakters.

Es bleibt uns noch übrig, dem schon oben angedeuteten Argument für die Auftrennung einer Art in mehrere in demselben Gebiet ohne lokale Sonderung der Individuen zu begegnen. Das Vorkommen einer Reihe nahe verwandter Arten in demselben Gebiete ist scheinbar ohne diese Annahme schwer zu erklären; doch nur scheinbar. Wenn eine Species sich in geographische Formen gesondert hat und im Laufe der Zeit diese Formen zu Arten geworden sind, so genügt zur Erklärung des späteren Zusammenvorkommens dieser ursprünglich getrennten Arten die Erfüllung von zwei Voraussetzungen, nämlich 1) aktives oder passives Verbreitungsvermögen und 2) Zeit; zwei Forderungen, gegen deren Erfüllung nichts einzuwenden ist. Die geographische Verteilung der Arten gibt uns in vielen Fällen deutliche Hinweise, wie der Vorgang im speziellen Falle gewesen sein mag. Der orientalische *Papilio eurypylus* findet sich von den Bismarck-

Inseln bis nach Nordindien. Sein nächster Verwandter, der *Papilio jason*, ist im Westen weiter verbreitet, da er bis Japan hinauf und bis Ceylon südwärts geht, findet sich aber ostwärts nur bis nach Celebes und den kleinen Sunda-Inseln. Offenbar war der *eurypylus* ursprünglich die papuasische und der *jason* die indo-malayische Form einer einzigen Art, welche Formen so verschieden wurden, daß sie nebeneinander existieren konnten, ohne zu verschmelzen, und daher bei ihrer Ausbreitung, der eine nach Osten, der andre nach Westen, nebeneinander bestehen blieben.

Vielleicht noch instruktiver ist das Verhalten der beiden weißen *Salamis*-Arten aus Afrika, welche einander sehr nahe kommen und von den Autoren in äthiopischer Lepidopterologie oft aufgemischt worden sind.

Die unten kreideweiße *Salamis anacardii* findet sich in einer



Fig. 70.



Fig. 71.



Fig. 72.



Fig. 73.

dunklen Form in Ost- und Südafrika und in einer hellen in Nordwestafrika (Sierra Leone und Goldküste). Der obere Teil der Valve in der Ostform, wie ich die erste Subspecies der Einfachheit halber bezeichnen will, trägt einen gegabelten Fortsatz, dessen Zinken kolbig sind (Fig. 70). In der Nordwestform ist die eine Zinke gewöhnlich ganz abwesend (Fig. 71), selten angedeutet.

Die größere grün-weiße Art, *Salamis parhassus*, besteht auch aus zwei ähnlich verbreiteten Formen, aber die Charaktere sind umgekehrt. Die Ostform ist die hellere und der obere Teil der Valve hat einen nicht gegabelten (Fig. 73), aber gezähnten Fortsatz; die Nordwestform ist die dunklere und der Fortsatz der Valve ist gegabelt (Fig. 72).

Da die schwarzen Zeichnungen der beiden Arten offenbar Reste von ursprünglich mehr ausgedehnten Zeichnungen sind und der einzinkige Valvenfortsatz wahrscheinlich von einem zweizinkigen abzuleiten ist, so dürfen wir annehmen, daß die Stammform der beiden Arten mehr schwarz war als die jetzigen Formen und einen gegabelten

Valvenfortsatz besaß (ob diese Annahme richtig ist, berührt unser Argument nicht; der Vorgang in der Verbreitung würde ja ebenso das Zusammenvorkommen der Arten erklären, wenn die Verbreitung in umgekehrter Reihenfolge stattgefunden hätte). Diese Stammart entwickelte sich zu einer Ost- und einer helleren Nordwestform. Der Unterschied wurde mit der Zeit artlich. Die helle Nordwestart mit distal gerichtetem Valvenfortsatz verbreitete sich süd- und ostwärts und wurde hier zu einer noch helleren Form mit reduziertem Valvenfortsatz, so daß diese Art (*parhassus*) nun wieder aus zwei geographischen Varietäten besteht.

Die dunklere Ostart mit dorsal gerichtetem Valvenfortsatz ihrerseits verbreitete sich nach Nordwesten und wurde hier gleichfalls wiederum zu einer helleren Form mit vereinfachtem Valvenfortsatz, so daß nun auch diese Art aus zwei geographischen Varietäten besteht.

Sollten sich die beiden geographischen Varietäten jeder dieser Species zu Arten entwickeln, so werden, wenn die Umstände die Wiederholung des Verbreitungsprozesses nicht verhindern, in künftigen Zeiten vier solche ähnliche *Salamis*-Arten zusammen vorkommen. Die Sache ist beinahe zu einfach, um einleuchtend zu sein.

Haben wir so mit Hilfe der nicht-correlativen Variabilität dargelegt, daß die geographischen Varietäten die beginnenden neuen Species, oder, im BATESschen Sinne, die Subspecies sind, so folgt ferner, daß das Vorhandensein eines solchen Gegensatzes zwischen geographischer und nichtgeographischer Variation uns zugleich ein gewisses Kriterium der Evolutionsursachen bietet. Da die Unterschiede in den Copulationsorganen und der Zeichnung, oder in der Zeichnung und dem Geäder (wie bei *Euxanthe*), oder in den männlichen Duftstrichen und den Paarungsorganen (wie bei *Argynnis*) bei den an einem Orte vorkommenden Varietäten einer Art nicht einander begleiten, sich dagegen in den geographischen Varietäten zusammen vorfinden, so muß dieses Zusammenauftreten in den Subspecies eine besondere Ursache haben; der Grund nichtgeographischen Verschiedenseins muß ein anderer sein als der Grund geographischen Verschiedenseins. Es ist nicht ein Unterschied im Grade der Einwirkung derselben Faktoren, wodurch die Subspecies von den individuellen Varietäten verschieden geworden sind; denn diese letztere Kategorie von Formen zeigt in den Flügeln oft viel stärkere Unterschiede als die erstere und doch haben die Ursachen dieser Unterscheidungsmerkmale die Copulationsorgane gar nicht beeinflußt. Das-

selbe gilt von den Zeitformen; doch müssen wir hierbei im Auge behalten, daß die beiden Zeitformen von *Papilio xuthus* ein wenig in den Paarungsorganen verschieden sind, so daß hier die gewöhnlichen Faktoren des Erscheinens von Zeitformen nicht zur Erklärung ausreichen. Temperatur- und Feuchtigkeitsunterschiede, welche, wenigstens bei Zeitformen, die Differenzen in den Flügeln hervorbringen oder, nach anderer Auffassung, diese latenten Charaktere »auslösen«, sind demnach nicht die lokalen Ursachen der Auftrennung einer Art in Subspecies.

Es ist ferner nicht Auswahl im gewöhnlichen Sinne der Selectionstheoretiker, nämlich Auswahl besonders gezeichneter oder gefärbter Exemplare (Anpassung an die Umgebung), welche die geographischen Formen und damit die Species hervorgebracht hat; denn eine solche Auswahl könnte wohl zur Entstehung einer besonderen, in Farbe und Zeichnung ausgezeichneten Subspecies führen, aber nicht zu einer Subspecies, welche zugleich abweichende Charaktere in den Copulationsorganen besitzt, oder in andern Organen, die unabhängig von der Zeichnung und Farbe variieren. Die Selectionstheorie im gewöhnlichen Sinne gibt ja auch keine Erklärung für eine allgemeine Tatsache, die für die jungen Arten von der allergrößten Bedeutung ist, nämlich die teilweise oder vollständige gegenseitige Unfruchtbarkeit der Individuen, welche verschiedenen Arten angehören. Von DARWIN abwärts hat man sich vergeblich bemüht, diese Tatsache mit der Erscheinung in Einklang zu bringen, daß die durch Auswahl hervorgebrachten Varietäten domesticierter Tiere, deren körperliche Differenzen oft weit über die gewöhnlichen Artunterschiede hinausgehen, vollständig fruchtbar miteinander sind. Die von uns vorgeführten Erscheinungen der Variabilität erklären das aber ohne weiteres. Die domesticierten Rassen, auf welche man sich noch bis auf diesen Tag als eine Art Beweis für die Entstehung neuer Species durch Auswahl beruft, sind gar nicht Artenanfänge, sondern können nur mit den individuellen Varietäten verglichen werden, von denen wir oben gezeigt haben (individueller Polymorphismus), daß sie trotz aller quantitativ großen Differenzen nichts mit der Aufteilung einer Art in mehrere Arten zu tun haben. Da nun aber, wie wir gesehen haben, ein so großer Prozentsatz der Subspecies (= lokalen Varietäten) in den Paarungsorganen verschieden sind und wir außerdem schließen dürfen, daß die Ursachen dieser Unterschiede die Sexualdrüsen selbst beeinflussen, so folgt, daß die geographische Variation zu teilweiser Sterilität zwischen den Subspecies und dann zu hoch-

gradiger Sterilität zwischen den aus den Subspecies entstehenden Arten führen muß. Da nun ferner die Einwirkung der geographischen Faktoren auf die Paarungsorgane dem Grade nach sehr verschieden ist, so dürfen wir annehmen, daß auch die Einwirkung auf die Geschlechtszellen dem Grade nach nicht gleich ist, wodurch die Verschiedenheit im Grade der Sterilität zwischen den Arten erklärt wird. Wir haben Subspecies, die in jenen Organen gleich sind und solche, die darin sehr voneinander abweichen; und ebenso gibt es nahe verwandte Arten, die augenscheinlich ganz fruchtbar miteinander sind (z. B. unter Boviden und Gänsen), und solche, welche (fast?) ganz steril miteinander sind.

Sind wir aber durch diese Tatsachen der Variabilität gezwungen, die Auswahl nach dem Habitus als Faktor in der Aufteilung einer Art in mehrere als irrthümliche Annahme zurückzuweisen, so folgt daraus nicht, daß in der Natur gar keinerlei Auslese nach dem Habitus stattfindet. Die Entstehung der Subspecies und damit der Arten ist zwar unabhängig von einer Auswahl nach dem Kleide oder der allgemeinen Gestalt; aber das Gewand oder die Form, in welcher die Subspecies und später die aus ihnen hervorgegangenen Arten erscheinen, mag sehr wohl durch »natürliche Auslese« so auf einer gewissen Entwicklungsstufe festgehalten werden, daß die in dem neuen Gebiete neu entstandenen Arten nicht vernichtet werden¹.

Ebensowenig wie durch Auslese nach der Farbe sind, aus demselben Grunde, die Subspecies durch Auswahl von individuellen Eigenschaften der Paarungsorgane entstanden. Solche Auswahl nach einem Organe ist ausgeschlossen. Es geht ferner aus den Eigenschaften der Subspecies hervor, daß diese geographischen Formen nicht durch Isolierung von individuellen Varietäten hervorgebracht sind und daß umgekehrt die individuelle oder zeitliche Variabilität nicht Folge der Vermischung ursprünglich geographisch getrennter Varietäten der betreffenden Arten ist. Weiter zeigen die Charaktere der Subspecies, daß Isolation als solche nicht die Unterschiede dieser geographischen Formen hervorbringen kann. Denn wenn etwa die Abwesenheit des Fortsatzes der Valvenleiste in dem westafrikanischen und in dem komoranischen *Papilio dardanus* durch Isolation, d. h. durch Inzucht, verursacht wäre, so müßte der Fortsatz auch in den

¹ Viele Subspecies unterscheiden sich konstant in Einzelheiten der Zeichnung, welche ohne jede Bedeutung für das allgemeine Aussehen der Individuen sind, ja oft erst durch genauen Vergleich festgestellt werden, und mithin gar keinen Selectionswert haben.

ebenso stark isolierten Abessinier und Malegassen fehlen. Daß der Fortsatz hier behalten und dort verloren ist, muß andre Gründe haben.

Die voneinander unabhängige Variabilität in der Säge der Valvenleiste und in dem Leistenfortsatze des *Papilio dardanus* läßt auch einen Schluß zu auf die Unrichtigkeit einer andern Hypothese. Nach einigen Autoren genügt zur Erklärung des Entstehens neuer Arten aus einer ursprünglichen Art das »organische Wachsen« in bestimmten geraden Richtungen, verbunden mit dem Stehenbleiben eines Teils der Individuen auf einer Entwicklungsstufe in einem oder mehreren Organen und dem Stehenbleiben des andern Teils der Individuen auf einer andern Entwicklungsstufe dieser Organe (siehe auch oben S. 171). Der *Papilio dardanus* mit seinen verschiedenen Subspecies ist eine scheinbare Bestätigung dieses Gedankens. Wir finden in Westafrika immer eine lange Säge (Fig. 54), auf der Ostseite des Kontinents eine kürzere (Fig. 29) und in Madagaskar eine ganz kurze (Fig. 56). Ebenso haben wir solche Entwicklungsstufen in dem Leistenfortsatze kennen gelernt. In Westafrika und den Komoren ist kein Fortsatz vorhanden, abgesehen von seltenen Ausnahmen; im Gebiete des Victoria Nyanzas ist der Fortsatz vorhanden oder abwesend, ganz kurz oder lang; und in Ostafrika, Abessinien und auf Madagaskar ist er immer lang. Das klingt in der Tat ganz, als ob wir es mit geraden Entwicklungsrichtungen zu tun hätten. Sehen wir aber die Entwicklungsstufen und die von ihnen angedeuteten Richtungen genauer an, so bekommen wir doch ein andres Bild von der Entwicklung. Es deutet die Kleinheit der Säge in dem Malegassen und die Abwesenheit des Leistenfortsatzes auf den Komoren und in Westafrika auf Reduktion dieser Teile hin. Wir wollen daher eine lange Säge mit langem Fortsatze als das Ursprüngliche annehmen, aus dem sich sowohl die kurzsägige Leiste als auch die fortsatzlose entwickelt haben; es ist aber für unsre Schlußfolgerung ganz gleichgültig, von welcher Entwicklungsstufe als der ursprünglichen wir ausgehen. In den ost- und südafrikanischen Subspecies (*tibullus* und *cenea*) ist die Säge reduziert und der lange Fortsatz hat immer eine distale Stellung (Fig. 29). Der Fortsatz behält eine distale Stellung bei, jemehr er auch reduziert wird (Fig. 42). Die Entwicklungsrichtung des Fortsatzes in diesen Ostafrikanern wird also von Fig. 28 und 42 angegeben. Bedeutet nun aber das Fehlen des Fortsatzes in dem Westafrikaner, daß die fortsatzlose Valvenleiste dieser Subspecies auf einer auf Fig. 42 folgenden Entwicklungsstufe

steht? Durchaus nicht. Die Entwicklungsstufen des Fortsatzes des Westafrikaners sind durch Fig. 55 und 56 dargestellt. Die fortsatzlose Leiste (Fig. 54) des Westafrikaners ist die auf Fig. 55, nicht auf Fig. 42¹ folgende Stufe. Die Stellung des Fortsatzes ist eine andre. Ob sich nun der West- aus dem Ostafrikaner entwickelt hat, oder umgekehrt, oder beide aus einer dritten Form, in jedem Falle ist diese Entwicklung mit einem Verschieben des Leistenfortsatzes verbunden gewesen, also mit einer morphologischen Änderung, welche nichts mit dem Verkürzen oder Verlängern des Fortsatzes (also der Entwicklungsrichtung desselben) zu tun hat. Mit dem Verbreiten des ursprünglichen *Papilio dardanus* von Ost nach West oder umgekehrt kam ein Evolutionsfaktor ins Spiel, der in das organische Wachsen eingriff und den Leistenfortsatz aus seiner ursprünglichen Stelle warf. Die Annahme von Reizen, welche das organische Wachsen beschleunigen oder verzögern, genügt eben nicht zur Erklärung der subspezifischen und damit der spezifischen Verschiedenheiten. Auf die Frage, welcher Faktor oder welche Summe von Faktoren die Unterschiede hervorgebracht hat, geben uns die morphologischen Tatsachen, auf welchen unsre Schlüsse beruhen, nur die obigen negierenden Antworten: Es ist nicht Auswahl der Exemplare nach der Flügelzeichnung, und nicht Auswahl der Exemplare mit verschobenem und verkürztem und endlich verlorenem Leistenfortsatze, als der um dieses Charakters willen besser an westafrikanische Verhältnisse angepaßten Individuen; es ist nicht die direkte Einwirkung durch Feuchtigkeit und Temperatur auf Flügel und Paarungsorgane in der Puppe, oder die Auslösung latenter Charaktere durch jene Faktoren.

Diese Schlußfolgerungen widersprechen landläufigen Ansichten. Die Erklärung für den Widerspruch ist nicht weit zu suchen. Die Zusammenstellung von Tierformen nach den Unterschieden in einem Organ führt bekanntlich zu einem künstlichen System. Es wird bei einem solchen künstlichen System fälschlich vorausgesetzt, daß die Gruppierung nach einem Organe von der Entwicklung aller andern Organe bestätigt wird. Ebenso beruht es auf Irrtum, einen im bestimmten Falle als richtig erkannten Entwicklungsfaktor, wie etwa

¹ Die Komorenform stellt die auf Fig. 42 folgende Stufe in der Entwicklung des Fortsatzes dar. Es gehört keine prophetische Gabe dazu, vorauszusagen, daß bei der Untersuchung einer genügend großen Reihe von Komorenstücken jedenfalls Individuen gefunden werden, in denen ein Fortsatz wenigstens angedeutet ist, und daß dieser Fortsatz eine distale Stellung hat.

die »Auslese« bei der Differenzierung domestizierter Rassen oder den »Gebrauch« in der stärkeren Entwicklung der Muskulatur im Individuum, als Ursache der Entstehung der spezifischen Unterschiede hinzustellen. Das ist ein Irrtum, weil dabei fälschlich vorausgesetzt wird, daß die durch einen Faktor in einem Organe hervorgebrachte Modifikation von der Gesamtheit jener Modifikationen in allen Organen begleitet worden ist, welche eine Species von der andern trennen. Die wissenschaftliche Systematik berücksichtigt möglichst alle Eigenschaften der zu klassifizierenden Formen, um den wirklichen Zusammenhang herauszufinden. Wenn ein Organ dem andern widerspricht, so liegt entweder ein Fehler in der Beobachtung oder in der Deutung vor. Die Forschung an dem einen Organe kontrolliert die Forschung an dem andern, und Irrtümer können daher erkannt und ausgemerzt werden. Dieselbe Methode muß bei der Erforschung der Evolutionsursachen angewandt werden, wenn man nicht mit einer dem künstlichen System vergleichbaren künstlichen Erklärung der Entstehung der die Arten trennenden Lücken zufrieden sein will.
