

- | | | |
|--|--------------------|----------|
| 3. Die Reibflächen wollen sich trennen, abd. Reibleisten fehlen | <i>cribrum</i> | Typus 2. |
| 4. Desgl. Weiterentwicklung der Grundskulptur, abd. Reibleisten fehlen | <i>cyanopterus</i> | „ 3. |
| 5. Reibflächen isoliert, aber noch nicht gezahnt, abd. Reibleisten fehlen | <i>bosnicum</i> | „ 2. |
| 6. An der Basis normale Bezahnung, abd. Reibleisten schwach entwickelt | <i>Kirschi</i> | „ 2. |
| 7. Desgl. etwas weiter vorgeschritten. Entwicklung, abd. Reibleisten normal bezahnt | <i>Lethierryi</i> | „ 5. |
| | <i>muscorum</i> | „ 5. |
| | <i>oblongum</i> | „ 5. |
| 8. Bezahnung nähert sich dem Normalen, abd. Reibleisten mittelstark oder schwächer bezahnt | <i>Pandelleyi</i> | „ 5. |
| | <i>robustum</i> | „ 5. |
| 9. Volle, normale Entwicklung sowohl auf dem Propygidium wie auf den abdominalen Leisten | <i>deflexum</i> | „ 4. |

(Fortsetzung folgt.)

Ueber Mimikry und verwandte Erscheinungen bei Schmetterlingen.

Von J. Röber (Dresden).

„Wenn ihr im Suchen euch trennt,
wird erst die Wahrheit erkannt.“

Auch ich bin der Meinung E. Studys, daß „die reductio ad absurdum und die Anwendung erkenntnistheoretischer Grundsätze“ geeignete Mittel sind, dem Verständnisse dessen, was als „Mimikry und verwandte Erscheinungen“ gilt, näher zu kommen. Dieser Bemühung gelten die nachstehenden, zusammenhanglosen kurzen Ausführungen. Daß sie für die Mimikry-Hypothese lediglich negativ ausgefallen sind, liegt nicht in der Absicht, die Ausführungen derjenigen Autoren, die für die Hypothese eingetreten sind, zu bekämpfen, sondern in dem Bestreben, auch die „Kehrseite der Medaille“ zur Geltung kommen zu lassen und somit durch mehr-

¹⁾ Die Mimikry als Prüfstein phylogen. Theorien (in: Die Naturwissenschaften, 7. Jahrg., 1919, S. 372).

²⁾ Arnold Jacobi, Mimikry und verwandte Erscheinungen. Braunschweig 1913.

seitige Betrachtung ein möglichst klares Bild zu gewinnen. Auf erschöpfende Behandlung des Themas machen meine Ausführungen keinen Anspruch, wie ich es auch vermieden habe, das Gebiet der Schmetterlingskunde zu verlassen.

Die zahlreichen, hauptsächlich westafrikanischen Lycaeniden-Arten, Unterfamilie Lipteninae (vgl. Seitz XIII, Tafel 61—63), die nicht nur geschützten (*Aeraea*-), sondern auch ungeschützten, z. B. Pieriden-(*Terias*-)Arten¹⁾ ähnlich sind, scheinen im Vereine mit vielen anderen eigenartigen Erscheinungen der afrikanischen Fauna (z. B. *Papilio antimachus*²⁾ und *zalmoxis*, die in der an und für sich ganz eigenartigen Papilioniden-Fauna Afrikas sehr auffällige Wesen darstellen, zu zeigen, daß unsere jetzige Schmetterlingswelt sehr viele Relikte aus Vorzeiten besitzt, und daß es nicht angebracht erscheint, diese auffälligen Formen in phylogenetischer Beziehung der großen Menge der „modernen“ Arten gleichzustellen; für solche Arten ist vielmehr ein anderer Ursprung zu suchen.

Es ist bedauerlich, daß die Mehrzahl der Sammler in die Tropen reist zum Zwecke des Insekten- und speziell des Schmetterlingsfangs ohne genügende Kenntnis der Arten; Sammler wie Bates, Dr. Hahnel, Dr. A. Seitz und Wallace stehen zu vereinzelt da. Wohl haben viele Sammler nachträglich Arten- und Sachkenntnis erworben, doch ist dies zur richtigen Beurteilung der Sache völlig ungenügend, weil die nachträgliche Erklärung der Dinge am Arbeitstische sehr häufig zu unrichtigen Angaben und Fehlschlüssen führen muß (durch unabsichtliche Verwechslungen usw.); so will Doflein auf Ceylon von Vögeln verletzte *Colias* beobachtet haben, obwohl diese Gattung auf Ceylon gar nicht vertreten ist.

¹⁾ Doflein behauptet (Hesse und Doflein, Tierbau und Tierleben, II. Band, Leipzig und Berlin 1914, Tafel IX), daß *Terias brigitta* das „geschützte Modell“ von *Citrinophila similis* ♀ sei; indessen ist noch nicht bewiesen, daß die *Terias* immun seien und dann schließt der Größenunterschied zwischen den beiden genannten Schmetterlingen jede mimetische Wirkung aus.

²⁾ Nach einer Mitteilung A. Jacobis (l. o. p. 165 Fußnote) soll die Angabe, *Papil. antimachus* habe einen reißend schnellen Flug, der Erscheinung des Schmetterlings nach unrichtig sein. A. Seitz hat aber wiederholt behauptet, daß Schmetterlinge mit spitzen Vorderflügeln besonders gute Flieger seien und die Richtigkeit dieser Angabe ist einleuchtend. Hiernach aber muß *Papil. antimachus* eben seiner Flügelform nach ein außerordentlich guter Flieger sein. Wenn Trimen dies bestreitet, so ist anzunehmen, daß er das Tier in einer Situation angetroffen hat, die einen richtigen Schluß auf sein Flugvermögen nicht zuließ.

Für durchaus unzulässig halte ich es, geschützte Arten (z. B. Danaidinen, Ithomiinen, Heliconiinen und die anderen Maracuja-Falter, Anthroceriden (Zygaeniden), Amatiden (Syntomiiden), Arctiinen, gewisse *Pharmacophagus*-Arten [wie *Hahneli*]) als „Nachahmer“ zu bezeichnen; da sie, wie schon gesagt, geschützt sind, so läßt sich ja gar nicht sagen, ob z. B. ein *Heliconius* eine *Melinæa* „kopiert“ oder ob die *Melinæa* den *Heliconius* sich „zum Vorbilde“ genommen hat. Fr. Müllers Erklärung hierzu halte ich für völlig unzutreffend aus einem Grunde, den ich noch angeben werde¹⁾. Deshalb fehlt mir für die Behauptung, „Danainae mit Neotropinae (werden) nachgeäfft von Mitgliedern ihrer eigenen Unterfamilie . . ., Heliconiinae von *Heliconius* . . ., Pieriden von Pieriden . . ., Danainae mit Neotropinae von . . . Chalcosiinen, Arctiiden . . ., Papilionidae von . . . Chalcosiinen, Pericopinen, Epicoptiden . . .?“ das Verständnis. Auch ist mir völlig unklar, warum Uraniidae von Papilionidae „nachgeahmt“ werden sollen, weil m. W. für die Uraniidae die Immunität bisher noch nicht nachgewiesen worden ist. Daher darf *Papilio Laglaizei*²⁾ nicht als „Nachahmer“ der Uraniiden-Gattung *Alcidis* betrachtet werden. Übrigens dürfte die dem genannten *Papilio* am nächsten stehende Art *Pap. Taboroi* von Bougainville einen Hinweis auf den Ursprung dieser beiden Arten geben. Auf Bougainville ist noch keine *Alcidis*-Form gefunden worden, aber es kommt daselbst eine *Dysphania*-Art (Geometride) vor, die dem *Papilio Taboroi* sehr ähnlich, aber viel kleiner ist⁴⁾. Ein unerläßlicher Charakter die „Nachahmer“, die Seltenheit, fehlt dem *Papilio Laglaizei* durchaus, denn er ist (nach K. Jordan, l. c.) in Niederländisch Neu-Guinea sehr häufig; in noch viel größeren Mengen ist *Papil. Taboroi* in den Handel ge-

¹⁾ Vgl. auch Franz Heikertinger in Z. f. wissensch. Ins.-Biologie XV, p. 168 (1920).

²⁾ cfr. Arnold Jacobi, l. c. p. 168.

³⁾ Als besonders wichtig und den Charakter der „Nachahmung“ mit beweisend wird der gelbe Fleck am Innenrande auf der Unterseite der Hinterflügel von *P. Laglaizei* betrachtet, der die gelbe Färbung der Hinterleibunterseite von *Alcidis* vortäuschen soll. Flecke ganz ähnlicher Färbung besitzt aber *P. Laglaizei* auch am Außenrande der Hinterflügel, wodurch er sich von den *Alcidis*, die diese Fleckenreihe nicht besitzen, auf den ersten Blick scharf unterscheidet. (Ganz ähnliche Zeichnungen besitzt auch *Pap. Taboroi*, der aber nicht nachahmungsverdächtig ist.) Vogelaugen werden sich durch die nur geringe Ähnlichkeit beider Schmetterlingsarten kaum täuschen lassen.

⁴⁾ K. Jordan, Seitz IX, p. 46.

gekommen. Die *Dysphania*-Arten sind keine Tagflieger sondern sind „am Abend bis nach Sonnenuntergang¹⁾“ mobil, weshalb auch aus diesem Grunde die vorerwähnte *Dysphania*-Art von Bougainville nicht das Modell des *Papil. Taboroi* sein kann. Eher könnten die *Dysphania*-Arten als „Nachahmer“ gelten, weil die weit verbreitete *Dysphania militaris* einer gleichfalls (ebenso?) weit verbreiteten Anthroceride (Zygaenide), nämlich *Canerkes euschemoides* (also einer geschützten Art) sehr ähnlich ist.

Da die Seltenheit einer Art das Kriterium für den Charakter die Mimetik ist, so müssen viele Arten aus dem Kreise der Mimetiker ausgeschieden werden, z. B. *Papilio agestor* (ein Schulbeispiel für Mimikry!), *Stateri*, *indicus*, *indochinensis*, *venocles*, *similis*, *epycides*; diese sind fast alle sehr häufig. Auch *Papilio paradoxus telearchus* aus Nordindien ist keineswegs selten; daß die „Stammform“ *paradoxus* auf Java sehr selten geworden, ist wohl lediglich eine Folge der Kultivierung des Landes.

Die „Ringbildung immer Arten“, mit der F. Müller die Wissenschaft bekannt gemacht hat, kann ich deshalb nicht anerkennen, weil sämtliche Angehörige solcher „Ringe“ sehr häufige Arten sind und schon deswegen jede einzelne Art imstande sein müßte, den „Nachahmern“ Schutz zu gewähren, eine Vereinigung mehrerer Arten zu diesem Zwecke also gar nicht erforderlich wäre; wären sie nicht häufig, so könnten sie nach der Mimikry-Hypothese nicht als „Modelle“ gelten. Anzunehmen, daß diese individuenreichen Arten sich vereinigt hätten, zum Schutze anderer, nicht geschützter Arten einen Verband zu bilden, so würde dies zu Folgerungen führen, denen jede wissenschaftliche Begründung fehlen würde, denn es wäre vorauszusetzen, entweder, daß eine „höhere Macht“ hier im Spiele sei, oder daß die Mitglieder dieser „Ringe“ die Notwendigkeit ihres Zusammenschlusses zu dem angegebenen Zwecke erkannt hätten; aber dies ist ebensowenig anzunehmen, wie — wenn diese Erkenntnis vorgelegen hätte — das Vorhandensein der Fähigkeit, ein solches Vorhaben auszuführen.

Der nach A. Weismanns Vorbilde wiederholt dargestellte „Ring mimetischer Schmetterlinge“ (*Lycorea halia*, *Mechanitis lysimnia*, *Melinaea ethra* und *Heliconius narcaea [eucrate]*, die sämtlich bei Bahia vorkommen) muß daher in das Reich der Phantasie verwiesen werden, wie auch andere größere dergleichen Zusammen-

¹⁾ Vgl. Erich Haase, Untersuch. über die Mimikry usw., II. Teil, p. 28 (Stuttgart 1893).

stellungen. — Derartige „Ringe“ lassen sich auch von deutschen Schmetterlingen konstruieren, z. B. $\left. \begin{array}{l} \textit{Vanessa\ polychloros} \\ \textit{Vanessa\ xanthomelas} \end{array} \right\} \rightarrow \textit{Polygonia\ l-album}$, zwischen vielen *Melitaea* \rightarrow *Brenthis* usw.; aber die Ähnlichkeit dieser Tiere beruht eben auf naher Verwandtschaft. Offenbar hat August Weismann, als er behauptete, *Araschnia prorsa* sei ein Nachahmer von *Limenitis sibylla* und *camilla*¹⁾, nicht gewußt, daß *polychloros* und *xanthomelas* mit *l-album* nicht kongenerisch sind, sonst würde er wahrscheinlich auch in diesem Falle Mimikry angenommen haben.

Paul Hahnel, der sich fast 10 Jahre lang hauptsächlich zum Sammeln von Schmetterlingen in Südamerika (Venezuela und Amazonien) aufgehalten hat, gibt (Iris III, p. 161) an, daß die weißen *Papilio* (*Protesilaus*-Gruppe, nach K. Jordan [Seitz V, p. 40 flg.] 9 Arten in 24 Formen) von Hühnern, die sonst alle ihnen vorgeworfenen Schmetterlinge mit Gier verzehrten, verschmäht wurden und zwar vermutlich wegen ihres scharfen Geruchs. Es ist auffällig, daß diese außerordentlich häufigen *Papilio* (die „in Wolken“ auftreten) nicht der Gegenstand der „Nachahmung“ geworden sind. Dieser Umstand spricht gewiß nicht zugunsten der Mimikry-Hypothese.

Die Arten der südamerikanischen Uraniiden-Gattung *Urania* sind der Flügelgestalt nach „echte *Papilio*“, zeigen auch nach Paul Hahnel ein ganz ähnliches Gebahren wie die *Papilio*, weichen von diesen jedoch ab — und zeigen hierdurch, daß sie keine Tagschmetterlinge sind — dadurch, daß sie sich den Sonnenstrahlen in auffällig geringerem Grade aussetzen. Besteht nun zwischen den *Papilio* und diesen Uraniiden Stammesverwandtschaft? Auch die ersten Stände dieser Tiere vermögen uns hierüber keinen sicheren Aufschluß zu geben, weil sie durch Lebensbedingungen so abgeändert worden sein können, daß ihr Ursprung nicht mehr zu erkennen ist. Die indischen Uraniidae (*Nyctalemon* und *Alcidis*) bieten in ihrer äußeren Erscheinung viel weniger Ähnlichkeit mit den *Papilio* als die *Urania*-Arten, und ihre ersten Stände zeigen keinerlei Ähnlichkeit mit den Raupen und Puppen der *Papilio*, wie H. Kühns Angaben und Bilder über *Nyctalemon patrochus* (Iris I) zeigen.

Von Erich Haase²⁾ werden gewisse *Castnia*-Arten als „Nachahmer“ von *Methona* (Ithomiinae) erklärt und andere Autoren

¹⁾ Neue Versuche zum Saison-Dimorphismus. Jena 1895, p. 56 f.

²⁾ l. c. Tafel XI u. XII.

folgen ihm hierin. Die *Castnia*-Arten sind jedoch in ihren Lebensäußerungen von ihren „Modellen“ derartig verschieden, daß sie mit diesen nicht verglichen werden dürfen. Nach den Mitteilungen von A. Seitz¹⁾ gebärden sich die Castnien — könnte man sagen — wie „Herren“-Schmetterlinge insofern, als sie (mit dachig gehaltenen Flügeln, wodurch sie sich von ihren „Modellen“ fundamental unterscheiden und sich als echte „Nachtschmetterlinge“ zeigen) an exponierten Stellen sitzend die Schmetterlingswelt gewissermaßen beherrschen. Die Abweichungen dieser Tiere in den Lebensgewohnheiten von den anderen Schmetterlingen gehen so weit, daß sie sogar die Paarung im Fliegen vollziehen. — Es ist nicht angängig, solche innerhalb ihrer Ordnung eine ganz besondere Stellung einnehmende Tiere mit anderen aus der großen Menge zu vergleichen. Die Ähnlichkeit dieser *Castnia*-Arten mit immunen Schmetterlingen bezieht sich übrigens hauptsächlich auf kleinere Arten, während die großen Arten (unter denen sich sogar sehr große Tiere befinden) eben ihrer Größe wegen den Schmetterlingsfeinden (Vögeln) besonders auffallen müßten und deshalb mimetischen Schutzes besonders bedürftig wären. Aber — hierin liegt der springende Punkt! — welchen Arten, die ihrer Größe etwa entsprechen, sollten sie nachäffen? Solche gibt es eben nicht, und deshalb sind sie gezwungen, sich „ohne Schutz“ durch das Leben zu schlagen! — Nun, schon der Umstand, daß die nicht mimetischen Arten viel zahl- und individuenreicher als die mimetischen Arten sind, scheint zu zeigen, daß sie das Leben auch ohne Nachäffung ertragen können. Dies gilt selbstverständlich nicht nur für die *Castnia*-Arten!

Auf Tafel XI seines zitierten Werks hat Erich Haase auch 3 Schmetterlinge von schwarzer Grundfärbung und mit roter Vorderflügelbinde abgebildet: *Heliconius melpomene*, *Catantix (Percute) teutamis* (Pieride) und *Papilio euterpinus*; der *Heliconius* soll das Modell der beiden anderen Schmetterlingsarten sein. Während der Weißling ziemlich kleiner als sein „Modell“ ist, zeigt sich der *Papilio* seinem „Vorbilde“ gegenüber als Riese; ein mimetisches Verhältnis zwischen diesen 3 Arten ist schon des Größenunterschieds wegen nicht wahrscheinlich. Mehr Sinn würde es haben, wenn sowohl der *Papilio*, als auch die *Catantix* als „Nachahmer“ gewisser *Percute*-Arten betrachtet würden. Diese Pieriden-Gattung zeigt sich in der Mehrzahl ihrer Arten etwas kleiner als *Papilio*

¹⁾ Seitz VI, p. 5 u. 6.

euterpinus, aber in der Färbung diesem ganz ähnlich und zwar in einigen Arten in beiden Geschlechtern, in anderen nur im weiblichen Geschlechte. Die Gattung *Pereute* vertritt gewissermaßen in Südamerika die (indoaustralische) Gattung *Delias*. Die *Delias*-Arten gelten als immun¹⁾; sollten auch die *Pereute*-Arten diese Eigenschaft besitzen, so wäre die Zusammenstellung Erich Haases wenigstens im Sinne der Mimikry-Hypothese verständlich, wenn an Stelle des *Heliconius* eine *Pereute* gesetzt wird; solange aber die Immunität der *Pereute*-Arten nicht sicher nachgewiesen ist, dürfen Ähnlichkeiten zwischen ihnen und anderen Schmetterlingen nicht als Mimikry gedeutet werden. — Auf derselben Tafel des Haaseschen Werks ist auch *Hyelosia heliconoides* (Arctiide, Bär) abgebildet. Der Verfasser bezeichnet sie als „eine interessante Analogieform zu der *Castnia linus*“ (*heliconoides*); da jedoch die Bären als immun gelten, so könnte die *Hyelosia* wohl als Analogieform einer anderen immunen Art, aber nicht als eine Wiederholung der ungeschützten *Castnia* gelten.

Die Immunität der *Taenaris*-Arten wird von Erich Haase (l. c. p. 26) vermutet, bewiesen aber ist sie nicht. Daher ist es nicht richtig, *Taenaris* ähnliche Tiere (z. B. *Didonis*-[*Elymnias*-] Arten (hier ist es wiederum nur das weibliche Geschlecht) als Nachahmer hinzustellen und damit den Kreis der Mimetiker zu erweitern. Das helle Kleid der *Didonis*-♀♀ aus der *agondas*-Gruppe ist durchaus keine auffällige Erscheinung unter den Satyriden und ist kein Grund zur Annahme eines mimetischen Verhältnisses. Wer sich hierüber Kenntnis verschaffen will, braucht nur die betreffenden Tafeln im Seitzschen Werke zu besichtigen.

Mit der Ansicht Erich Haases (l. c. p. 29), daß die verdunkelten ♀♀ Formen der *Argynnis*-Arten mit der Verwandtschaft der indoaustralischen Gattung *Cynthia* in Verbindung zu bringen sei (die *Cynthia*-♀♀ sind bis auf Ausnahmen dunkler gefärbt als ihre ♂♂), bin ich einverstanden, nur verstehe ich nicht, wie der Autor trotz dieser Erklärung dazu kommt, die ♀♀ von *Argynnis sagana* (Sibirien, Japan) und *Arg. diana* (südöstliches Nordamerika) mit Danaididae zu vergleichen. Des Autors Vergleich des ♀ von *Argynnis argyrius* (*niphe*, *hyperbius*) mit *Danaida chrysippus* hat bereits E. Study²⁾ berichtigt, indem er behauptet, daß das

¹⁾ M. C. Piepers (in *Mimikry, Selektion, Darwinismus*, Leiden 1903, p. 242) bestreitet aber, daß *Del. (Thyca) erithoe* immun sei.

²⁾ l. c. p. 395.

argyrius — ♀ der *Cethosia cyane* ähnlicher sei als der genannten Danaidide. Dagegen ist die von diesem Autor (l. c. p. 395) aufgestellte Liste immuner und mimetischer Arten zum großen Teile unzutreffend, weil von den genannten 14 Arten 13 immun und nur eine (*Dismorphia orise*, Pieride) als „Nachahmer“ in Frage kommen könnte. — Daß *Heliconius atthis* und *Tithorea pavonii* einander noch ähnlicher sind als *Heliconius hecuba* und *Tithorea Bonplandii* war dem genannten Autor wahrscheinlich unbekannt, sonst würde er dies l. c. p. 376 erwähnt haben.

Auf Seite 392 der vorerwähnten Schrift behandelt der Autor die Darlegungen Th. Eimers¹⁾ darüber, daß Schmetterlinge selbst bei weiter geographischer Trennung ein sehr ähnliches Zeichnungsmuster zeigen können und führt die von Eimer (l. c. p. 141) abgebildeten *Limenitis zayla* aus Nordindien und *Adelpha erotia* aus Südamerika an. Die große Ähnlichkeit der *Limenitis*- und der *Adelpha*-Arten braucht aber nicht als ein auffälliger Umstand betrachtet zu werden, weil beide Gattungen äußerst nahe Verwandte sind.

Als „besonders schönes Beispiel der Nachahmung“ werden südamerikanische Dismorphien (Pieriden) hingestellt. Diese (d. h. nur eine kleine Anzahl aus der großen Menge der Arten) sind ausnahmslos „Nachahmer“ von Ithomiinae; letztere sind sehr nahe Verwandte (Unterfamilie) der Danaididae; auf die nahe Verwandtschaft aber zwischen letzteren und der indischen Pieriden-Gattung *Pareronia* werde ich noch zu sprechen kommen. Ein sehr enger phylogenetischer Zusammenhang zwischen gewissen Pieriden und den Danaididen besteht zweifellos. Was liegt hiernach näher als die Annahme, daß die Färbung und Zeichnung dieser Dismorphien lediglich der Ausdruck der nahen Verwandtschaft zwischen „Modell“ und „Nachahmer“ ist? Als besonders wichtig betrachte ich den Umstand, daß bei den *Dismorphia* — ♂♂ die „mimetische“ Hinterflügelzeichnung zugunsten sexueller Zwecke (Duftorgan) teilweise unterdrückt worden ist (vgl. z. B. *Dism. orise*, *sorona*, *cordillera* Seitz V, Tafel 50). Die Entwicklung der Männchen-Auszeichnungen ist demnach wichtiger als die getreue „Nachahmung.“ Ein ganz ähnliches Verhalten zeigen die ♂♂ der Gattung *Pareronia*, d. h. bei ihnen wird ein großer Teil der Hinterflügel von einem Duftorgan eingenommen. Sollte nicht auch hierin ein phylogenetischer Zusammenhang gewirkt haben?

(Fortsetzung folgt.)

¹⁾ Orthogenesis der Schmetterlinge, Leipzig 1897.