

Ueber Mimikry und verwandte Erscheinungen bei Schmetterlingen.

Von J. Röber (Dresden).

(Schluß.)

Wird Trimens Frage, ob *Papilio antimachus* ein „Nachahmer“ von großen ausgestorbenen Acraen sei, als berechtigt anerkannt, so muß auch zugegeben werden, daß in anderen Fällen ein ähnlicher Ursprung vorliegt. Aber wahrscheinlich haben in Vorzeiten Schmetterlinge ganz anderer Typen gelebt, von denen jetzt nur noch Reste vorhanden sind. Die bedeutende Größe des *Papilio antimachus* läßt aber nicht darauf schließen, daß ehemals Schmetterlinge von Riesengröße allgemein gelebt haben, denn *Papilio antimachus* hat in den großen Gattungsgenossen aus Neu-Guinea Seitenstücke; es ist aber nicht anzunehmen, daß die großen Neu-Guinea-Schmetterlinge (z. B. *P. alexandrae*) Überreste einer ausgestorbenen Fauna seien, weil sie nächste Verwandte kleinerer Arten sind, die durchaus als moderne Formen aufzufassen sind (die ganze *Priamus*-Gruppe, neun, z. T. weit verbreitete Arten in vielen Formen).

Mimikry könnte nur sehr zweifelhafte Teilerfolge haben, weil sie nur befähigt wäre, die Imagines zu schützen, aber den viel schlimmeren Schaden, den Parasiten den ersten Ständen zufügen, nicht zu verhüten vermag; und doch sind die Parasiten oder andere Feinde notwendig zur Verhütung der Überproduktion von Individuen; letztere würde Epidemien herbeiführen oder doch begünstigen, die den Bestand der Arten viel schlimmer schädigen oder ganz in Frage stellen müßten.

Die Behauptung, daß jeder junge Vogel erst aus eigener Erfahrung kennen lernen müsse, welche Schmetterlingsarten ungenießbar sind, ist durchaus nicht plausibel; es ist vielmehr anzunehmen, daß die jungen Vögel instinktiv im allgemeinen die geschmackswidrigen Schmetterlinge erkennen, da die betreffenden Vogelarten ja schon seit ungemessenen Zeiträumen von der Verfolgung solcher Insekten Abstand genommen haben; Ausnahmen (Versehen) einzelner Individuen mögen vorkommen, sind aber wohl belanglos. So gut wie unter den freilebenden Tieren kein Pflanzenfresser sich über Fleisch- und kein Fleischfresser über Pflanzenkost hermacht, so wenig wird ein auf Insektennahrung angewiesener Vogel im Zweifel sein, daß gewisse Insekten für ihn ungenießbar

sind¹⁾. Die von den Anhängern der Mimikry-Hypothese angeführten Fälle von Flügelverletzungen an Schmetterlingen (z. B. Fig. 31 in „Jacobi²⁾“) als Nachweis für die Verfolgung von Schmetterlingen durch Vögel sind durchaus nicht beweiskräftig, weil nicht nachgewiesen ist, daß sie den behaupteten Ursprung haben. Wohl jeder Sammler europäischer Schmetterlinge wird solche mit derartigen Flügelverletzungen beobachtet haben, die aber offenbar ganz andere Ursachen hatten (Anstreifen und Hängenbleiben an Ästchen, Stacheln usw.). Übrigens dürften in Europa nach der Mimikry-Hypothese solche Verletzungen an Tagschmetterlingen überhaupt nicht vorkommen, weil immune Tagschmetterlinge in diesem Faunengebiet fast ausgeschlossen sind (etwa bis auf die an *Aristolochia* lebenden *Thais*-Arten, die als geschützte Schmetterlinge gelten könnten). Es wäre fehlgegangen, für jede Verletzung an Schmetterlingsflügeln die Ungeschicklichkeit von Vögeln anzunehmen, denn diese hätten eben in jedem solchen Falle das Ziel verfehlt. Ebenso wenig dürften (wenigstens in Europa) Eidechsen als die Urheber solcher Flügelverletzungen in Frage kommen, weil sich die Tagschmetterlinge während der Ruhe nicht in so unmittelbarer Nähe des Erdbodens aufhalten, daß sie von Eidechsen angegriffen werden könnten, und während der Nahrungs- oder Wasseraufnahme am Erdboden (nach den Angaben Paul Hahnels) sehr vorsichtig sind. Von den von Arnold Jacobi im Bilde dargestellten 27 Fällen von Flügelverletzungen kommen nur 2 (*Danaida plexippus sumatrana*) auf immune Schmetterlinge, während doch gerade die „versehentlichen“ Angriffe auf immune Falter die Mehrzahl bilden müßten.

Eine auffallende Erscheinung ist die Lebenszähigkeit der geschützten Arten, die selbst durch ernstliche Verletzungen, die für jeden anderen Schmetterling den Tod zur Folge haben, kaum in der Bewegungsfähigkeit beeinträchtigt werden. Solche Tiere genießen also den ungeschützten Schmetterlingen gegenüber doppelten Schutz. Um so mehr ist es auffallend, daß letzterer „im Kampfe ums Dasein“ noch nicht völlig unterlegen sind, sondern vielmehr in der Lebensfähigkeit den anderen kaum nachstehen.

¹⁾ Die Pflanzenfresser (z. B. Haustiere) unterscheiden auf der Weide ganz genau zwischen giftigen und ungiftigen, ja sogar zwischen wohl- und schlechtschmeckenden Pflanzen; hat man aber jemals beobachtet, daß z. B. eine Kuh ihrem Kalbe Unterricht hierin erteilt habe? Zweifellos werden diese Tiere hierbei vom Instinkt unter Hilfe des Geruchsinnnes geleitet.

²⁾ l. c. p. 196.

Von mehreren Autoren wird behauptet, daß die *Amatidae* (*Syntomiidae*) für Vögel und andere Tiere genießbar und zum Teile Nachahmer seien; beispielsweise werden die Angehörigen der *Amata*-(*Syntomis*-)*phegea*-Gruppe als Nachahmer der *Anthrocera*-(*Zygaena*-)*ephialtes*-Gruppe bezeichnet. Ich beobachtete im Sommer 1913 im Müglitz-Tale (Sachsen) *Amata phegea* zu Tausenden, habe aber daselbst nicht eine einzige *Anthrocera* erblickt. Nach der Mimikry-Hypothese sollen aber die Modelle viel häufiger als ihre Nachahmer sein. Die den *Amata phegea* ähnlichen Formen der *Anthrocera ephialtes* sind wohl nirgends so häufig wie *A. phegea* und können daher — wenn diese Voraussetzung der Mimikry-Hypothese richtig ist — unmöglich das Vorbild der *A. phegea* sein. Auch der weitere Umstand, daß die Variationsrichtungen beider Tiere ganz verschieden sind, spricht nicht für ein mimetisches Verhältnis zwischen ihnen. Ich habe nicht gesehen, daß den *phegea*-Schmetterlingen von Vögeln nachgestellt worden wäre, obwohl der erwähnte Flugplatz von vielen Singvögeln belebt war, die sich an einem hohen bewaldeten Bergabhange aufhielten. Demnach möchte ich *A. phegea* als geschützt betrachten; auch Paul Hahnel sagt (Iris III p. 161), daß Amatiden (Glaucopiden) von Neuropteren nicht gefressen werden. Da viele größere Amatiden ein sehr auffälliges Kleid tragen, das die Aufmerksamkeit der insektenfressenden Vögel erregen muß und sich viel und längere Zeit auf Blumen aufhalten und sich damit den Blicken ihrer etwaigen Feinde ohne jede Scheu preisgeben, worin sie den geschützten *Anthrocera* völlig gleichen, so ist anzunehmen, daß auch sie sämtlich immun sind¹⁾.

Mit derselben Logik, die zu der Behauptung geführt hat, daß die Amatiden Nachahmer stechender räuberischer Insekten seien, darf die Ansicht ausgesprochen werden, daß letztere Nachahmer der harmlosen immunen Amatiden seien, um im Gewande dieser ihr „Handwerk“ erfolgreicher und ungestörter betreiben zu können. Da dies aber unwahrscheinlich ist, so hat auch die andere Meinung ebensowenig Anspruch auf Geltung.

¹⁾ Auch Staubläusen und Motten gegenüber sind die Amatiden immun. Ich hatte eine Anzahl Hesperiden sowie *Amata* und *Euchromia* aus Indien nur leicht mit Papier bedeckt in einem Kästchen aufbewahrt, dies aber vergessen; als ich nach längerer Zeit die Schmetterlinge wieder fand, waren die Hesperiden gänzlich zerstört, die Amatiden aber noch völlig unversehrt. Nach meinen Erfahrungen werden die *Anthrocera* und *Procris* von den Staubläusen nicht verschont; die Amatiden scheinen demnach einen noch besseren Schutz als erstere zu haben.

Der Abdominalanhang, den die ♂♂ einiger *Trichura*-Arten (*Anatidae*) besitzen, wird i. S. der Mimikry-Hypothese als Nachäffung des Stachels großer Wespen betrachtet. Hierbei ist aber auffällig, daß nicht auch die ♀♀, die ja nach der Mimikry-Hypothese des Schutzes mehr als die ♂♂ bedürfen, diesen Anhang besitzen. Sollte die Deutung dieses Anhangs nicht irrig sein und dieser Anhang vielmehr ein männliches Duftorgan vorstellen? Diese Vermutung wird zur Gewißheit, wenn — wie es nach den Abbildungen in Seitz VI, Tafel 19 d den Anschein hat — *Didasys belae* und *Burtia cruenta* sogar zwei solcher Abdominalanhänge haben, denn zwei Stacheln werden diese Arten doch wohl nicht vortäuschen wollen! Auch *Trichura fulvicaudata* (Seitz VI, Tafel 29 b) hat einen langen Abdominalanhang, der aber seiner Gestalt wegen nicht als falscher Stachel gedeutet werden darf, vielmehr nur als eine paradoxe Verlängerung des Hinterleibes erscheint. Es dürfte interessant sein, festzustellen, in welcher Weise die ♂♂ diesen Anhang während der Kopula hatten; er entspringt bei *Trichura cerberus*, *completa* und *esmeralda* oberhalb (dorsal) der Geschlechtsöffnung. Welchen Zweck die „Höschen“ der *Macrocneme*-Arten haben, die beiden Geschlechtern zukommen, ist mir unbekannt (doch ist der Zweck so mancher Bildungen an Schmetterlingen noch nicht erforscht; welche besondere Aufgabe haben z. B. die übermäßig langen Fühler der *Adela*-Arten und die riesigen, oft ganz absonderlich gestalteten Palpen vieler *Hypeninae*?). Solche „Höschen“-Bildung kommt auch noch in anderen Amatiden-Gattungen, z. B. *Horama*, vor. — Die Amatiden haben Nachäffung gar nicht nötig, weil sie ausnahmslos immun sind. Gelbe Hinterleibsseiten bei Amatiden, die einen Wespenleib vortäuschen sollen, kommen auch bei Arten vor, die in der Zeichnung und Färbung der Flügel mit Wespen nichts gemein haben (Seitz VI, Tafel 21 k). — Es ist mir unmöglich, eine größere Ähnlichkeit zwischen den *Pepsis*- und anderen großen Wespen einerseits und den *Trichura*- und *Macrocneme*-Arten anderseits zu finden. Nach der Abbildung Dofleins (l. c. p. 399) hat *Pepsis Réaumurii* eine Flügelspannweite von 93 mm und nach Jacobis Abbildung (l. c. p. 91) *Pepsis ruficornis* eine solche von 67 mm, während die *Trichura*- und *Macrocneme*-Arten nur ungefähr die Größe unserer *Amata phegea* haben. Nach Doflein haben die *Pepsis*-Arten stahlblaue oder purpurn schimmernde Körper und grellrote Flügel. Die *Trichura* haben glashelle und die *Macrocneme* stahlblaue oder stahlgrüne Färbung des inneren Flügelteils bei schwarzer Grundfärbung. Hiernach kann beim besten Willen keine

Ähnlichkeit zwischen den Wespen und den genannten Amatiden gefunden werden. Aber die große Ähnlichkeit zwischen diesen Tieren soll nach der Meinung der Verfechter der Mimikry-Hypothese darin liegen, daß gewisse *Trichura* einen langen Hinterleibsanhang und die *Macrocneme* verdickte Hinterbeine besitzen, die den großen Stachel der Wespen vortäuschen sollen. Der Vergleich der geschwänzten *Trichura*-Arten mit Holzwespen ist kaum glücklich gewählt, denn der offen getragene Stachel dieser Wespen ist sehr lang und zwirnsfadendünn, während der „falsche Stachel“ der *Trichura* viel dicker und kürzer, bei manchen Arten (z. B. *completa*) fast so dick wie der Leib, bei anderen wieder (z. B. *esmeralda*) sehr kurz ist und daher nicht den Eindruck eines Stachels erwecken kann. Aber den meisten *Trichura*-Arten und allen *Trichura*-♀ fehlt dieser „Stachel“, obwohl gerade letztere besonders schutzbedürftig sein sollen! Die *Macrocneme* sind häufige Schmetterlinge; wieviel zahlreicher müßten dann ihre „Modelle“ auftreten, wenn sie den Anforderungen der Mimikry-Hypothese entsprechen sollen! Daß die Vögel bei der Jagd nach ihrer Nahrung sich als äußerst scharfsichtig zeigen, wird schon dadurch bewiesen, daß (nach Doflein, l. c. p. 399) die Schwalben, die bekanntlich ihre Beute während des Fliegens aufnehmen, nur Drohnen, aber nicht die stechenden Arbeiterinnen und Königinnen der Bienen fangen und verzehren. Nach demselben Autor fassen die Rotschwänzchen die stechenden Immen quer mit dem Schnabel und beißen ihnen den den Stachel bergenden Teil des Leibes ab. Ebenso werden wohl sämtliche insektenfressenden Vögel — insoweit sie den Stachel überhaupt als Hindernis betrachten — verfahren und daher vor den hymenopterenähnlichen Schmetterlingen auch nicht halt machen. Eine solche Verkleidung von Schmetterlingen wäre demnach völlig erfolglos.

A. Weismann behauptet die Allmacht der Naturzüchtung, die aber von anderen heftig bestritten wird. Wer indes an die Richtigkeit der Mimikry-Hypothese glaubt, darf die Richtigkeit der Weismannschen Behauptung nicht bestreiten.

Die „Mimikry“ ist ein Wegweiser zur Erkenntnis der Phylogenese der Schmetterlinge, aber keine Erscheinung in dem ihr bisher beigelegten Sinne, obwohl — wenigstens bis zu einem gewissen Grade — die „mimetischen“ Arten denselben Schutz genießen mögen wie ihre „Modelle“. Anstatt in jedem Falle „Mimikry“ zu vermuten, wäre es erfolgversprechender, den verwandtschaftlichen Verhältnissen der einander ähnlichen, aber nach den jetzigen Begriffen nicht näher verwandten Arten nachzuforschen.

Die von Th. Eimer behauptete „Präponderanz der Weibchen“ ist angezweifelt worden und zwar deshalb, weil Präponderanz der ♂♂ die gleiche Eigenschaft der ♀♀ ausschließe. Dieser Zweifel erscheint mir unbegründet; die Präponderanz der ♂♂ umfaßt das ganze Geschlecht, während (nach Eimer) die Präponderanz der ♀♀ lediglich einzelne Individuen betreffen würde. Inwieweit die neuerlich aufgestellte Theorie, daß das Kleid der ♂♂ das normale Kleid der Art darstelle, das bescheidenere Kleid der ♀♀ aber einen besonderen, im Interesse der Brutpflege und der Arterhaltung geschaffenen Zustand bilde, sich mit der Präponderanz des einen oder des anderen Geschlechts verträgt, lasse ich dahingestellt.

Erich Haase (l. c. II. Teil p. 130/131) wiederholt die Behauptung A. R. Wallaces, „daß die Nachahmung nur eine äußerliche und von außen sichtbare ist und sich nie auf innere Charaktere erstreckt“. E. Schatz (Staudinger u. Schatz, Exot. Schmett., II. Teil, p. 53) aber weist nach, daß in der Flügelrippenbildung von *Danaida* und *Eronia* große Ähnlichkeit besteht (E. Schatz kann nicht in den Verdacht kommen, ein Gegner der Mimikry-Hypothese gewesen zu sein). Die bezüglichen Untersuchungen von E. Schatz erstreckten sich nur auf die afrikanische *Eronia argia*; ich habe sowohl mehrere afrikanische als auch zwei indoaustralische Arten (Gattung *Pareronia*) untersucht und dasselbe Ergebnis wie E. Schatz gehabt. Es handelt sich in diesem Falle darum, daß die Submediana der Vorderflügel an der Basis dieselbe Spaltung zeigt wie bei den *Danaididae*. Eine solche Bildung steht indes unter den Pieriden nicht vereinzelt da, aber die Übereinstimmung dieser wie überhaupt des ganzen Flügelgeädere ist zwischen *Danaida* (*similis*-Gruppe, mit der die *Pareronien* auch äußere Ähnlichkeit haben) und *Eronia* mit *Pareronia* besonders groß. Da der Rippenkonstellation im basalen Teile der Flügel ein viel größerer phylogenetischer Wert beizumessen ist als der Rippenbildung im äußeren Teile der Flügel, die oft durch die Flügelgestalt oder durch Duftorgane beeinflusst ist, so ergibt sich aus dieser Übereinstimmung, daß zwischen den *Danaididae* und den *Pieridae* ein enger phylogenetischer Zusammenhang bestehen muß, was sich auch in der äußeren Erscheinung der Schmetterlinge ausdrückt, die zum Teile, und zwar in vielen Formen in beiden Geschlechtern, *Danaida*-artig sind. Es ist sonach eine nahe Verwandtschaft zwischen *Danaida* und *Pareronia* anzunehmen, womit die zwischen diesen bestehende „Mimikry“ erklärt wäre. Auch die vielen anderen Fälle von großer Ähnlichkeit zwischen Pieriden einerseits und Heliconiern, Acraen usw.

andererseits sind nicht als Nachahmung, sondern als Zeugnisse natürlicher Verwandtschaft aufzufassen.

Nach Jacobi (l. c. p. 198) hat Manders auf Ceylon festgestellt, daß von Vögeln, die Schmetterlinge jagten, hauptsächlich *Danaida* und *Euploea* gefangen werden; dasselbe berichtet C. Ribbe (Ins.-Börse 1901 Nr. 38). Daher nützt den Schmetterlingen weder die „Immunität“ noch die „Mimikry“ etwas!

Angenommen, daß das Kleid der sogen. mimetischen Arten durch Nachahmung zustande gekommen sei, dann entsteht die Frage, auf welche Einflüsse ist das Kleid der übrigen, durch Immunität geschützten oder diese entbehrenden Arten zurückzuführen? Es darf nicht angenommen werden, daß die Natur mit zweierlei Maß gemessen habe, indem sie den einen Teil der Schmetterlinge nach gewissen Grundsätzen schuf, den andern Teil aber dem Zufall überließ.

Als man erkannt zu haben meinte, daß gewisse (die sogenannten immunen) Arten infolge irgendwelcher Eigenschaften Schutz vor der Verfolgung genießen, so lag nichts näher als die Annahme, daß die ähnlichen, aber der schützenden Eigenschaften entbehrenden Arten bemüht gewesen seien (oder daß es ihnen ermöglicht worden sei), das vorteilhafte Kleid zu erwerben, also nachzuahmen. Aber diese Annahme ist eben nichts anderes als das Produkt nur des ersten flüchtigen Nachdenkens; weitere logische Verfolgung dieses Gedankens unter Berücksichtigung der Tatsachen muß sie als haltlos erscheinen lassen. Es ist zu wünschen, daß durch eingehende phylogenetische Forschungen bald mehr Licht in diese geheimnisvollen Erscheinungen gebracht werden möge!
