

*Herrn Prof. Bogdanov-Kajkov
mit Dank und Gruß!*

p. 85!

Die Coccinelliden,
ihr „Ekelblut“, ihre Warntracht
und ihre Feinde

Von

Franz Heikertinger

Sonderdruck

aus dem „Biologischen Zentralblatt“, 52. Bd. Heft 2, 1932



GEORG THIEME / VERLAG / LEIPZIG



0-883-3/31-57

Die Coccinelliden, ihr „Ekelblut“, ihre Wartracht und ihre Feinde

Spezielle Untersuchungen zu allgemein-ökologischen Problemen

Von **Franz Heikertinger**, Wien

I. Teil

Mit 11 Abbildungen

Die folgenden Untersuchungen dürfen mehrfaches Interesse beanspruchen.

Fürs erste als ein exakter Beitrag zur Ernährungsbiologie der Insektenfresser und der Methoden ihrer kritischen Erforschung.

Fürs zweite als ein Beitrag zur Lösung der selektionshypothetischen Probleme von „Ekelgeschmack“, Wartracht und Mimikry.

Und fürs dritte als ein Beitrag zur Klärung angewandt-entomologischer Fragen des land- und forstwirtschaftlichen Pflanzenschutzes, in dem die Coccinelliden als die bedeutsamsten Blattlausvertilger ja stets eine wichtige Rolle gespielt haben.

Nicht Stellung nehmen möchte ich zur Frage des Vogelschutzes. Aus eigenem bin ich bedingungslos für den Schutz der Singvögel, gleichgültig, ob diese neben Blattläusen und anderen Insekten auch die ihnen ab und zu begegnenden blattlausfeindlichen Coccinellen mitnehmen oder nicht.

Der Schwerpunkt der folgenden Darstellungen soll im ökologischen Problem der natürlichen „Schutzmittel“ im Daseinskampf liegen.

Die Anordnung der Einzeldarlegungen ist folgende:

I. Teil: „Ekelblut“ und Warntracht

1. Das „Bluten“ der Coccinelliden und seine anatomisch-physiologischen Bedingungen. — Die toxischen Eigenschaften des Blutes.

2. Die dem „Bluten“ und der Grellfärbung zugeschriebene ökologische Bedeutung. — Die Warntrachthypothese und ihre Grundlagen.

3. Coccinellidennachahmer unter den Arthropoden. — Der „Genius loci.“

II. Teil: Die Feinde der Coccinelliden

1. Beobachtungen und Versuche.

2. Die Untersuchung der Mageninhalte im Freiland erlegter Insektenfresser.

*

1. Das „Bluten“ der Coccinelliden und seine anatomisch-physiologischen Bedingungen

Es ist allgemein bekannt, daß Arten der Käferfamilie der Coccinelliden (Marienkäfer, Blattlauskäfer, engl. lady-birds, lady-cows, franz. vaches à Dieu, bêtes de la Vierge) bei Berührung die Beine an den Körper anlegen, in einen Zustand von Thanatose verfallen und hierbei aus den Kniegelenken Tröpfchen einer gelben, im Geruch an Mohnsaft oder andere Pflanzensäfte erinnernden Flüssigkeit austreten lassen. Diese dem Menschen nicht eben angenehm — aber auch nicht eigentlich unangenehm und gewiß nicht „ekelhaft“ — riechende Flüssigkeit, das Blut der Tiere, soll giftige Eigenschaften besitzen und die Käfer vor ihren Feinden schützen. Die oft recht lebhaft und auffällige, rot und schwarze oder gelb und schwarze Färbung der Coccinelliden gilt daher als „Warnfärbung“. Andere Insekten, die ein ähnliches Kleid tragen, werden als „Mimetiker“ aufgefaßt, die die Coccinelliden um ihres „Schutzes“ willen nachahmen und dafür die gleiche Sicherheit vor Feinden erwerben.

Diese Auffassung der Dinge ist zur Stunde noch die verbreitetste. Selten setzt ein Biologe ernste Zweifel in ihre Richtigkeit, und allenthalben finden wir in der Literatur die Coccinelliden als schöne Beispiele von Warntracht und als Vorbilder für Mimikry vorgeführt.

Die Absonderung der Coccinelliden ist schon seit langem Gegenstand der Untersuchung gewesen.

Schon C. de Geer¹⁾ berichtet darüber; er konnte die Öffnung, durch die die Flüssigkeit austritt, nicht entdecken, stellt aber fest, daß sie „in der Fuge der Hüfte und des Schenkels“ — nach heutiger Terminologie des Schenkels und der Schiene — gelegen sein müsse.

J. F. Brandt und J. T. C. Ratzeburg²⁾ teilen mit, daß der aus jedem Kniegelenk tretende große Tropfen dunkel guttigelter Flüssigkeit „nach frischen Erbsen, oder, wie einige meinen, nach Opium“ riecht. Er läßt beim Trocknen eine glänzende, bittere Masse zurück und ist „gewiß den Feinden der Coccinellen sehr unangenehm, woraus es sich auch erklärt, warum sie so selten von Spinnen gefangen werden, die wir doch häufig in ihrer Nähe, besonders im Herbst auf Kiefern, sehen und die doch so viele andere Käfer fangen . . . Es läßt sich nur vermuten, daß sie einen flüchtigen, scharfen, vielleicht dem Cantharidin ähnlichen Stoff besitzen . . . Zerreibt man die Käfer zwischen den Fingern und bestreicht das Zahnfleisch damit, so empfindet man ein Brennen, der Speichel fließt zusammen, auch wollen einige das Gefühl einer angenehmen Kälte wahrnehmen.“

Erst F. Leydig³⁾ beschäftigt sich ernstlicher mit der Frage und weist nach, daß der Saft, den „man bisher allgemein aus ‚Drüsenbälgen‘ hervorkommen ließ“, gleicher Natur mit den „im Fettkörper zerstreuten Tröpfchen“, also Blut ist. Auf den ersten Blick ins Mikroskop sehe man das intensiv gelbe Plasma und die farblosen Blutkügelchen von rundlicher, spindelförmiger oder strahliger Gestalt, dieselben Körper, die man erhält, wenn man etwa die Antenne anschneidet und die austretende Flüssigkeit, die hier doch sicherlich Blut ist, untersucht. Die Öffnung am Kniegelenk findet auch Leydig nicht; die Untersuchung stößt auf Schwierigkeiten. Doch ist außer den gewöhnlichen einzelligen Hautdrüsen, die hier nicht in Betracht kommen, nichts von einem absondernden Apparat zugehen.

Trotz dieser Klarheit über die Stelle der Absonderung haben sich bei späteren Autoren Unrichtigkeiten eingeschlichen. Nach B. Altum⁴⁾

¹⁾ Abhandl. z. Geschichte der Insecten. Übers. v. J. A. E. Göze, 1781, 5 S. 424. — Ausführlich zitiert bei K. G. Lutz (1895; s. unten).

²⁾ Medicinische Zoologie. 1829, S. 231.

³⁾ Arch. Anat. u. Physiol. 1859, S. 35—37.

⁴⁾ Forstzoologie. 1874, 3 S. 324.

„scheint zur Verteidigung der Marienkäfer ein gelblicher, scharfer, stark riechender Saft zu dienen, der bei Berührung aus den Seiten hervorquillt.“ Auch andere Verfasser mehr oder minder populärer Werke, z. B. H. Ludwig¹⁾, E. L. Taschenberg²⁾ u. a. lassen die Abwehrsäfte aus den Körperseiten der Käfer austreten.

Ernsthaft beschäftigte sich erst wieder L. Cuénot³⁾ mit dem Problem. Auch er hält die Flüssigkeit für Blut und nimmt an, daß der Druck desselben die Haut in den Punkten geringsten Widerstandes sprengt, worauf sich die Wunde durch Bildung eines Blutgerinnsels ehestens wieder schließt.

Demgegenüber bestreitet K. G. Lutz⁴⁾ das Sprengen der Haut und glaubt eine vorbereitete Spalte zu finden, durch die bei erhöhtem Druck das Blut austritt. Worauf Cuénot in einer weiteren Arbeit⁵⁾ seine Anschauung von einem Durchbrechen des Häutchens und Schließung durch einfaches Zusammentreten (simple accolement) in Schutz nimmt, aber zugibt, daß es äußerst schwierig sei, aus mikroskopischen Schnitten den wirklichen Sachverhalt sicher zu erkennen.

Einige Jahre später verwirft A. Porta⁶⁾ die Auffassung, die Flüssigkeit sei Blut, und hält sie für das Sekret besonderer Drüsen. Ähnliche Anschauungen waren bezüglich anderer absondernder Käfer aus der Familie der Meloiden — *Meloe*, *Lytta* (*Cantharis*) usw. — und Chrysomeliden, *Timarcha*, schon früher von Forschern vertreten worden. Porta nimmt an, die Flüssigkeit werde von Follikeln am Mitteldarm abgeschieden, etwa der Leber vergleichbar, sei also etwas wie Galle, die durch die poröse Darmwand in die Leibeshöhle gerate und von da zu den Austrittsöffnungen geführt werde.

A. Ch. Hollande⁷⁾ in seiner eingehenden Abhandlung hält die Flüssigkeit wieder für Blut, das nicht aus einer vorgebildeten Öffnung, auch nicht durch Zerreißen der Femorotibialmembran oder im Wege der Osmose durch diese, sondern infolge eines partiellen „décollement“, einer Ablösung der Gelenkmembran gerade dort austritt, wo diese Membran von dem Anhefteband des Streckmuskels der Tibia durchbrochen wird (vgl. die Abb. 1 und 2).

1) J. Leunis, Synopsis der Tierkunde. 3. Aufl., 2 S. 204.

2) Brehms Tierleben. 9, 2. Aufl. S. 193; 3. Aufl. S. 206.

3) Le rejet du sang comme moyen de défense chez quelques Coléoptères. Compt. rend. Acad. scienc. Paris 1894, 118 p. 875—877.

4) Das Bluten der Coccinelliden. Zool. Anz. 1895, 18.

5) La saignée réflexe. Arch. Zool. expérim. et génér. 3. ser. 1896, 4.

6) Ricerche sull'apparato di secrezione e sul secreto della *Coccinella 7-punctata* L. Anat. Anz. 1902, 22 S. 177—193.

7) L'autohémorrhée ou le rejet du sang chez les Insectes (toxicologie du sang). Thèses pres. à la fac. d. sciences de Paris. Serie A, No. 679 S. 194.

Nach alledem kann heute wohl die Annahme, die Flüssigkeit sei das Blut der Käfer, als hinreichend begründet gelten. Die Feinheiten des Austrittsmechanismus haben für unsere Probleme kaum Bedeutung.

Wesentlicher ist für uns die Frage nach den Eigenschaften dieses Blutes.

Färbung, Geruch und Geschmack wurden bereits erwähnt. Der Geruch erinnert an den, den wir beim Zerreiben mancher grüner Pflanzenteile wahrnehmen; bei der trostlosen Hilflosigkeit indes, mit der wir Geruchsbezeichnungen gegenüberstehen, läßt er sich kaum näher beschreiben¹⁾. Sicher ist, daß er für menschliche Geruchsorgane ziemlich unschuldig ist; gewiß ist er nicht „ekelerregend“ und nicht annähernd so widerlich wie etwa der Gestank des Analsekrets der größeren Carabiden oder der Geruch nach faulem Dünger, der dem Sekret der Aaskäfer (Silphiden) anhaftet.

Über spektroskopische, mikroskopische und chemische Untersuchungsergebnisse mag man in den Arbeiten von Porta und Hollande nachlesen. Diese Ergebnisse sind dürftig; die Art des toxischen Prinzips ist nicht bekannt. Das „Gift“ des Coccinellidenbluts soll von Cantharidin verschieden und weder ein Alkaloid noch ein Glykosid sein; es wird als Enzymoid bezeichnet. Das Blut färbt die menschliche Haut gelb; sein Farbstoff ist als Zoonerythrin benannt; er ist nicht Träger des „Giftes“.

Die Coccinelliden waren ehe-

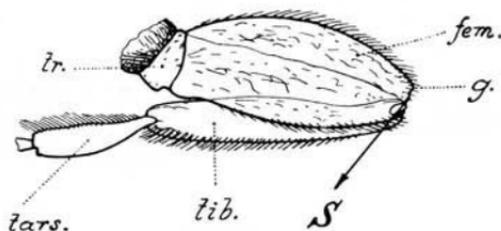


Abb. 1. — Bein von *Halyzia 14-guttata* L. tr Trochanter; fem Femur; g Knie; tib Tibia; tars Tarsus; S Blutaustritt. (Nach A. Ch. Hollande.)

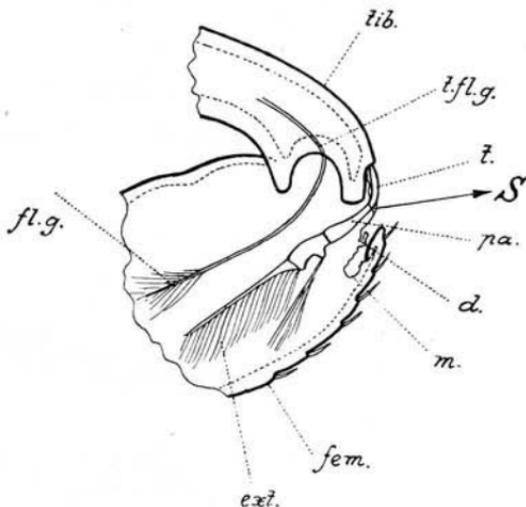


Abb. 2. — Schematischer Längsschnitt durch das Kniegelenk von *Halyzia 14-guttata* L.

Bei S die Ablösung der Gelenkhaut von der Sehne (pa) des Extensors der Tibia (ext). — fem Femur; tib Tibia; fl. g. Beugemuskel der Klaue und dessen Sehne (t. fl. g.); S Blutaustritt. (Nach A. Ch. Hollande.)

¹⁾ Wenn O. E. Bleich (Thanatose und Hypnose bei Coleopteren. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 1928, 10 S. 42) ihn mit dem Geruch von Terpinolöl vergleicht, so möchte ich mich dem wohl nicht anschließen.

dem offizinell¹⁾. Sie waren Bestandteil eines in Apotheken käuflichen Zahnmittels (Pulvis dentifricius). Die älteren Ärzte glaubten, in den Käfern sei Opium enthalten und erklärten damit die Schmerzlinderung bei Zahn- und Gesichtsschmerzen. Ein Zahnwehmittel aus dem Jahre 1560 beispielsweise lautet: Man zerdrücke ein Marienkäferchen und halte die an den Fingern übrigbleibende Flüssigkeit an den hohlen Zahn, worauf der Schmerz sofort aufhört. Späterhin machte man Spiritusauszüge für den Wintergebrauch: 60 bis 80 Coccinellen wurden gestoßen, mit Spiritus ausgezogen und die Tinktur zu 20—60 Tropfen gegeben (s. Hovorka und Kronfeld, Vergleichende Volksmedizin, Bd. 2, S. 837).

In der Volksmedizin in Bayern gibt man Marienkäfer mit Pottasche innerlich, also wohl als Reizmittel auf Harn- und Geschlechtswege.

Wie viel von diesen Dingen physiologisch begründet ist, entzieht sich meiner Kenntnis. Findet sich doch in derselben Volksmedizin auch abergläubischer Unsinn wie der folgende: „Wer an Zahnweh leidet, wird davon befreit, wenn er recht vielen auf dem Rücken liegenden Käfern wieder auf die Beine hilft.“ (Jühling, Die Tiere in der deutschen Volksmedizin 1900, S. 98; zitiert bei Netolitzky, 1919, S. 129).

Aber auch wenn die Wirkungen auf den menschlichen Körper sehr heftige wären, ergäbe sich hieraus kein „Schutz“ gegen wirkliche Feinde, gegen typische Insektenfresser. Klare Beweise hierfür sind die Erfahrungen mit dem Giftbut anderer Käfer, z. B. der Meloiden. Das in diesen — z. B. im Maiwurm oder Ölkäfer, *Meloe*, in der Spanischen Fliege, *Lytta* (ehedem *Cantharis*), u. a. Arten — enthaltene Cantharidin wirkt schon in kleinen Gaben auf den Menschen scharf giftig. Die Giftwirkung nimmt indes überraschend schnell ab, wenn wir an Stelle des Menschen Tiere vornehmen. Schon die pflanzenfressenden Kaninchen sind um ein Vielfaches minder empfindlich; fast unempfindlich sind insektenfressende Säuger, wie der Igel²⁾, ferner Hühner, Frösche, Fische, Krebse. Völlig unempfindlich gegen diese Insektengifte aber sind die insektenfressenden Vögel. Zwei Beispiele hierfür mögen hinreichen: E. Csiki fand im Magen einer Großtrappe (*Otis tarda*) dreißig Exem-

1) Ich entnehme die folgenden Angaben zwei belangreichen Arbeiten F. Netolitzkys: Insekten als Heilmittel, Pharmazeut. Post, Wien 1916 und: Käfer als Nahrungs- und Heilmittel. Koleopterol. Rdsch. 1919, 7 S. 128—129.

2) Bekannt sind die folgenden Vergleichszahlen: 1 g Cantharidin ist die tödliche Dosis für:

20000 kg Mensch,
500 kg Kaninchen,
7 kg Igel.

(Vgl. H. Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie. Abschn.: Die Sekretion von Schutz- und Nutstoffen, von L. Fredericq. Jena 1910, S. 158).

plare des großen, scharf giftigen Käfers *Meloe hungarus*; und F. A. Th. H. Verbeek beobachtete auf Java, wie die javanische Hausschwalbe *Hirundo daurica striolata* ihre Jungen fast ausschließlich mit der ebenso giftigen, blasenziehenden Meloide *Epicauta ruficeps*, einem dort massenhaft auftretenden Pflanzenschädling, großzog¹⁾.

Zweierlei ergibt sich aus solchem Wissen um alte Heilmittel und neuere Tierversuche:

Erstens, daß Reizstoffe mit einer für den Menschen mehr oder minder „giftigen“ Wirkung in der Klasse der Insekten sehr verbreitet und durchaus nicht auf die wenigen bis jetzt als „giftig“ bekannten Insekten beschränkt sind²⁾. Diese Stoffe sind untereinander verschieden und — etwa mit Ausnahme des Cantharidins — nicht näher bekannt.

Und zweitens, daß „typische Insektenfresser gegen das Cantharidin, respektive gegen alle phlogotoxinartigen scharfen Insektenstoffe relativ geschützt sein müssen.“ (Netolitzky 1916, Sep. 42.) Dies ist biologisch gut verständlich; denn die jagenden Insektenfresser wären nicht lebensfähig, wenn sie gegen die ungezählten Reizstoffe in der Insektenwelt empfindlich wären. Wir werden später finden, daß die Erfahrungen mit dieser Anschauung voll im Einklang stehen.

Diese Auffassung der Dinge war jenen Forschern, welche das Coccinellidenblut untersuchten, noch unbekannt. Sie waren zumeist von einer „Schutzwirkung“ überzeugt und sahen ihre Aufgabe darin, eine solche nachzuweisen. Auch die Einsicht in die Relativität des Giftbegriffes, in die Notwendigkeit einer richtigen Wahl der Versuchstiere usw. mangelte vielfach. So sehen wir Versuche entstehen, deren Ergebnisse die „Giftigkeit“ scheinbar überzeugend bestätigen, die aber zum korrekt gestellten Thema: „Schutzmittel gegen natürliche Feinde“ dennoch gar nichts besagen. Die Gleichsetzung der unklaren Begriffe „giftig“ und „geschützt“ ist eben verfehlt und leitet irre.

Dies wird in den folgenden Erörterungen klar hervortreten. Solche Versuche haben unternommen Cuénot, Lutz, Porta, Hollande u. a. Ich greife Portas Versuche heraus, die laboratoriumsgerecht ausgeführt sind und über die genaue Protokolle vorliegen.

Porta fertigte wässrige Lösungen bzw. Verdünnungen an, in denen das Blut von je 115, bzw. 150, bzw. 500 Exemplaren von *Coccinella 7 punctata* enthalten war. Von diesen Flüssigkeiten wurden entsprechende

¹⁾ Natuurkundig Tijdschrift Batavia 1930, XC. — Ein Mann, der etwa zehn dieser Käfer gegessen hatte, starb bald darauf unter heftigen Vergiftungserscheinungen. Geneesk. Tijdschr. Nederl.-Ind. 1927, 67 S. 72.

²⁾ Vgl. die langen Aufzählungen Netolitzkys a. a. O.

Mengen einigen Haustieren physiologischer Institute subkutan injiziert.

Ergebnis: Frösche (*Rana esculenta*) fielen in Starre; manche starben, andere lebten nach Stunden wieder auf. Letzteres traf auch bei einem Wassermolch (*Triton cristatus*) zu. Je nach Stärke der Dosis starb ein Meerschweinchen (*Cavia cobaya*), das andere erholte sich nach 16 Stunden völlig. Ein Kaninchen (*Lepus cuniculus*) verendete nach einer größeren Dosis am nächsten Morgen.

Ein Versuch fällt aus der Reihe: einer *Rana esculenta* wurden zwei Coccinellen in den Mund gesteckt; daraufhin hatte der Frosch einen Brechanfall und gab beide wieder von sich.

Ein ansehnlicher Käfer aus der Familie der Tenebrioniden, *Blaps similis*, erhielt drei Einspritzungen; er verfiel zeitweise in Starre, ging aber nicht zugrunde. Gleiches zeigte eine Küchenschabe, *Periplaneta orientalis*. Eine Brummfliege, *Musca vomitoria*, in einem Gläschen gehalten, auf dessen Grund sich Tropfen einer starken Lösung des Coccinellensaftes befanden, blieb, obwohl sie sich benetzte, frisch und lebhaft. Gleiches ergaben ähnliche Versuche mit Hymenopteren (*Apis* und *Polistes*). Kleinere Insekten (*Formica*, *Bryaxis*, *Aphodius* usw.), mit vier Coccinellen in einer kleinen Schachtel gehalten, zeigten nach Stunden keine Verminderung ihrer Lebhaftigkeit; die Schachtel zeigte zahlreiche Flecken gelben Coccinellidenbluts.

Porta kommt zu dem Ergebnis: der Saft der Coccinellen übt offenkundig eine toxische Wirkung auf den Organismus warmblütiger und kaltblütiger Tiere aus; speziell soll er auf das Gehirn wirken. Auf Insekten übt er keinen Einfluß.

Laboratoriumsphysiologisch sind diese Versuche wohl in Ordnung. Für die ökologische Frage aber, ob das Coccinellidenblut für Insektenfresser „giftig“ sei, d. h. ob der Genuß von Coccinelliden unerwünschte Nebenwirkungen bei ersteren hervorrufe, sind diese Versuche nicht nur wertlos, sondern geradezu irreführend.

Denn Porta hat die grundlegende Unterscheidung nicht gemacht: Es ist etwas anderes, ob ein Stoff durch einen unverletzten Verdauungstrakt hindurchgeht oder ob er, unter die Haut gespritzt, in Blutbahnen gerät. Schon in der Schule wird es der Jugend vertraut gemacht: Schlangengift wirkt tödlich, wenn es ins Blut kommt; wird es aber durch den Mund in die (unverletzte) Verdauungsbahn gebracht, bleibt es ohne Wirkung. Hätten die Giftschlangen kein Mittel, ihr Gift in die Blutbahnen des Menschen zu bringen — könnten ihre Zähne beispielsweise die menschliche Haut nicht durchbohren — dann könnte der Mensch ohne Vorsicht die giftigsten Schlangen fangen und sich sorglos von ihnen ernähren.

Genau solches trifft aber für die Coccinelliden und ihre Feinde zu. Kein Vogel oder sonstiger Insektenfresser wird von einem Marienkäferchen gestochen, gebissen oder sonstwie verletzt; keine Coccinelle träufelt ihr Blut in seines. Keinem Insektenfresser wird draußen in der freien Natur Coccinellenblut subkutan injiziert. Der Insektenfresser verschluckt die Coccinelle; sie geht durch seinen Verdauungstrakt, nicht aber unmittelbar in sein Blut.

Daß ein Stoff, unmittelbar in die Blutbahn eines Tieres gebracht, toxische Wirkungen auslöst, wird keinen Physiologen wundern. Ungezählte Stoffe, die der Magen verträgt, aus denen er vielleicht sogar Nahrung gewinnt, lösen in der Blutbahn die bedenklichsten Wirkungen aus. Wie viele der Insekten, von denen die Vogelwelt lebt, würden, laboratoriumsgemäß subkutan injiziert, den Vogel schwer schädigen.

Wir sehen klar:

1. Es ist zu unterscheiden zwischen Magengift und Blutgift. Versuche, die diesem Unterschiede nicht Rechnung tragen, sind ohne beweisenden Wert und können irreführen.

2. Der Begriff „giftig“ ist relativ; insbesondere gilt dies für pflanzliche und tierische Gifte, gegen die gewisse Pflanzen- und Tierfresser ganz oder fast ganz unempfindlich sind. Der Mensch ist kein brauchbarer Maßstab für einen universellen Begriff „giftig“, auf gar keinen Fall dort, wo es sich um typische Insektenfresser handelt.

3. Stoffe, die auf den Menschenkörper starke Reizwirkungen ausüben, sind im Insektenreich weit verbreitet. Auf typische Insektenfresser bleiben sie zumeist ohne Wirkung; diese könnten eben nicht bestehen, wenn sie unablässig davon geschädigt würden.

Die letzteren Gedanken wurden mehr oder minder scharf schon von verschiedenen Forschern ausgesprochen, z. B. von H. J. Fabre, F. Netolitzky. Sie sind auch Hollande bekannt gewesen, der im übrigen zu Lutz', Vossellers und anderer Forscher Meinung neigt: jene Insekten, die freiwillig bluten, seien „giftig“ oder doch „ekelhaft“, die anderen seien es zumeist nicht. (Diese Meinung ruht auf der vorgefaßten Idee des „Schutzmittels“. Das Bluten gilt als ein solches; es kann aber nur dann ein „Schutzmittel“ sein, wenn das Blut wirklich abschreckende, widrige oder giftige Eigenschaften hat. Der austretende Saft eines leckeren Bratens „wehrt“ niemanden ab. Andererseits nützt das „Ekelblut“ aber nicht viel, wenn der Feind, um zu dem Blute zu gelangen, das Insekt erst öffnen, kosten und damit töten oder lebensgefährlich verletzen muß. Wir sehen, wie der auf vorgefaßtem Menschenurteil aufgebaute Gedanke vom „Schutzmittel“ die Überlegungen in eine bestimmte Richtung drängt.)

Hollande hat wie seine Vorgänger mit Amphibien und Reptilien gearbeitet und ähnliche Ergebnisse erzielt wie Porta; er gibt aber keine Einzelheiten an. Zur Prüfung, ob nicht alle Insekten toxisch wirken, hat er Eidechsen und Frösche das Blut der Feldgrille (*Gryllus campestris*), der Maulwurfgrille (*Gryllotalpa vulgaris*)¹⁾, des Maikäfer-Engerlings (*Melolontha vulgaris*), sowie der Larve eines Erdflöhs (*Psylliodes napi*) eingespritzt. Das Blut der genannten Insekten erwies sich nach Hollandes Angabe nicht als toxisch²⁾. Angaben über Herkunft, Konzentration und Dosierung der Versuchsflüssigkeit sowie über Einzelheiten der physiologischen Wirkungen usw. fehlen jedoch. Er behandelt diese Versuche völlig nebensächlich; denn — meint er — es sei nicht nötig, eine größere Anzahl Experimente an diesen Gegenstand zu verschwenden; solche fänden sich ja unablässig in der freien Natur verwirklicht, wo wir jeden Augenblick beobachten können, wie Insektenfresser, beispielsweise Vögel, Eidechsen, Frösche u. dgl. verschiedene Insekten wie Fliegen, Heuschrecken, Schmetterlinge, Raupen u. dgl. verfolgen. Hätten diese Insekten giftiges Blut, dann würden jene Insektenfresser sie gewiß ebenso verschmähen, wie sie die *Meloe* und die *Timarcha* verschmähen, deren Blutgiftigkeit keinem Zweifel unterliege.

[Weil *Meloe* und *Timarcha* bluten, zweifelt Hollande an ihrer Giftigkeit nicht. Er hat keine Kenntnis von dem reichen Vogelfraß an Meloiden, von dem weiter oben Proben vorgeführt sind³⁾. Eidechsen machen sich — wie die Versuche anderer Forscher und meine eigenen erweisen — im allgemeinen wenig aus Käfern; dennoch fand K. Friedrichs⁴⁾, daß der Kot der großen *Lacerta ocellata* an der Riviera di Ponente fast ausschließlich aus Käferresten bestand, nämlich aus Resten eines Pillendrehers, *Scarabaeus laticollis*, von *Timarcha niceensis* und einer großen, schwarzen *Chrysomela*. Wenn sich Eidechsen zur Käferjagd entschließen, dann ist, wie wir aus dem Beispiel ersehen, auch die blutende, „giftige“ *Timarcha* nicht vor ihnen geschützt.]

Wir werden im Verlaufe des folgenden sehen, wie anders die Ergebnisse sind, wenn wir, anstatt einem Frosche Injektionen zu verabreichen, in die Magen freilebender Insektenfresser blicken.

Die Besprechung der „toxischen“ Wirkungen der Coccinelliden kann nicht geschlossen werden, ohne einer merkwürdigen Angabe zu

1) Ich bemerke hier, daß ich in der ganzen Abhandlung die Nomenklatur der Gewährsmänner zumeist unverändert belassen habe, soweit sie nicht allzusehr veraltet war. Mir war nur um Verständlichkeit zu tun und der Wunsch, nach der neuesten Nomenklatur gültige, manchem aber vielleicht unverständliche Namen für altbekannte Tiere zu verwenden, lag mir fern.

2) Hollande, l. c. 99.

3) Weitere Belege möchte ich in einer anderen Arbeit bringen.

4) Z. wiss. Ins.-Biol. 1905, I S. 457.

gedenken, die Eingang in wissenschaftliche Arbeiten gefunden hat, daher wohl auch hier Erwähnung finden muß.

O. Meissner¹⁾ erzählt von einem *Dytiscus circumcinctus*, der eine Baumwanze trotz ihres Geruches („Schutzmittel“) fraß, sodann eine *Coccinella septempunctata* tötete und daran kaute. Das war sein Verderben. „Viel hat er nicht davon gefressen, aber dabei gleichwohl mehr Gift in den Körper aufgenommen als er vertragen konnte: am nächsten Tage schwamm nur noch eine Leiche im Wasser.“

Späterhin bringt Meissner noch weit beunruhigendere Nachrichten vom Coccinellidengift²⁾.

„Der gelbe Saft der Coccinelliden ist für viele Tiere sehr giftig. Ein mehrstündiger Aufenthalt in einem Behälter, in dem man vorher wochen-, ja monatelang vorher, Coccinelliden gehabt hat, z. B. eine Glasflasche oder ähnliches, genügt, um die meisten Insekten zu töten, nicht etwa nur zu betäuben. Hat man sehr viele Marienkäfer in engem Raume, so werden sie selbst von dem Geruch ihres Saftes und ihrer Exkremente betäubt, erholen sich aber alsbald wieder im Freien, was jene anderen nicht tun.“

So war ein robuster Bockkäfer, *Spondylis buprestoides*, in eine Glasflasche gesteckt worden, in der Exemplare von *Adalia bipunctata*, einer kleineren Coccinellide, gewesen waren (Ende April die letzten, und nun war es Ende Juli). Am nächsten Tage war der kräftige Bockkäfer tot. Auch viele Hymenopteren (Ameisen), Dipteren, von Neuropteren die Kamelhalsfliege (*Rhaphidia* sp.) werden angeblich allein durch den Geruch getötet. Etwas weniger empfindlich sollen Schmetterlingsraupen, sowie die meisten Orthopteren und Rhynchoten sein. „Doch vermögen auch Libellen und Heuschrecken dem Geruche des Giftes auf die Dauer nicht zu widerstehen.“

Eine Sandassel (*Julus sabulosus*) starb bereits nach einem Aufenthalt von nur 10 Minuten in dem erwähnten Fläschchen, allerdings nicht gleich, aber am Tage darauf. Dagegen sollen manche andere Tracheaten gegen Coccinellidengift immun sein. Meissner führt Spinnen, Ameisenlöwen, *Clerus formicarius* an.

Dieser tödliche Coccinellidengeruch erschien mir einer Nachprüfung bedürftig. Diese war leicht durchzuführen. Meinen seinerzeit veröffentlichten Versuchsprotokollen³⁾ entnehme ich auszugsweise:

Dytiscus marginalis ♂, gefangen 14. Mai, gehalten in einem Glase mit etwa 1½ cdm Wassermenge, ohne Bodengrund, ohne Pflanzenbesetzung. — Erhält 15. Mai zwei lebende *Coccinella septempunctata*, die

1) Entom. Blätter 1909 S. 68.

2) A. a. O. S. 180.

3) Wien. Entom. Zeitg. 1922, 39 S. 189.

er nicht beachtet; sie entkommen. — Erhält 21. Mai zwei lebende *C. 7-punct.*, die am 23. Mai tot sind; von einer ist der Hinterleib zum Großteil verzehrt. — Erhält am 24. Mai eine lebende *C. 7-punct.*, ferner eine *Cantharis (Telephorus) fusca* und einen *Melanotus*, die sämtlich bis auf Chitinreste verzehrt werden. Von den Coccinelliden sind nur noch Flügel und Flügeldeckenfragmente vorhanden. — 27. Mai; eine *C. 7-punct.*, die der *Dytiscus* bis auf Chitinreste frißt. — 4. Juni; abermals eine lebende *C. 7-punct.*, die der Schwimmkäfer sofort annimmt und mit Vorder- und Mittelbeinen faßt; es gelingt ihm nicht, den geschlossen-halbkugeligen Käfer mit den Mandibeln zu erfassen, sie gleiten ab und er gibt es endlich auf. Ich entferne die Flügeldecken der *Coccinella*; der *Dytiscus* greift sofort erfolgreich an und verzehrt den Käfer.

Der Schwimmkäfer hatte keine andere Nahrung erhalten; das Wasser war nicht gewechselt, die Überbleibsel der Coccinellen waren nicht entfernt worden. Am 5. Juni, nach drei Wochen, war der *Dytiscus* frisch und lebhaft; vormittags erhielt er reichlich frisches, geschabtes, mageres Schweinefleisch; er fraß davon gierig zwei etwa erbsengroße Klümpchen. Am selben Tage abends schwamm er tot auf dem Wasser. Was eine Anzahl giftiger Coccinelliden innerhalb dreier Wochen nicht vermocht hatte, das brachte frisches, gutes Schweinefleisch in wenigen Stunden fertig. Um wieviel „giftiger“ als Coccinelliden mußte es also sein!

Meissners *Dytiscus* kann vielerlei Ursachen zum Sterben gehabt haben, die mit den Coccinelliden ebensowenig zu tun hatten, wie die Todesursache meines *Dytiscus*. Diesem hatte — ein Fall, den schon H. Blunck erwähnt — die Überfülle der nach längerer Unterernährung auf einmal zu sich genommenen Nahrung den Erstickungstod unter Wasser eingetragen.

Gleicherweise von den Meissnerschen abweichende Ergebnisse lieferten meine Untersuchungen über die tödliche Wirkung des „Geruches“ der Coccinelliden. Physiologisch ist zu beachten, daß hier ein Drittes ins Problem eingeführt wird. Das Coccinellidenblut war das eine Mal als Blutgift, das andere Mal als Magengift bezeichnet worden; nun sollte es nach Meissner auch noch als Atemgift wirksam sein.

Ich sehe von einer Vorführung meiner Versuchsprotokolle ab und verweise auf meinen seinerzeitigen Bericht¹⁾. Nur ein Versuchsergebnis sei als Probe vorgelegt:

13. Mai. — Versuchsglas 10 cm lang, 2 cm weit, mit Korkstöpsel fest verschlossen. Besetzt mit drei Arten Coccinelliden: 2 *Coccinella septempunctata*, 4 *Adalia bipunctata*, 1 *Halysia 22-punctata*; ferner mit: 1 *Harpalus*, 1 *Amara*, 1 *Paederus*, 1 *Aphodius*, 1 *Athous* (klein), 2 Amei-

¹⁾ Wien. Entom. Zeitg. 1921, 38 S. 109—113.

sen, 1 Tipulide (klein), 2 *Pyrrhocoris*, 1 *Thyreocoris*. Das Glas ist überfüllt; die Wände beschlagen sich; der feuchte Stöpsel schließt fast hermetisch, die Atembedingungen sind die denkbar ungünstigsten. Nach 28 Stunden waren reglos die Tipulide (ein überaus hingefallenes Tier) und die zwei *Pyrrhocoris* (betäubt?); alle übrigen Tiere frisch; das gleiche Ergebnis nach 36 Stunden. Nun erhielt das Glas einen sehr schmalen Luftkanal mittels einer neben dem Stöpsel eingeklemmten trockenen Föhrennadel. Am 21. Mai abends, nach $8\frac{1}{2}$ Tagen oder 200 Stunden, lebten: 1 *Coccinella*, 4 *Adalia*, 1 *Harpalus*, 1 *Amara*, 1 *Paederus*, 1 *Athous*, 1 *Thyreocoris*. Das Gläschen wurde nunmehr leider vergessen; sein Inhalt verschimmelte. Am 28. Mai, also nach $15\frac{1}{2}$ Tagen oder 368 Stunden, lebten darin noch: 1 *Coccinella*, 3 *Adalia*, 1 *Harpalus*, 1 *Amara*, 1 *Paederus*.

Eine Reihe ähnlicher Versuche mit verschiedenen Insekten lieferte gleichsinnige Ergebnisse. Von einem tötenden „Geruch“ der Coccinelliden habe ich bei keinem Versuche etwas wahrnehmen können. Insekten haben in verschlossenen Gläschen tage-, ja wochenlang zusammen mit Coccinelliden gelebt, bis sie eines anderweitig bedingten Todes starben, bzw. freigelassen wurden.

Daß Meissners Versuchsinsekten eingingen, wird seine Richtigkeit haben; aber damit ist deren Todesursache nicht aufgedeckt. Der Rest eines Tötungsmittels im Gläschen, auch nur im Stöpsel, zu große Wärme, Feuchtigkeit, Verletzungen beim Fang, oder irgendein anderer unauffälliger, unbeachtet bleibender Umstand kann die Versuchsergebnisse irreführend lenken¹⁾.

2. Die dem Bluten und der Grellfärbung zugeschriebene ökologische Bedeutung. (Warntracht)

Hollande erzählt in seiner zitierten Abhandlung²⁾, daß Kirby und Spence die ersten waren, die der Giftwirkung des Coccinellidenblutes Erwähnung taten. Er zitiert aus ihrem Werke, daß „les cultivateurs du houblon de l'Allemagne, connaissant le pouvoir toxique et

¹⁾ In welch überraschender Weise selbst geringe, übersehene Spuren starkkriechender Flüssigkeiten in geschlossenen Gefäßen tödlich auf Insekten wirken können, hat jüngst R. Stäger durch Versuche mit Ameisen ausführlich gezeigt. In einer Zelluloidhülle z. B., die früher als Umhüllung eines Parfümfläschchens gedient hatte, selbst aber nie mit dem flüssigen Inhalt des Fläschchens in Berührung gekommen war, starben Ameisen verschiedener Arten schon nach wenigen Stunden. Desgleichen in Glastuben, auf deren Stöpsel ein winziges Tröpfchen Lavendelessenz gegeben und vor dem Verschließen abgewischt worden war. Stäger ist überzeugt, daß es zum Töten dieser Ameisen „ungeheuer kleiner, unwägbarer Duftmengen bedurft“ hatte. Z. Insektenbiol. 1931, 26 (35) S. 55—65.

²⁾ L'autohémorrhée etc. 1911, p. 21.

répulsif des Coccinelles, mettent à profit leurs propriétés pour éloigner les Oiseaux des plantations de houblon et recommandent expressément aux petites filles qui sont chargées de la récolte de la plante . . . , de prendre grand soin pour ne pas tuer les Coccinelles qui s'y trouvent en abondance.“

Hollande führt im Literaturverzeichnis die deutsche Ausgabe von Kirby und Spence an; dort¹⁾ finde ich die Sache allerdings nicht so merkwürdig dargestellt. Die Autoren erzählen, im Jahre 1807 seien die Küste von Brighton und alle Wasserplätze der südlichen Küste (Englands) ganz mit Marienkäfern bedeckt gewesen, die von den benachbarten Hopfengärten hergewandert waren, wo sie als Larven je Tausende der hopfenschädlichen Blattläuse vertilgt hatten²⁾. „Es ist ein Glück, daß in vielen Ländern die Kinder diese freundlichen *Coccinellae* in Schutz genommen haben. In Frankreich betrachten sie dieselben als der heiligen Jungfrau geweiht, und nennen sie Vaches à Dieu, bêtes de la Vierge usw. . . .“ — „Selbst die Hopfenbauer erkennen ihre Nützlichkeit, und wie ich erfahre, dingen sie Buben, um die Vögel abzuhalten, daß sie sie nicht zerstören.“

Diese Fassung deutet darauf hin, daß sich die Hopfenzüchter nicht auf die toxischen Schutzmittel der Coccinellen verließen, sondern vielmehr befürchteten, die Vögel könnten ihnen diese wertvollen Blattlausjäger wegfangen.

An anderer Stelle, wo von den Verteidigungsmitteln der Kerfe die Rede ist, erwähnen Kirby und Spence³⁾ der Marienkäfer als Zahnwehmittel, wozu deren Absonderung Anlaß gegeben zu haben scheine sowie der von *Coccinella bipunctata* abgesonderten gelben Flüssigkeit, die einen „starken und nicht angenehmen Geruch nach Opium“ habe. Unmittelbar vorher heißt es von dem Saft der Meloiden, daß durch ihn „feindliche Kerfe oder Vögel vertrieben werden mögen.“

Anschauungen solcher Art finden wir späterhin überall in der entomologischen Literatur. Dem Menschen behagt der Coccinellidengeruch nicht, und so macht er ihn kurzerhand zu einem „Schutzmittel gegen Feinde.“ Erst eine späte Zeit erinnert sich, daß hierzu außer dem menschlichen Geschmacksurteil auch einige Tatsachenstützen wün-

¹⁾ W. Kirby u. W. Spence, Einleitung in die Entomologie. A. d. Engl. Stuttgart 1823, 1 S. 292.

²⁾ Solche Massenschwärme von Coccinelliden, die oft im Meere ihren Tod finden, sind öfter beobachtet worden. Vgl. die anschauliche Schilderung bei W. Kobelt, Die Verbreitung der Tierwelt. Leipzig 1902 S. 505 (nach Allen und Cornelius), zitiert auch bei P. Deegener, Die Formen der Vergesellschaftung im Tierreiche. Leipzig 1918 S. 79. Deegener klassifiziert die Vereinigungen als „akzidentelle Symporien“, gelegentliche Wandergesellschaften.

³⁾ A. a. O. 1824, 2 S. 285.

schenswert seien. Einige Schriftsteller wie Cuénot, Lutz, Poulton u. a. experimentierten. So kommen Zufallsbeobachtungen und Experimente zustande, die sich zumeist als Versuche mit wenig tauglichen Mitteln darstellen. Dennoch bilden diese Versuche, auf die noch näher eingegangen werden soll, die einzige sachliche Stütze der weitverbreiteten Meinung vom „Schutzmittel“ der Coccinelliden.

Der Zeitperiode nach Darwin war es vorbehalten, dieses im Geruch und Geschmack gelegene „Schutzmittel“ durch ein in der Färbung gelegenes zu ergänzen. Die Geschichte der berühmten Hypothese von der Warntracht ist kurz skizziert folgende:

Ch. Darwin hatte dargetan, daß alle Wesen im Daseinskampf stehen. Nur das Allerbestausgestattete überlebt. Als man sich nach Beispielen hierfür umsah, boten sich von selbst die Tierfärbungen dar. Die weißen Tierkleider der Polarlandschaft, die fahlgelben der Steppen und Wüsten, die grünen der Wiesen und Wälder — waren es nicht durchwegs schlagende Beweise für die Auslese des Verbergendsten? Alle minder in der Umwelt untertauchenden Individuen waren eben von Feinden gesehen, gefressen, ausgemerzt worden.

Bald aber stiegen ernste Schwierigkeiten auf. Allenthalben fiel der Blick auf grellbunte Insekten, die weithin das Auge auf sich zogen. Wie konnten diese im Daseinskampf bestehen, wenn Verborgensein Trumpf war und alles minder Nützliche ausgemerzt wurde?

Darwin selbst stieß auf diese Frage. Er hatte die Prachtfärbungen der Tiere mit der Hypothese von der geschlechtlichen Zuchtwahl, vom Wählen der Weibchen, zu erklären versucht. Aber die prächtigbunten Raupen waren kein geschlechtsreifes Stadium; sie paarten sich nicht, eine Weibchenwahl war bei ihnen undenkbar.

Darwin wandte sich an A. R. Wallace, den stets bereiten Helfer in hypothetischer Not. Wallace „prügelte sein Gehirn“ — das Wort hat ein amerikanischer Forscher gebraucht — um eine Lösung zu finden. Und er fand sie.

Diese grellbunten Tiere schmeckten wahrscheinlich ihren Feinden schlecht. War diese Annahme richtig, dann war es klar, daß Grellfärbung für sie kein Nachteil, sondern ein Vorteil sein mußte. Denn der Feind, der einmal ein solches auffälliges Tier angegriffen und voll Ekel liegen gelassen hatte, der erkannte es das nächstemal schon von weitem an der grellen Färbung und wich ihm aus. Bei minder ausgeprägter Färbung hätte er es wohl vorerst kosten und damit töten müssen. Je greller, auffälliger die Färbung, desto wirksamer die Warnung.

Der Gedanke verdient Anerkennung als hypothetische Leistung; Wallace und Darwin waren befriedigt.

Heute, da unsere Freude an selektionistischen Hypothesen gedämpfter geworden ist, fällt uns auf, daß die Warntrachtlehre bei ihrer Gründung ohne Tatsachenhalt in der Luft schwebte. Das erhellt am klarsten aus Wallaces eigenem, ehrlichem Geständnis: „Damals war noch kein Versuch, keine Beobachtung über diesen Gegenstand gemacht...“¹⁾ Es sieht beinahe aus, als sei Wallace sogar ein wenig stolz darauf gewesen, daß ihm der geniale Gedanke so ganz ohne Tatsachenhilfe gekommen war.

Die Lehre von der Warntracht, die durch natürliche Auslese entsteht und den Träger schützt, ging von da ab durch die biologische Literatur. Da und dort lieferte der Zufall etwas wie eine Stütze, einige Beispiele, die nun immer wiederkehren. Aber die ganze Frage einmal von Grund aus exakt zu prüfen, Haufen von Tatsachen zusammenzutragen, zu vergleichen, ohne zum voraus schon von dem Dasein dieser Dinge überzeugt zu sein — das fand man nicht mehr für nötig.

Die Lehre von der Warntracht ist bis zum heutigen Tage das gleiche, ungesicherte Gedankengebäude geblieben wie sie es am Tage ihrer Errichtung war. Nur die zuversichtliche Sprache einiger Führer konnte diese Tatsache unbemerkt bleiben lassen, konnte bewirken, daß spätere Forscher nach dem Studium der grundlegenden Schriften der Überzeugung waren, das Fundament sei fest und sicher, und es sei nur noch nötig, am Turme etliche schmückende Fähnchen anzubringen. Ich weiß dies aus eigener Erfahrung, denn auch ich war einmal von dieser irrigen Überzeugung erfüllt.

Man warf sich mit Eifer auf die Vorführung von neuen Beispielen. Vor dem Sammlungskasten erschloß man, allein mit Färbungen und einer Hypothese, jahrtausendlanges Geschehen im Urwald.

Stand eine Grellfärbung allein, dann war das Tier „ekelhaft“, seine Färbung „Warntracht“. Waren zwei ähnliche Tiere da, dann war es „Mimikry“. Eines war dann „ekelhaft“ und trug echte „Warntracht“, das andere genießbar und trug falsche, d. h. „Mimikry“, nach E. B. Poultons Terminologie „pseudoposematische“ Tracht. Waren beide Tiere „ekelhaft“, dann war es „Fritz Müllersche Mimikry“, richtig „Gemeinsame Warntracht“, nach Poultons Namengebung „Synaposematismus“, und der ökologische Vorteil war der, daß die Feinde statt zweier verschiedener Warntrachten nur eine einzige kennenzulernen brauchten, daß also beide Arten zusammen nur so viele Opfer zu stellen hatten, wie sonst jede Art für sich allein hätten stellen müssen.

Der Uneingeweihte legt sich vielleicht die Frage vor, es müsse doch recht schwierig gewesen sein, aus toten Insekten zu erkennen, welche

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

Art den Urwaldvögeln Brasiliens besser, welche ihnen minder gut schmeckte und welche ihnen ganz „widerwärtig“ war.

Aber so schwer nahmen die Begründer und Ausbauer jener Hypothesen die Sache nicht. Ein leichter Duft, den das lebende oder tote Insekt ausströmte, ein Tröpfchen Flüssigkeit, das ihm bei Berührung entfiel, reichte, auch wenn es dem Geruchssinne des Menschen nicht unangenehm war, völlig hin, um einen hypothetischen „Ekelgeruch“ oder „Ekelgeschmack“ und damit einen „Schutz vor Feinden“ zu begründen. Große Familien wurden, lediglich weil einzelne der zu ihnen gehörenden Arten einen solchen Duft besaßen, kurzerhand für „widerwärtig“ erklärt. Daß hierbei ziemlich alles der reinen Willkür in die Hand gelegt war, daß ein Forscher so, der andere entgegengesetzt urteilte, daß die Wirrnis immer größer wurde, bis schließlich die geniale Hypothese Fritz Müllers aller Not ein Ende machte, indem sie den Forscher von der auch mit allen Schätzen der Sammlungsschachtel nicht lösbaren Frage, was „Modell“ und was „Nachahmer“ sei, endgültig erlöste — von alledem habe ich andernorts ausführlich gesprochen¹⁾. Für die Zwecke des Folgenden genügt diese kurze Kennzeichnung der Sachlage.

Zu den berühmtesten Warnfärbungen nun gehört außer dem Gelb-schwarz der giftstachelbegabten Wespen, über das ich an anderer Stelle abgehandelt habe²⁾, auch das Rot-schwarz der Coccinelliden. Warum gerade diesen Farbenzusammenstellungen etwas besonders Drohendes für den Feind anhaften sollte, ist nicht völlig klar. Ein einfaches grelles Rot, Gelb oder selbst Weiß wäre zuverlässig viel auffälliger; und weithin schreiende Auffälligkeit ist ja doch hier das Wirkende.

Offensichtlich haben hier menschliche Gefühle hineingespielt. Die gelb-schwarzen Wespen fürchtet der Mensch von allen Insekten am meisten; ihre Färbung erscheint ihm als „Warntracht“ passend. Schwarz und rot malt die Volksphantasie den Gottseibeius; rot ist die Farbe des Blutes, des Aufruhrs, des Schreckens, der Warnlichter — so vieles den Menschen Erregende ist rot.

Aber wissen wir denn, welchen Empfindungswert das, was wir „rot“ nennen, in den Sehorganen und Gehirnen anderer Wesen hat? Gibt es doch selbst unter den Menschen Farbenblinde, für die jene Strahlen nur den Wert eines dunkeln, stumpfen Grautons haben, wie ihn auch

¹⁾ Welchen Quellen entspringen die biologischen Trachthypothesen? V. Fritz Müller. Zool. Anz. 1922, 54 S. 185—190. — Die Frage der Schutzanpassungen im Tierreich, mit besonderer Berücksichtigung der Färbungsanpassungen. Sammlung „Wissen und Wirken“, 57. Bd. Karlsruhe 1929, Verl. G. Braun, S. 29—32.

²⁾ Die Wespenmimikry oder Sphekoidie. Verh. Zool.-bot. Ges. Wien 1921, 70 S. 316—385.

das farbentüchtige Menschenauge bei hereinbrechender Dunkelheit an Stelle des Rot sieht.

Überall, wo wir in diesen Hypothesen schärfer hinschauen, blickt uns unbewußter Anthropodoxismus entgegen. Die Befreiung von menschenhaften Grundvorstellungen muß die erste Forderung zur wissenschaftlichen Lösung dieser Probleme sein.

In der Literatur des letzten Halbjahrhunderts gelten die Coccinelliden als Musterbeispiele von Warntracht. Ich gebe nur ein einziges zeitgemäßes Zitat für viele. A. Jacobi in seinem Mimikrybuche¹⁾ sagt: „Diese (d. i. die *Coccinellidae*) können nach vielen ihrer Eigenschaften, nämlich der grellen Farbe, sichtbaren Lebensweise und Langsamkeit, besonders aber wegen der Absonderung ihres übelriechenden-scharfen Blutes auf Reiz hin allgemein als immun gelten. In der Tat

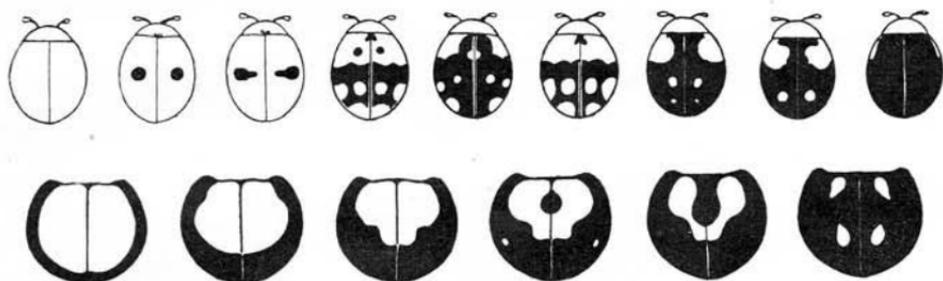


Abb. 3. — Oben: Einige Aberrationstypen der einheimischen *Adalia bipunctata* L. (Schematisch; nach H. v. Lengerken und Chr. Schröder.)
Unten: Einige Typen der Flügeldeckenzeichnung von *Ailocaria (Caria) tetrasticta* Fairm. (Afrika). (Schematisch; nach R. Korschefsky.)

wurden sie nach Versuchen von J. Weir, Poulton und Wallace von Kaltblütern verschmäht, und von freilebenden Vögeln darf man dasselbe annehmen, da nach Rey²⁾ die Coccinellen nur 3,4% von deren Käfernahrung ausmachen; die Ausnahmen stellen in allen Zonen zumeist die Kuckucke³⁾, die ja überhaupt am wenigsten heikel sind.“

Auf die Vorführung weiterer Belegstellen für die jedermann bekannte Anschauung vom Geschütztsein der Coccinelliden glaube ich verzichten zu dürfen. Ich stelle fest:

Das „Bluten“ der Coccinelliden gilt allgemein als wirksames Abwehrmittel gegen Feinde und in logischer Folge dessen wird die typische Grellfärbung, die viele Arten dieser Familie besitzen, als echte Warnfärbung aufgefaßt.

Dem nachdenklichen Forscher drängt sich bei der „Warntracht“ der Coccinelliden allerdings eine Frage auf: Wie verträgt sich das Prin-

¹⁾ Mimikry und verwandte Erscheinungen. Braunschweig 1913, S. 128.

²⁾ E. Rey, Ornithol. Monatsschr. 1909, 34 S. 26.

³⁾ Fowler, W., Proceed. Entom. Soc. London 1901, p. 41. — F. Dahl, Das Leben der Vögel im Bismarckarchipel. Mitt. d. Zool. Sammlg. Berlin 1899, I S. 172—173.

zip der „Warnfärbung“ mit der außerordentlich großen Zeichnungsvariabilität der Coccinelliden? Da variiert eine und dieselbe Art von fleckenlosem Rot bis zu völligem Schwarz in den verschiedensten,

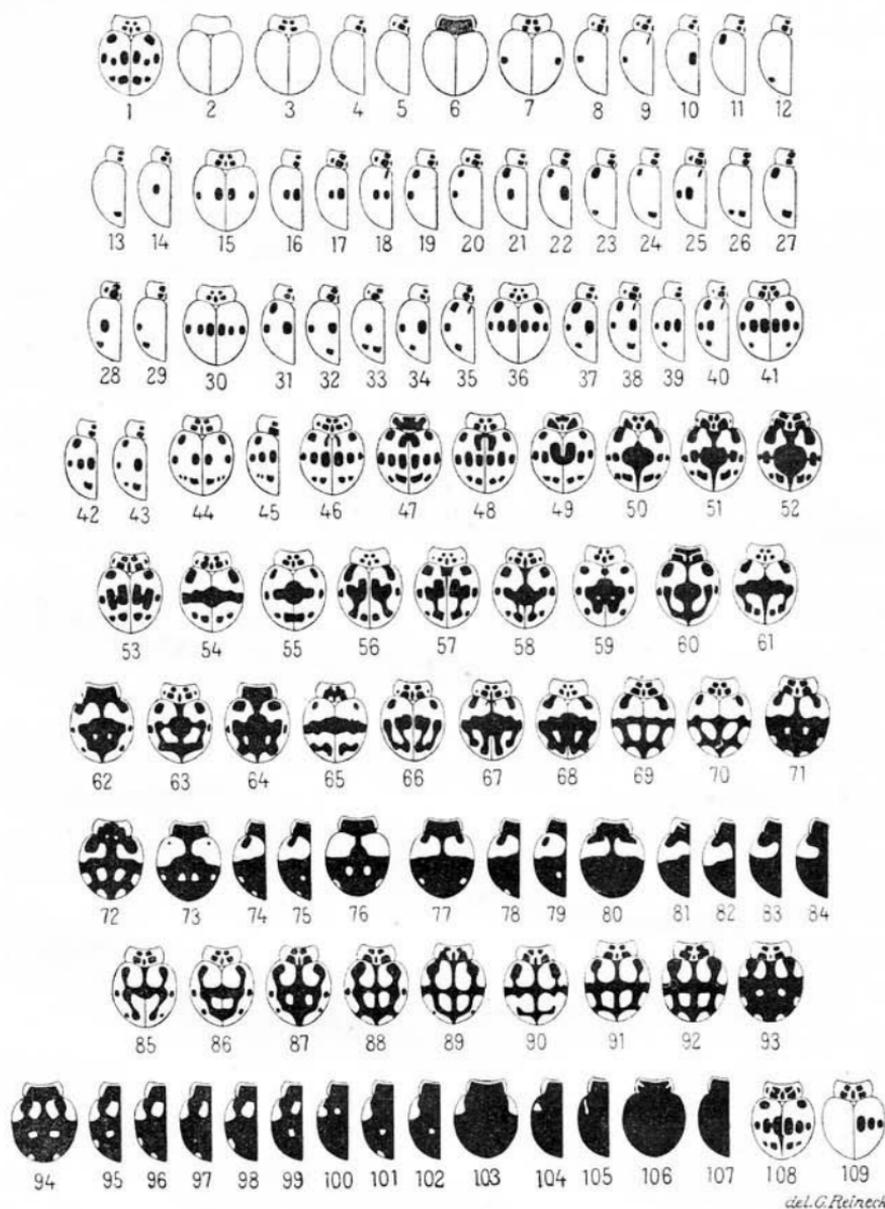


Abb. 4. — Übersicht der Variabilität der *Coccinella (Adalia) 10-punctata* L. — Die zahlreichen „Warnfärbungen“ einer einzigen einheimischen Coccinellidenart. (Nach G. Reineck.)

einander völlig unähnlichen Zeichnungsbildern; dergestalt, daß diese einzige Art in Wirklichkeit nicht eine, sondern eine ganze Anzahl verschiedener „Warnfärbungen“ annimmt.

(Einige schematische Bilder der Flügeldeckenzeichnungsvariabilität einzelner Arten mögen dies anschaulich machen¹⁾ [Abb. 3 und 4]. Insbesondere Abb. 4 gibt eine gute Vorstellung von den vielen verschiedenen Warltrachten, die sich eine einzige Art zu leisten vermag²⁾. Es sind sogar grinsende Clown-Gesichter darunter, die die Art zu schneiden vermag, so etwa die Teilbildchen 60 und 63 der Abb. 4.)

Ein Verhalten wie dieses läuft aber der Warltrachtidee geradenwegs zuwider. Je mehr Arten die gleiche Warltracht erwerben, desto größer ist doch der Nutzen, den jeder einzelne Teilnehmer davonträgt; denn desto kleiner ist dementsprechend der Anteil an Opfern, den die einzelne Art zum Gesamtopfer an die warltrachtlernenden Feinde beitragen muß. Darauf beruhen ja doch die sog. „Mimikryringe“, zu denen sich mehrere Arten zusammenschließen — korrekter gesagt: durch natürliche Auslese zusammengeschlossen worden sein sollen —, um in gemeinsamer Warltracht den Beitrag des Einzelnen auf das Mindestmaß

¹⁾ Zu den Abbildungen wurden benutzt: H. v. Lengerken, *Coleoptera*, in: Biologie der Tiere Deutschlands, hrsg. v. P. Schulze, Liefg. 12, Teil 40. Berlin 1924 S. 61 (*Ad. bipunctata* L.); R. Korschefsky, Synonym. und andere Bemerkungen zum Genus *Caria* Muls. = *Ailocaria* Crotch., Zool. Anz. 82. Bd. (Wasmann-Festband) 1929 S. 87; G. Reineck, Über die Aberrationsfähigkeit von *Coccinella 10-punctata* L. Arch. f. Naturgesch. 83. Jahrg., Abt. A, 1917 (ersch. 1919) S. 44.

²⁾ Die Systematik hat die ungemein zahlreichen Zeichnungsaberrationen der hier dargestellten *Coccinella (Adalia) 10-punctata* L. — und der gezeichneten Coccinelliden überhaupt — zu einem Großteil mit Namen belegt, die allerdings glücklicherweise außerhalb der derzeit gültigen Nomenklaturregeln stehen und von der Wissenschaft nicht beachtet zu werden brauchen. Der *Catalogus Coleopterorum regionis palaearticae* von A. Winkler (Pars 7, Wien 1927, Spalte 774—776) führt bei genannter Art nicht weniger als 85 solcher Aberrationsnamen auf, die an sich vielfach nichts ausdrücken — es sind viele Widmungsamen an Sammler u. a. darunter — und die ihr Dasein wenigstens zu einem Teil dem lebhaften Unsterblichkeitsbedürfnis eifriger, ehrlich begeisterter Männer verdanken, denen leider der Ausblick auf die wirklichen Bedürfnisse der zoologischen Systematik fehlt.

Die minder variable *Adalia bipunctata* L. schleppt in genanntem *Catalogus* immerhin noch 57 Aberrationsnamen nach, die naturgemäß den wirklichen Variationsumfang keineswegs erschöpfen. Die gemeine *Adonia variegata* Goeze hat 95 solcher Namen bei sich.

Der Ausweg aus diesem Namenfasching liegt in der Verwendung freier, eigenschaftsbezeichnender Kennworte, Attribute, bzw. — bei komplizierteren Zeichnungen — einfacher Formeln, Schemata u. dgl., die mit wenigen Zeichen die Eigenschaften unmittelbar ausdrücken, die Formen in ihrer charakteristischen Eigenart bezeichnen, ohne die Systematik in einer Namenflut zu ertränken. (Vgl. des Verfassers Arbeiten: Ein neues System der Varietätenbezeichnung: Das freie Attribut. Entom. Blätt. 19. Jg., 1923 S. 18—29 u. 80—86. — Über die Verwendbarkeit des „freien Attributs“ als Varietätenbezeichnung bei Aufstellung entomologischer Sammlungen. Z. angew. Entomol. 1924, 10 S. 480—485. — Sollen Aberrationen benannt werden? Eine allgemeine Erörterung mit besonderer Beziehung auf den Halticinen-Teil des Winklerschen *Catalogus Coleopterorum regionis palaearticae*. Koleopterol. Rundsch. 1930, 15 S. 213—230.

herabzudrücken. Dieses Prinzip aber, mit dem man das Entstehen täuschend ähnlicher Tiertrachten zu erklären versucht hat — hier wird es von der Natur selbst verworfen, indem sich eine einzige Art freiwillig in eine Reihe verschiedener Wartrachten zersplittert, von denen jede von den jagenden Feinden einzeln kennengelernt werden muß.

Das ist klärlich das Gegenteil jener Voraussetzungen, auf denen die „Fritz Müllersche Mimikry“ aufgebaut ist.

• 4. Coccinellidennachahmer unter den Arthropoden

Die Käferfamilie *Coccinellidae* umfaßt — nach A. Handlirsch¹⁾ — etwa 3000 bekannte Arten aus gegen 200 Gattungen; durchwegs kleine bis mittelgroße, oft halbkugelig geformte und zu einem Großteil charakteristisch gezeichnete Tiere. Die Familie zerfällt in drei Unterfamilien: *Epilachninae*, *Coccinellinae* und *Lithophilinae*. Die relativ artenarme Gruppe der *Lithophilinae* spielt für unsere Frage keine Rolle; die pflanzenfressenden Epilachninen und die blatt- und schildlausfressenden Coccinellinen stellen aus ihren Reihen die bekannten rot und schwarzen oder gelb und schwarzen Mimikrymodelle. Aber auch hier sind auffällige unter wenig auffällige Formen gemischt. Die Arten der Gattung *Epilachna* sind ansehnlich, gelbrot mit schwarzen Tupfen, auffällig, (vgl. die Abb. 5²⁾ der europäischen *Epilachna chrysomelina*); die bei uns — z. B. auf Kleefeldern — häufigen *Subcoccinella*-Formen sind ähnlich gefärbt und gezeichnet, doch für eine richtige Auffälligkeit zu klein; unauffällig und meist zeichnungslos ist die ebenso kleine *Cynegetis impunctata*.

Die eigentlichen Mimikrymodelle stellen die *Coccinellinae*, und unter diesen wieder die Tribus *Coccinellini*, mit einer Reihe von Gattungen, wie *Coccinella* L., *Adalia* Muls., *Adonia* Muls., *Hippodamia* Muls., *Halysia* Muls. usw. Die bekannteste, bezeichnendste Form ist zweifellos *Coccinella septempunctata* L., das aller Welt geläufige siebenpunktige „Marienkäferchen“. Gerade diese bekannteste Art ändert allerdings in Färbung und Zeichnung vergleichsweise nur sehr wenig ab. Dieser Käfer ist, neben den weiteren gemeinen Arten

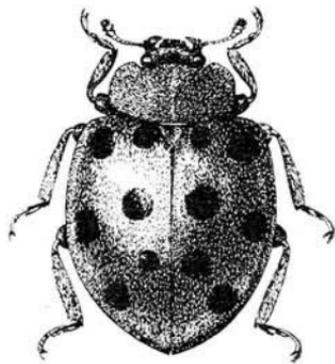


Abb. 5. — *Epilachna chrysomelina* F.
(Nach N. Bogdanov-Katjkov.)

¹⁾ Ch. Schröders Handb. d. Entomol. 3 S. 611.

²⁾ Entnommen aus: N. Bogdanov-Katjkov, Révision des Coccinellides nuisibles aux plantes cultivées. Leningrad 1917 p. 4 (russisch).

Adalia bipunctata L., *Adonia variegata* Goeze und etlichen Verwandten das gebräuchlichste Versuchstier.

Erst in weiterer Linie kommt die Tribus *Chilocorini* mit den viel Schwarzfärbung tragenden Gattungen *Chilocorus* Leach und *Exochomus* Redtb.

Wenig typisch hinsichtlich „Warnfärbung“ sind die unansehnlichen, kleinen, behaarten Arten der Tribus *Scymnini*, hauptsächlich durch die artenreiche Gattung *Scymnus* Kug. vertreten, sowie die *Coccidulini* mit den häufigen rötlichen, gestreckten Arten *Coccidula rufa* Hbst. und *scutellata* Hbst.

Hiermit mögen wenigstens andeutungsweise die paläarktischen und nearktischen Coccinelliden gekennzeichnet sein. Kaum anders liegen die Verhältnisse in den Tropen.

Wir wenden uns nunmehr der berühmt gewordenen „Coccinellidenmimikry“ zu und geben einen erstmalig umfassenden — wenn auch keineswegs erschöpfenden — Überblick über dieselbe.

Unter den Gliedertieren werden Arten aus vier großen Gruppen einer als „Schutz“ zu deutenden Ähnlichkeit mit Coccinelliden geziehen; nämlich einige Spinnen, von den Insekten Orthopteren, und zwar sowohl Heuschrecken als auch Schaben (Blattiden), dann Hemipteren, und zwar sowohl Wanzen (Heteropteren) als auch Zikaden (Membraciden), und schließlich Coleopteren, Käfer verschiedener Familien.

a) Spinnen als Coccinellidennachahmer

In seiner fleißigen Arbeit über mimetische Insekten und Spinnen Borneos¹⁾ stellt R. Shelford, einst Kurator des Sarawak-Museums in Kuching auf Borneo, eine kleine Gruppe Arthropoden zusammen, die seiner Meinung nach Nachahmer der Coccinellide *Caria dilatata* sein könnten, einer rot-schwarzen Art vom ungefähren Ansehen unserer *Coccinella septempunctata*, jedoch größer. Unter diesen „Nachahmern“ erwähnt er auch eine Arachnide unbekannter Gattungs- und Artzugehörigkeit, „a spider with large red abdomen spotted with black.“ Leider bildet er sie nicht ab.

Doenitz zeigte in der Gesellschaft naturforschender Freunde Berlin²⁾ japanische *Peltosoma*, die Coccinellen ähnelten. E. Peckham³⁾ teilt mit, daß *Coccorchestes cupreus* und *Homalattus coccinelloides* Coccinellen vortäuschen.

Weitere Angaben macht R. J. Pocock in seiner Arbeit „Mimicry

1) Proc. Zool. Soc. London 1902, 2 p. 268, 270.

2) Sitzungsber. 1887 S. 97—102.

3) Occas. Papers Natur. Hist. Soc. Wisconsin. I.

in Spiders“¹⁾. Die in Natal lebende Spinne *Paraplectana thorntoni* ahmt die dortige Coccinellide *Chilomenes lunata* nach. A. Jacobi²⁾, der den Fall zitiert, bemerkt hierzu erläuternd: „Hier kommt die Ähnlichkeit neben der Färbung zustande durch eine Verkürzung der Beine und Überwölbung des Kopfbruststücks durch den aufgetriebenen Hinterleib, wodurch die sonst so bezeichnende Einschnürung zwischen beiden Körperabschnitten zum Verschwinden gebracht wird.“

Es kommt aber eine solche zäsurlose Körperform bei sehr vielen Spinnen vor, die völlig anders gefärbt sind und nicht an Marienkäfer erinnern; andererseits kommt ein grelles Rot mit schwarzen Punkten z. B. bei den *Gasteracantha*-Arten vor, die schon durch ihre bizarren Körperstacheln gewiß nicht mit Coccinellen verwechselt werden können.

b) Orthopteren als Coccinellidennachahmer

a) Blattiden

K. Semper bringt in seinem Buche „Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere“³⁾ die Holzschnitte einiger mimetischer Insekten der Philippinen, darunter: „*Phoraspis* (eine Heuschrecke) ahmt eine Coccinellide nach.“ Nähere Angaben fehlen. Die Abbildungen — in Naturgröße! — sind mittelmäßig; die Ähnlichkeit der Gestalt ist vorhanden, die Zeichnung ist stark verschieden; der Blattide fehlen die Punkte. Das Bild wird von A. R. Wallace in seinem Buche „Darwinismus“⁴⁾, reproduziert. Die Blattide — es handelt sich offenbar um das heute als *Prosoplecta ligata* Br. bezeichnete Tier — ist bei Semper und Wallace irrtümlich als „Heuschrecke“, in der Übersetzung des Wallaceschen Buches als „Grylle“ angegeben. Ich gebe ein vergrößertes Bild nach Semper (Abb. 6). R. Shelford (s. unten) betont, daß die verwandte Art *Prosoplecta semperi* Shelf. eine viel bessere Coccinellidennachahmerin ist (vgl. Abb. 7).

E. Haase in seinen „Untersuchungen über die Mimicry“⁵⁾ zitiert Sempers Angabe unter Namenergänzung: „Die der neotropischen *Phoraspis* nahestehende Gattung *Cassidodes* Brunn. mit fast ungerippten und sich in der Ruhelage nur unbedeutend deckenden Elytren und einer einzigen Art, *C. ligata* Brunn. (Philippinen), gleicht, wie zuerst K. Semper hervorhob, in den hellen Randflecken des Halsschildes und dem Saum der Flügeldecken dort vorkommenden Coccinellen.“

Wenn Haase jedoch das Tagleben dieser exotischen Schabe mit

¹⁾ Journ. Linnean Soc., Zool. 1908, 30 p. 257.

²⁾ Mimikry etc. 1913 S. 78.

³⁾ Internat. wiss. Bibliothek. Leipzig 1880, F. A. Brockhaus. II. Teil, S. 236.

⁴⁾ S. 395.

⁵⁾ Stuttgart 1893, Verl. Erwin Nägele, II. Teil, S. 7.

Mimikry in Beziehung bringt, so ist zu betonen, daß auch unter den einheimischen Waldschaben, die nichts von Mimikry wissen, richtige Tagtiere sind, z. B. die gemeine *Ectobia lapponica*.

Die zweifellos schönste Arbeit über den Gegenstand aber hat R. Shelford geliefert¹⁾. Er bespricht die mimetischen Blattiden und ihre Modelle ausführlich. Die Blattiden neigen ganz allgemein zu einer gewissen Käferähnlichkeit, wie die von verschiedenen Autoren gegebenen

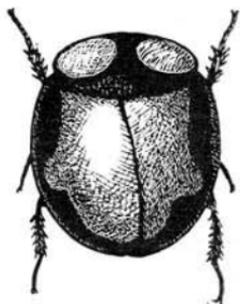


Abb. 6. — *Cassidodes ligata* Brunn., Blattide (Philippinen); daneben (rechts) eine ebendort lebende Coccinellide. (Nach K. Semper.)

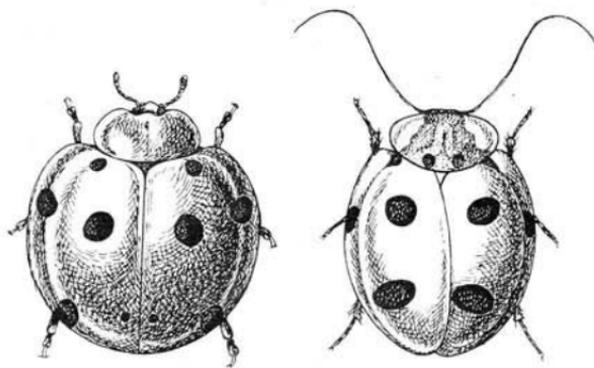


Abb. 7. — *Leis dunlopi* Crotch, Coccin. (links); *Prosoplecta semperi* Shelf., Blattide (rechts). — Philippinen; Länge ca. 10 mm. (Nach Farbtafel XLVIII, Fig. 12, 13, bei R. Shelford.)

punctata Br. ist — nach Shelfords eigenem Urteil — gleichfalls eher chrysomelidenähnlich. *P. trifaria* Walk. ist eine schöne Nachahmerin der Chrysomelide (Galerucine), *Oides biplagiata*, wogegen *P. nigroplagiata* Shelf. die Cassidine *Prioptera sinuata* Oliv. nachahmt. *P. semperi* Shelf. mimt die Coccinellide *Leis dunlopi* Crotch; *P. (Cassidodes) ligata* ist bereits als Coccinellidenmimetikerin erwähnt (Semper, Haase). *P. quadriplagiata* Walk. ähnelt einigermaßen einem Erotyliden der Gattung *Aulacochelus* oder *Cyrtomorphus*; *P. nigra* Shelf. ist vielleicht die Kopie irgendeiner Chrysomelide. *P. gutticollis* Walk. ähnelt einer

Namen *lycoides*, *buprestoides*, *coccinelloides*, *dytiscoides*, *silphoides* erweisen. Die Arten der Gattung *Prosoplecta* sind, mit wenigen Ausnahmen, coccinellidenähnlich; ihr Körperumriß ist rundlich, die Gestalt gewölbt, die Oberfläche glatt und glänzend, die Deckflügel hornig, mit verloschenen Adern, die Färbung lebhaft. Die apikale Flügelfaltung ist eine eigenartige, unter den Blattiden einzig dastehende, und Shelford meint, sie sei „a modification brought about by the mimetic resemblance.“ Die Arten bewohnen die Philippinen, Celebes, Batchian und Ceram. *Prosoplecta coccinella* Sauss. gleicht ungeachtet ihres Namens keiner *Coccinella*, sondern eher einer kleinen Chrysomelide. *P. bi-*

¹⁾ Mimicry amongst the *Blattidae*. Proc. Zool. Soc. London 1912 p. 358—376.

Coccinellide, desgleichen *P. mimas* Shelf.; *P. coelophoroides* Shelf. ist ein bewundernswertes Abbild der Coccinelliden *Coelophora formosa* Cr. und *Anisolemnia distaura* Muls. (Abb. 8). Die verwandten Blattiden *Melyroidea mimetica* Shelf. und *M. magnifica* Shelf. ähneln eher Telephoriden (Canthariden).

Eine prächtige Farbtafel (Plate XLVIII) gibt anschauliche Bilder dieser Tiere und ihrer in der Tat erstaunlichen Ähnlichkeiten. Dem Unbefangenen fällt allerdings der Wankelmuth der Gattung im Nachahmen auf: einige Arten wählen sich Chrysomeliden (Chrysomelinen, Galerucinen, Cassidinen), andere Coccinelliden, wieder andere Erotyliden oder Canthariden als Modelle. Wie solches mit Hilfe von „Auslese“, an die



Abb. 8. — *Prosoplecta coelophoroides* Shelf., Blattide (links); *Anisolemnia distaura* Muls. Coccin. (Mitte); *Coelophora formosa* Crotch, Coccin. (rechts). — Sämtlich Nord-Celebes; Länge ca. 10 mm. (Nach Farbtafel XLVIII, Fig. 19, 20, 21, bei R. Shelford.)

Shelford stets denkt, geschehen sein sollte, ist kaum anschaulich vorstellbar. Wir müssen stets festhalten: „Auslese“ ist „Ausmerzung des Andersausgestatteten.“

A. Jacobi in seinem zitierten Buche¹⁾ sagt in Anlehnung an oben erwähnte Tatsachen folgendes: „Unter den Nachahmern (der Coccinelliden) . . . ist besonders die Beteiligung der Schaben (*Blattoidea*) bemerkenswert, weil sie mit einer völligen Aufgabe der gewöhnlichen Lebensweise dieser altertümlichen Geradflügler einhergeht. Während die überwiegende Zahl düsterbraun gefärbt ist und ein sehr verborgenes Leben führt, gibt es auch solche, die in bunten, scharf verteilten Farben prangen und sich furchtlos im Tageslicht zeigen.“

Die schon erwähnte einheimische *Ectobia*, die sich tagsüber allenthalben an sonnigen Büschen an Waldrändern herumtreibt, erweist indes zur Genüge, daß von einem „völligen Aufgeben der gewohnten Lebensweise“ kaum gesprochen werden kann und daß eine taglebende Schabe recht gut auch ohne bunte Mimikry durchkommt.

¹⁾ Mimikry usw. S. 128.

Die Schaben sollen zwar selbständig einen Schutzgestank besitzen, aber gerade den bunten *Prosoplecta*-Arten soll er fehlen. Und „so darf man“ — meint Jacobi — „pseudaposematische Nachäffung annehmen, zumal diese Formen wieder recht selten sind.“

β) *Locustiden*

In seiner bereits erwähnten Arbeit über die Mimikry borneanischer Insekten (1902, p. 268, 270) führt R. Shelford als Nachahmerin der Coccinellide *Caria dilatata* auch eine Locustide, der Gattung *Gammarettix* nahestehend, an. Das Tier, offenbar eine Larve, ist (auf Tafel XXIII Abb. 34) in Naturgröße farbig wiedergegeben. Das langbeinige, relativ schlanke Wesen zeigt im Bilde weder in Gestalt, noch in Färbung, noch in Zeichnung eine nennenswerte Ähnlichkeit mit dem angeblichen Modell. Ähnlichkeiten solcher Art lassen sich in der heimischen Fauna leichtlich zu Hunderten zusammenstellen; es ist ausgeschlossen, daß ein halbwegs gut sehendes Lebewesen diese Tiere miteinander verwechseln könnte.

c) Rhynchoten als Coccinellidennachahmer

a) *Hemiptera heteroptera*, Wanzen

G. A. K. Marshall¹⁾ hat unter anderen mimetischen Insekten aus Südafrika auch einen Pentatomiden, *Steganocerus multipunctatus* abgebildet, der zweien Coccinellidenarten, *Epilachna dregei* und *Chilomenes lunata*, in Umriß und Farbzeichnung in der Tat sehr ähnlich ist; die Wanze ist allerdings beträchtlich größer. Marshall fand alle drei Tierarten häufig beisammen auf den Blüten von *Lantana*. Da sie sämtlich auffällig und übel-schmeckend sind, stellen sie — nach Marshall — zweifellos eine synaposematische Gruppe („Fritz Müllersche Mimikry“) dar. Ich sah *Steganocerus multipunctatus* und *Epilachna dregei* (Mashonaland) in der Schausammlung des British Museum (Natural History) in London und bestätige gern die Ähnlichkeit.

Gleichfalls aus Südafrika (Natal) melden F. A. Dixey und G. B. Longstaff²⁾ die stinkende Pentatomide *Antestia variegata* Thunb., die von beiden Forschern zuerst für eine Coccinellide gehalten wurde. Sie fand sich in Anzahl auf Kompositen.

R. Shelford³⁾ trägt einen Fall von Borneo bei. Die Pentatomide (Asopine) *Blachia ducalis* Wlk. soll die Coccinellide *Caria dilatata* nachahmen. Die Wanze hat indes, auf dem naturgroßen Bilde, keine Coccin-

¹⁾ Trans. Entom. Soc. London 1902, plate 19, fig. 39—42; p. 520.

²⁾ Trans. Entom. Soc. London 1907 p. 321.

³⁾ Proc. Zool. Soc. London 1902, vol. 2, plate 23, fig. 30 u. 33; p. 268, 270.

nellengestalt, sondern richtigen Pentatomidenhabitus; sie ist gelb anstatt rot und nach anderem Muster schwarz getupft. Ich halte diesen Fall für kein brauchbares Ähnlichkeitsbeispiel.

Andernorts erwähnt R. Shelford¹⁾ ohne Anführung von Namen, daß viele Wanzen aus der Familie der Scutelleriden Coccinellidenhabitus zeigen.

β) *Membraciden, Buckelzikaden*

Bekanntlich nehmen zahlreiche exotische Buckelzirpen durch groteske Überentwicklung ihres Halsschildes, der viel größer werden kann als das gesamte übrige Tier, ungemein bizarre Gestalten an. G. B. Buckton hat eine Monographie dieser Tiere geschrieben²⁾, und E. B. Poulton hat ihr wohlgemeinte selektionshypothetische Bemerkungen über die biologische Bedeutung dieser seltsamen Gestalten und Färbungen beigefügt.

Hinsichtlich der buntfarbigen Membracidengattung *Darnis* (Plates XXII und XXIII), hält es Poulton für höchst wahrscheinlich, daß sie widerwärtige Käfer, wie etwa Blattkäfer oder Coccinelliden, nachahme. Man müßte nur, meint er, in einer größeren Musealsammlung nach ähnlichen Käfern aus den gleichen Ländern stöbern (echte Museumsmimikry!).

Das Genus *Combophora* und das Subgenus *Anchistrotus* unter den Darninen scheinen ihm gleichfalls Mimetiker zu sein (Plates XXXI und XXXII). Das Modell für *Combophora beskii* (Pl. XXXI, Fig. 1 und 2) dürfte eine *Coccinella* oder ein coccinellenähnlicher Käfer sein.

Wiewohl nun die Homoptera unter den Rhynchoten des Schutzgestanks entbehren, also im Gegensatz zu den stinkenden Heteropteren eigentlich ihren Feinden genießbar sein müßten, hält sie Poulton dennoch für ungenießbare Tiere und ihre Mimikry für eine Fritz Müllersche, also für gemeinsame echte Warntracht oder Synaposematismus; und zwar lediglich deshalb, weil viele Färbungen und Zeichnungen in dieser Gruppe etwas selbständig Grelles, Auffälliges haben und für sie die „Modelle“ fehlen. Wir werfen hier einen Blick in die Werkstatt eines großen Mimikrylehrers: Anstatt den ausständigen Nachweis zu erbringen, daß grellfarbige Tiere wirklich ihren Feinden widerwärtig schmecken, erklärt man geruchlose Tiere kurzerhand für schlechtschmeckend, bloß weil man noch kein halbwegs ähnliches Modell für sie finden konnte.

d) Käfer als Coccinellidennachahmer

Als die Dogmen von Warntracht und Mimikry noch nicht jedermann so geläufig waren wie heute, schrieb O. Thieme, ein Mann von reicher, in Südamerika erworbener Tropenerfahrung, einen belangreichen Auf-

¹⁾ Proc. Zool. Soc. London 1912 p. 363.

²⁾ A Monograph of the Membracidae. London 1903, Lovell Reeve & Co.

satz unter dem bescheidenen Titel: „Fragmentarisches über Analogien im Habitus zwischen Coleopteren-species verschiedener Gattungen und Familien“¹⁾. (Ein Titel in dieser wohlthuend bescheidenen Fassung würde für so manche spätere anspruchsvoll auftretende Mimikryarbeit der einzig treffende gewesen sein).

Thieme spricht über die Gattungen *Epilachna* (Coccinellide), *Doryphora* (Chrysomelide) und *Nilio* (Nilionide), die gegenseitig und außerdem mit vielen Erotyliden und sogar einzelnen Cassididen Übereinstimmungen aufweisen.

„Als ich zum erstenmal die schöne *Doryphora epilachnoides* Stål von Büschen bei Aguas largas (Columbia, Südamerika) klopfte, an derselben Lokalität, wo die typische Form der *Epilachna Proteus* Guér. auf Solanumgewächsen sehr häufig ist, glaubte ich im ersten Augenblicke eine niedliche Varietät der genannten, sehr wandelbaren *Epilachna*-Art vor mir zu haben. Und vergleiche ich dann wieder die von Erichson aus Chanchamayo, also ebenfalls aus der terra templada der Cordillere, beschriebenen *Doryphora*-Arten mit den Epilachnen, die aus der gleichen Gegend von Innerperu stammen, so treten auch hier mehr oder weniger deutliche Analogien zutage. *Doryphora ambigua* Erichs. und *nigrolineata* Erichs. weisen deutlich auf eine Gruppe von Epilachnen hin, wo *velata* Erichs., *cacica* Guér., *dorsigera* Erichs., *discolor* Erichs. und mehrere jenen Doryphoren noch ähnlichere stehen, zu denen mir leider die Namen fehlen. Ebenso verhält sich *Doryphora xantholoma* Stål und *notaticollis* Stål zu den *Epilachna*-Arten, die mit diesen Doryphoren aus Blumenau unseren Sammlungen zuzukommen pflegen, nämlich *albicincta* Germ., *clandestina* Muls., *circumcincta* Muls. *Doryphora limbatipennis* Stål und *sticticeps* Stål erstreben dagegen wieder eine Ähnlichkeit mit *Epilachna humeralis* Latr., die als Varietät zu *Proteus* Guér. genommen zu werden pflegt; und nach einer anderen Richtung hin nähert sie sich gewissen Erotyliden, wie z. B. *Aegithus nigrocinctus* Erichs. Schließlich muß hier noch der Übereinstimmung von *Doryphora cassidea* Erichs. mit der Casside *Omaspides specularis* Erichs. gedacht werden, die beide ebenfalls aus Chanchamayo stammen, dem großen Brutherde für imitatorische Bildungen.“

„Wie sich von einer anderen Seite her wieder die *Nilio*-Arten dem Aussehen der Epilachnen nähern, darauf ist von Gerstäcker²⁾ hinge-

¹⁾ Berl. Entom. Zeitschr. 1884, 28 S. 196—197. — Lange vor Thieme hatte A. Gerstäcker (Stett. Entom. Zeitg. 1863, 24 S. 408—436 eine ähnliche Zusammenstellung von Formanalogien bei Insekten gegeben.

²⁾ Gerstäcker, a. a. O. S. 432, erwähnt die Ähnlichkeit von *Nilio*-Arten (Südamerika) mit *Epilachna*-Arten (Südamerika); ferner die Ähnlichkeit der Endomychide *Panomoea coccinellina* Gerst. (Philippinen) mit der Coccinellide *Leis dilatata* Fab. (Ostindien).

wiesen worden; mehr jedoch drängen sie sich in die Analogie der zu den Erotyliden gehörenden Gattung *Aegithus* F., in deren Gesellschaft sie angetroffen werden.“

Des weiteren erwähnt Thieme (S. 200) des eigenartigen Farbens Schmuckes, der die Coccinellidengattungen *Seladia* Muls. und *Macaria* Muls. vor allen anderen auszeichnet. Diese Tiere leben in Schwämmen. „Es wirkt geradezu überraschend, wenn man *Seladia Erato* Muls. mit der pilzfressenden *Lia albosinuata* Perty (Carabide) zusammenbringt. *Macaria Josephinae* Crotch berührt sich dagegen wieder in offenbarster Weise mit den *Iphiclus*-Arten (Erotyliden), z. B. mit *sedecimmaculatus* Bucqu. Auch mehreren anderen Arten aus der Gattung *Habrodactylus* (*Morphoides*, Erotyliden) gleicht sie und zeigt ebenso mit *Eurycôleus poecilopterus* Bucqu. im Habitus manches Verwandte.“

Thiemes Skizze geht von anderen Grundgedanken als die Mimikryhypothese aus. Thiemes Ausgangspunkt ist die Tatsachenbeobachtung, daß sich insbesondere in den warmen Ländern „meist bestimmte Färbungs- und Gestaltungsgruppen an jeder einzelnen Lokalität bilden, die dann jedesmal sozusagen eine gemeinsame Idee zum Ausdruck zu bringen suchen; derartig, daß ein geübtes und für diesbezügliche Beobachtungen einigermaßen geschultes Auge in sehr vielen Fällen das genaue Vaterland der ihm vorgeführten Spezies aus der Analogie anderer ihm bereits bekannter Arten, wenn schon aus weit entlegenen Familien, divinieren wird.“

Es ist der Gedanke von der Existenz eines bestimmten „Lokalkolorits“, vom Walten eines „Genius loci“. Wir werden gelegentlich auf diesen Gedanken und seine Bedeutung zurückgreifen.

E. Haase in seinem großen Mimikrywerk (Bd. 2, S. 135) erwähnt, daß sich *Doryphora epilachnoides* Stål (Chrysomelide) der *Epilachna radiata* Er. (Coccinellide) „angepaßt“ habe.

Ich selbst besitze eine *Leiochrodes* (Tenebrionide, n. sp., erhalten von H. Gebien) aus Neusüdwest, die in der Tat täuschend einer kleinen Coccinelle ähnlich ist. Die Tenebrioniden gelten im allgemeinen als geschützt.

Etliche coccinellidennachahmende Käfer meldet R. Shelford (1902, p. 242, 270) von Borneo. Es sind dies: die gemeine Cassidide *Prioptera octopunctata*, der kleine Bockkäfer (Saperdine) *Entelopes glauca*, die Blattkäfer *Lema femorata* und *quadripunctata* und der Rüsselkäfer *Apoderus javanicus*. Das Modell ist die Coccinellide *Caria dilatata* F. Die Tiere sind auf der Farbtafel XXIII, Abb. 30—36, naturgroß abgebildet. Bei der Cassidide und den *Lema*-Arten soll die „Mimikry“ eine Müllersche, bei dem Bock- und dem Rüsselkäfer eine Batesche sein.

Betrachten wir die Farbtafel, so werden wir skeptisch gestimmt. Die

Ähnlichkeit der Cassidide mit der Coccinellide mag hingenommen werden; es handelt sich wenigstens um Tiere mit rundlichem Umriß. Allerdings ist nach Shelford die Cassidide selbst ein unschmackhafter Käfer, hätte also eine Nachahmung minder nötig. Wieso aber der walzige Bockkäfer und die langschmale *Lema* von einem sehenden Wesen mit der Coccinellide verwechselt werden sollten, zumal auch Farbton und Zeichnung nicht stimmen, ist für den unbefangenen Betrachter kaum verständlich. Das Unglaublichste aber ist wohl der Rüsselkäfer, der völlig wie unsere heimischen *Apoderus*-Arten gebaut ist, klumpig mit auffällig lang nach vorn ragendem schmalem Hals und Kopf. So sehr wir den guten Willen und die ehrlichen Absichten Shelfords anerkennen — die Vorführung solcher Tiere als „Mimikry“ muß doch abgelehnt werden.

Man hat von „Shelfords prächtiger Mimikry-Arbeit“ gesprochen, wohl ohne zu bedenken, daß nach Shelfords Vorgang jedermann aus der Umgebung von Treuenbrietzen gleich schöne Mimikryfälle in ungefähr gleicher Menge beistellen kann. (Man vergleiche das untenstehende Verzeichnis Donisthorpe's). Ich bitte den Leser, die zitierten Tafelbilder Shelfords zu vergleichen.

An anderer Stelle sagt Shelford (1902, p. 363) allgemein, daß sich unter den Cassididen, Chrysomeliden und Galerucinen Nachahmer von Coccinelliden vorfinden.

Die besten mir bekannt gewordenen Coccinellidennachahmer unter den Chrysomeliden stellt indes die Halticinengattung *Argopistes* Motsch. Die Arten sind über Ost- und Südasien verbreitet und manche von ihnen — z. B. *biplagiatus* Motsch., *coccinelloides* Baly — ähneln in ihren Färbungsaberrationen hinsichtlich Größe, Gestalt, schwarzer Grundfärbung sowie Form und Tönung der roten Flecken auf den Flügeldecken ganz täuschend Coccinelliden der Gattung *Chilocorus*. Der Artnamen *coccinelloides*, sowie der Aberrationsname *micraspoides* (zu *biplagiatus*) deuten schon nomenklatorisch auf Ähnlichkeiten mit Coccinelliden hin. Der Chrysomelidenspezialist J. Weise hat auf eine nächstverwandte Form das Genus *Chilocoristes* aufgestellt. Falls die längeren Fühler dieser Halticinen nicht sichtbar sind, ist es kaum möglich, sie bei einfachem Hinsehen von *Chilocorus* zu unterscheiden.

Auch andere Halticinen erinnern mehr oder minder an Coccinelliden. So beispielsweise die südasiatische *Pentamesa duodecimmaculata* Har., die ganz die Färbung und Punktzeichnung einer *Epilachna* trägt. Die einheimischen, halbrundlichen, einfarbig rotgelben *Sphaeroderma*-Arten *testaceum* F. und *rubidum* Graells sehen der häufigen Coccinellide (*Epilachna*) *Cynegetis impunctata* L. recht ähnlich.

Es sei hier vermerkt, daß durchaus nicht alle Coccinelliden das ge-

wohnte, bunt getupfte Marienkäferkleid tragen. In den Gattungen *Orcus* (Australien) und *Poria* (Südamerika) beispielsweise finden sich stahlblaue, an Chrysomelen erinnernde Arten. Ihnen ähnlich sind Arten der Tenebrionidengattung *Artactes* vom malayischen Archipel. Die kleine, gelbrote, halbkugelige Tenebrionide *Halamobia pellucida* Hbst. aus dem Mittelmeergebiet erinnert sehr an die Coccinellide *Cyanegetis*.

Alles bisher Dargelegte an Coccinellidenmimikry-Deutung übertrifft aber H. St. J. Donisthorpe¹). Er hat sich — es war dies allerdings in der Zeit der höchsten Mimikryfreude um die Jahrhundertwende — über die britischen Insekten gemacht und überreiche Ausbeute davongetragen. Nachdem er die Coccinelliden (p. 354) mit Berufung auf J. Weir, Poulton und Wallace für „distasteful“ erklärt hat, gibt er (p. 377) folgendes Verzeichnis britischer Coccinellidenmimetiker (Käfer):

Sphaeridium scarabaeoides und *Sph. bipustulatum* (Hydrophiliden), *Silpha quadripunctata* (Silphiden), *Hister quadrimaculatus*, *H. purpurascens* und *H. bimaculatus* (Histeriden), *Scaphidium quadrimaculatum* (Scaphidiide), *Cyrtotriplax (Tritoma) bipustulata* (Erotylide), *Ips (Glischrochilus)*, Nitidulide), *Mycetophagus quadripustulatus* (Mycetophagide), *Clythra quadripunctata*, *Phytodecta*, *Phyllobrotica quadrimaculata*, *Cassida murraea*, rote Form (Chrysomeliden), *Apoderus coryli*, *Attelabus curculionides* (Curculioniden).

Wer die Tiere kennt, wird sich selbst ein Urteil bilden können, wie viele von ihnen auch nur entfernt an Coccinelliden erinnern. Es ist eine Auswahl von rot und schwarz oder gelb und schwarz gezeichneten Käfern der verschiedensten Gestalten, bis zu den langköpfigen und langhalsigen Rüsselkäfern. Die Forderung nach einer möglichen Verwechslung, der Sinn des Mimikrygedankens, ist hier längst nicht mehr erfüllt; ebenso fern liegt die Möglichkeit der Herausarbeitung dieser — größtenteils fehlenden — Ähnlichkeiten durch „Auslese“ im Daseinskampf. Nach dieser Schablone könnte man jeden Mann in schwarzem Rock und Zylinderhut als „Nachahmer“ des Präsidenten der französischen Republik bezeichnen.

Es entbehrt nicht eines humoristischen Zuges, daß die berühmten „Modelle“, die Coccinellen, gelegentlich auch selbst wieder als schutzbedürftige „Nachahmer“ auftreten. Leider ist der Fall zuerst einem Zweifler in die Hände geraten; dies hinderte, daß er als Mimikrybeispiel den Weg durch die Literatur genommen hat.

F. Plateau²) beobachtete im Juni bei Ostende, daß sich an den Zweigen und Astachsen der Sanddornbüsche (*Hippophae rhamnoides*)

¹) Cases of Protective Resemblance, Mimicry, etc., in the British *Coleoptera*. Transact. Entom. Soc. London 1901 p. 345—377.

²) Annal. Soc. Ent. Belgique 1892, 36 p. 393—396.

größere Klumpen von *Cocc. 7-punctata*, mitunter 40—50 Stück, angesammelt hatten. Da sich solche Kolonien nur auf dem Sanddorn und sonst auf keiner anderen Pflanze fanden, und da diese roten Käferklumpen lebhaft an die ungefähr ebenso angeordneten und ähnlich gefärbten Früchte des Sanddorns erinnerten, läge für einen eifrigen Hypothetiker der Gedanke an eine „Nachahmung“ der Früchte durch die Marienkäfer gewiß sehr nahe. (Ähnliche Fälle sind in der Tat als Nachahmung vorgeführt worden.) Der Skeptiker Plateau begnügt



Abb. 9. — Ansammlung von *Coccinella septempunctata* auf einem Zweige des Sanddorns (*Hippophaë rhamnoides*), an Früchte dieses Strauches erinnernd. (Nach F. Plateau.)

sich indes mit der Vorführung der Tatsachen in Wort und Bild — von letzterem geben wir eine Reproduktion — und mit dem Hinweis darauf, daß zur Beobachtungszeit (Juni) der Sanddorn noch keine reifen Früchte trug.

*

Im Anschluß an die Erörterung der Mimikry möchte ich, angeregt durch Thiemes Darlegungen, die erwähnte Frage des „Genius loci“ noch kurz streifen. Sie kann zur Schärferfassung des Forschungsprogramms vielleicht einiges beitragen.

Der Grundgedanke des „Genius loci“ — der ihrem Wesen nach un-
aufgeklärten, auffälligen Wiederholung gewisser Färbungs- und Zeich-

nungsmuster an bestimmten Lokalitäten — erscheint auf den ersten Blick wohl phantastischer, unwissenschaftlicher als die klaren, streng mechanisch-kausalen Gedankengänge der Mimikryhypothese. In ihm scheint ein Übermaterielles wirksam zu sein, das dem materialistischen Beweisverfahren der heutigen Biologie gegensätzlich ist.

Doch dies ist nur scheinbar so.

Wir wollen ja mit diesem Gedanken des „Genius loci“ nicht — wie die Mimikryhypothese es versucht — etwas „erklären“, das zur Zeit noch nicht erklärungsreif ist. Wir wollen nur mit aller Vorsicht einen Tatbestand aufnehmen, eine Reihe zusammengehöriger Erscheinungen mit einem Wort zusammenfassen.

Daß die Hypothesen von Warntracht und Mimikry zur Lösung des Problems vom primären Werden der vieltausendfach variierten Tierfärbungen und -Zeichnungen nichts beitragen, bedarf zur Stunde wohl keines Beweises mehr. Diese ungezählten phantastischen Artzeichnungen haben mit Warnen offenkundig nichts zu tun. Ja, sie stören sogar, wie schon erwähnt, durch ihre Vielfältigkeit überall den Warneffekt, schwächen ihn ab, hindern eine einheitlich klare, rasche Warnwirkung. Der Feind muß angesichts der vielen gestuften Verschiedenheiten immer wieder neu überlegen, nachdenken, sein Gedächtnis anstrengen. Oben wurde dargelegt, wie prächtig, rasch und sicher ein helles, grelles Rot, Gelb oder Weiß als einheitliches Warnsignal wirken würde. Hunderte von Arten könnten es gemeinsam tragen, und jede dieser hundert brauchte nur den hundertsten Teil dessen zu zahlen, was heute jede einzelne Art an Opfern an die lernenden Feinde zahlt. Welch mächtiger Vorteil im Daseinskampf!

Warum nützt die Gestaltenmutter Auslese diesen ungeheuren Vorteil, den ihr die Hypothesen bieten, nirgends aus? Warum stümpert sie mit Tausenden verschiedener, oft völlig unbestimmter „Warnfärbungen“, anstatt ein klares, einheitliches Signal zu wählen, das doch hypothesengemäß von höchstgesteigertem Erfolg sein müßte?

Die Antwort ist dem Unbefangenen leicht.

Weil es eine unbekannte „Werkstätte der Natur“ gibt, in der jede Tierart primär bemalt wird, ohne Rücksicht auf Nutzen oder Schaden, den diese Bemalung anrichten könnte. Das, das allein ist das große, unerforschte Grundproblem vom Werden der Tiertrachten. Daß der Naturvorgang, den man so unbezeichnend „Auslese“ genannt hat, nachträglich Tausende von den bemalten Hunderttausenden ergreifen und ausmerzen kann — daß er beispielsweise im schneeigen Norden die dort unauffälligeren weißen Tierformen allein übriglassen könnte — das erklärt doch nicht das primäre Werden der ungezählten andersfarbigen, nicht einmal das primäre Werden der weißen selbst.

Unablässig speit die Naturwerkstätte ihre farbenbunten Muster aus, es der Wirklichkeit überlassend, mit ihnen fertig zu werden. Diese Muster sind der erdrückenden Menge nach weder richtige Schutzfärbungen noch richtige Warnfärbungen — der nüchterne Blick ins Feld zeigt uns das — sondern indifferente Mittelstufen, irgendwelche farbige Muster aller Art in unerschöpflicher Abwandlung.

Und der unbefangene Forscher sieht wohl mit einem leicht befremdeten Lächeln dem Hypothetiker zu, der sich vergeblich müht, das Unmögliche möglich zu machen: jedes einzelne dieser ungezählten Phantasiegebilde mit dem Stempel ganz besonderer, höchster Nützlichkeit im Daseinskampf zu versehen und in einer der drei großen Schachteln „Schutzfärbung“, „Warnfärbung“, „Mimikry“ unterzubringen. Und er sieht, wie die gemeinsten Tiere — etwa der Maikäfer, der Kohlweißling, der Nonnenfalter — in keines dieser Schablonenkästchen passen wollen, vielmehr solch gewaltsamer, unnatürlicher Einschachtelung unüberwindliche Hindernisse entgegenstellen¹⁾. Die Natur wimmelt von Gestalten, die weder schutzfarbig noch warnfarbig, sondern einfach farbig sind.

Die Hypothesen von Warntracht und Mimikry sind eben niemals allesvergleichend vorgegangen, sondern stets nur willkürlich auswählend. Aus den Ketten von tausend Mustern haben sie zwei einander ähnliche gewaltsam herausgerissen und vorgezeigt, alles andere verschweigend, fallen lassend.

Der Gedanke des „Genius loci“ jedoch führt uns unvermerkt auf einen grundsätzlich anderen Weg. Zuerst müßten wir doch wohl unbefangen schauend ermitteln, ob es denn an einem bestimmten Orte wirklich gar so viele Ähnlichkeitszüge gibt, die nur diesem einen Orte allein eigen sind. Vielleicht sind es, genau besehen, ihrer gar nicht so viele, daß sie ein Problem für sich bilden, daß sie nicht durch „Zufall“ — d. h. Beziehungslosigkeit zur Schutzfunktion, Entstehung aus anderweitigen Kausalitäten heraus, die wir zur Zeit nicht kennen — verstanden werden könnten.

Aber wenn sie auch wirklich ein Problem bilden sollten, dann werden wir doch zuerst versuchen müssen, dieses Problem vergleichend zu klären, indem wir zuerst die verwandten Formen vornehmen. Vielleicht verliert dann die Ähnlichkeit, die „Mimikry“, die an herausgerissenen Stücken so erstaunlich war, ihr Verwunderliches.

Breiten wir die lange Formenreihe der Verwandtschaft des Mimetikers einmal vor uns aus; vielleicht zeigt sich, daß er ein ganz natürliches, zu erwartendes Glied in dieser Kette ist. Sehen wir zu, welche Einzelzüge, Elemente, die Ähnlichkeit mit dem fremden „Modell“ bedingen.

¹⁾ Daß der Hypothetiker diese Hindernisse mit weitgehenden Hilfhypothesen und sanftem Zwang umgeht, hebt ihr Dasein nicht auf.

Vielleicht sind alle diese Elemente einzeln in der Formenkette der Verwandtschaft schon da, so daß nur eine besondere Art des Zusammenstreffens, vielleicht nur eine kleine Variation genügt, das eine Glied der Kette plötzlich zum „Nachahmer“ irgend einer nichtverwandten, fernen Art aus einer anderen Kette zu machen, ohne daß etwas geschehen wäre, was nicht mit der einfachen Variabilität der Formenreihen zwanglos zu erklären wäre.

Das „Modell“ ist wohl gleicherweise das natürliche Glied einer eigenen Verwandtschaftsreihe. Wir haben dann zwei natürliche Formenketten vor uns, die sich sozusagen an einem Punkte, an dem eine — zufällige — Ähnlichkeit liegt, schneiden¹⁾.

Ein konkretes Beispiel hierfür bietet die Wespenähnlichkeit mancher Bockkäfer, die sich aus Elementen — Größe, Körpergestalt, Färbung, Zeichnungsmuster — zusammensetzt, die einzeln unter den Bockkäfern weit verbreitet sind. Ist nur eines davon abweichend — ist z. B. die Färbung grau statt gelb — dann fehlt, bei aller sonstigen Übereinstimmung, die Wespenähnlichkeit. Nur jene Formen der Reihe, in denen zufällig alle Elemente stimmen, werden in der Tat wespenähnlich. Dennoch ist es wissenschaftlich völlig unberechtigt, diese wenigen, zufällig an Wespen erinnernden Tiere aus ihren natürlichen Reihen herauszureißen und für ihr Kleid plötzlich eine grundsätzlich andere Werdeursache — Anpassung an wirkliche Wespen durch Auslese im Daseinskampf — anzunehmen als für die abertausend andern. Das hätte vielleicht noch Sinn, wenn sich die wespenähnlichen wirklich als allein „ausgelesen“ erwiesen, d. h. wenn die nicht wespenähnlichen alle „ausgemerzt“ worden wären. Dies ist indes nirgendwo der Fall; die nicht wespenähnlichen sind vielmehr in ungeheurer Überzahl da, und der Unbefangene vermag nicht zu begreifen, weshalb wir tausend Formen willig als Ergebnisse der „natürlichen Variabilität“ hinnehmen, für zehn herausgerissene aber eine prinzipiell andere Werdeursache benötigen sollten. Wobei wir überdies noch ganz außeracht lassen, daß die Voraussetzung einer schützenden Wespenmimikry durch die Tatsache, daß Wespen vor richtigen Insektenfressern gar nicht geschützt sind, längst als ein biologischer Irrtum erwiesen ist²⁾.

¹⁾ Zur Veranschaulichung mag ein Blick auf das Einzelbildchen No. 60 der Abb. 4 dienlich sein. Die dort dargestellte Coccinellidenaberration hat eine auffällige Ähnlichkeit mit dem bemalten Gesicht eines Clowns. Stellen wir uns einerseits eine lange Reihe von Clownsgesichtern vor, deren eines jener Coccinellidenaberration sehr ähnlich ist, und andererseits die Reihe der Coccinellidenformen — dann haben wir die zwei voneinander unabhängigen Reihen und ihren Schnittpunkt in der zufälligen Ähnlichkeit eines der grotesken Gesichter mit einer Flügeldeckenzeichnung.

²⁾ Vgl. die Abhandlungen: Die Wespenmimikry oder Sphekoidie. Verh. Zool.-bot. Ges. Wien 1921, 70 S. 316—385. — Die morphologisch-analytische Methode

Auch die beigegebene Abb. 10 kann als Beispiel für das Dargelegte dienen. Die hier dargestellten beiden Geschlechter der Blattidenart *Prosoplecta trifaria* sind Glieder einer Reihe, die sich von einfarbigen Typen zu gezeichneten — darunter auch coccinellidenähnlich gezeichneten — erstreckt. Auf den Oberflügeln tritt ein dunkler Schulterfleck auf; bei anderen Formen ist er größer, ein zweiter tritt hinzu. Dieses Färbungs- und Zeichnungsbild schneidet sich mit ähnlichen in der Formenreihe gewisser Galerucinen (Blattkäfer) der Gattung *Oides*. Bei weiterer Zunahme der Zeichnung auf den Oberflügeln ergeben sich Formen, die sich hinsichtlich Zeichnungsähnlichkeit mit Gestalten der Formenkette der Coccinelliden schneiden (vgl. die Abb. 6, 7 und 8).

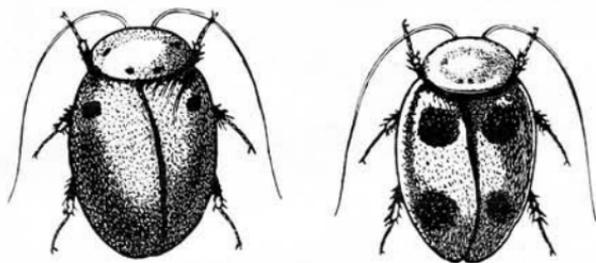


Abb. 10. — *Prosoplecta trifaria* Walk. (links ♂, rechts ♀), indoaustralische Blattide, coccinellidenunähnlicher Zeichnungstyp; soll den Blattkäfer *Oides biplagiata* nachahmen. (Nach Farbtafel XLVIII, Fig. 4 u. 11, bei R. Shelford.)

Vielleicht bringt eine schematische Skizze (Abb. 11) den Gedanken noch am anschaulichsten, allgemeinsten zum Ausdruck.

Die Reihe I in der Abbildung stellt in senkrechter Anordnung eine Anzahl Formen — seien es Aberrationen einer Art, verschiedene Arten oder Angehörige verschiedene Gattungen — aus irgend einer natürlichen Verwandtschaft, z. B. einer einzigen Käferfamilie, dar. Wir beobachten das Auftreten einer schwarzen Zeichnung in verschiedener Ausdehnung, von einem kleinen Punkt schrittweise bis zu völliger Schwärzung der Flügeldecken (*e*). Gleichzeitig sei in dieser senkrechten Reihe ein Abändern des Körperumrisses — elliptisch bis kreisrund — zum Ausdruck gebracht. Beide Eigenschaften können beliebig miteinander kombiniert sein.

In Reihe II (wagrecht) sind Formen einer anderen Verwandtschaftsreihe angedeutet, die, zumeist schmaler von Gestalt und reicher schwarz gezeichnet, dennoch eine Form enthalten, die in Gestalt und Farbzeichnung mit dem Glied *a* der Reihe I übereinstimmt. In der hier angedeuteten Weise sind die Formen *b*, *c*, *d* und *e* sowohl natürliche

Glieder der Reihen III, IV, V und VI, als auch der Reihe I; alle diese Formen haben als Glieder ihrer Reihen und der Reihe I an sich nichts Verwunderliches; sie liegen innerhalb der dort beobachteten Variabilität, jedes einzelne Glied ist sozusagen zu erwarten, könnte beinahe vorausgesagt werden. Wir verstehen z. B. ohne weiteres das Glied *e* als dunkel-

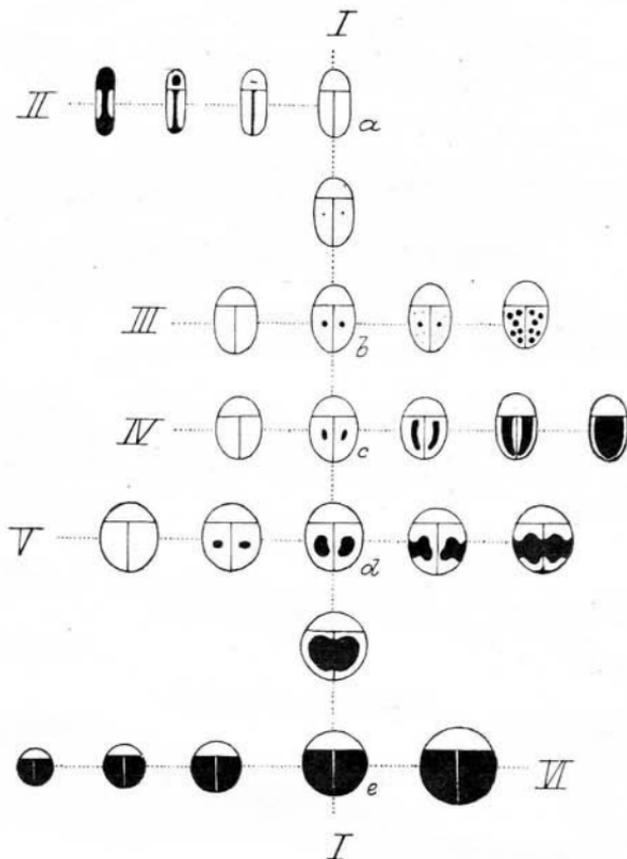


Abb. 11. — Skizze zur Reihenuntersuchung von Ähnlichkeiten. Die Formenreihen I (senkrecht) und II bis VI (waagrecht) zeigen bei *a*, *b*, *c*, *d* und *e* einander sehr ähnliche Formen. Jedes dieser Glieder hat als Stufe seiner Reihe nichts Verwunderliches; aus dem Zusammenhang gerissen wirken die Ähnlichkeiten als erstaunliche „Mimikry“-Fälle.

stes Endglied der Reihe I; ebensogut aber verstehen wir es als ein natürliches Glied der Reihe VI, obgleich die Reihen I und VI in ihren sonstigen Gliedern sehr stark verschieden erscheinen. Reißen wir aber dieses Glied *e* aus seinen natürlichen Verwandtschaftsreihen, bzw. stellen wir die beiden ähnlichen Glieder *Ie* und *VIe* ohne Vergleichsmaterial nebeneinander, so wird die Ähnlichkeit mit einem Schlage etwas Verblüffendes erhalten, insbesondere dann, wenn von der Reihe I die schmaleren, helleren Formen (wie etwa *a*, *b* und *c*) die der Allgemeinheit be-

kannteren sind. So wird ein schönes Beispiel „echter Mimikry“ hervortreten, das in seiner auffälligen Merkwürdigkeit nach einer besonderen, hypothetischen „Erklärung“ geradezu zu verlangen scheint. Im Beschauer erwacht das Gefühl, das könne doch nicht mehr „Zufall“ sein.

Es liegt mir ferne, zu behaupten, daß ein vergleichendes Betrachten wie das eben erläuterte nun auch schon alle Fragen auffälliger Ähnlichkeiten zu lösen berufen sei. Wir werden Ähnlichkeitsfragen allgemein nicht eher exakt lösen können, ehe wir nicht Einblick haben in das tiefste Wesen der Färbungen und Zeichnungen überhaupt, in die Werkstatt, in der Farbton und Muster der Organismenkleider bestimmt werden. Warum sollte die Natur nicht wie ein Maler vorgehen, der von Zeit zu Zeit wieder auf gleiche Muster zurückgreift?

Auf jeden Fall aber stellt das Vergleichen der Verwandtschaftsreihen die Versuche auf eine wissenschaftliche Basis; es nimmt den Ähnlichkeiten zumindest in vielen Fällen das Überraschende, das ihnen anhaftet, solange sie aus ihren natürlichen Zusammenhängen gerissen dem Beschauer vorgewiesen werden. Deshalb ist es nötig, daß bei einer wissenschaftlichen Behandlung von Mimikryfragen stets auch die Verwandten beider Partner untersucht und vorgeführt werden, daß untersucht wird, ob sich die Elemente der Ähnlichkeit nicht einzeln erfassen, verfolgen und die Ähnlichkeiten selbst sich nicht als Reihenschnitterscheinungen im eben dargelegten Sinne verstehen lassen.

So verlockend es wäre, dieses Prinzip der vergleichenden Reihenuntersuchung — wie ich es seinerzeit hinsichtlich der wespenähnlichen Bockkäfer durchgeführt habe — auf die vorgeführten Fälle der Coccinellidenmimikry anzuwenden, zu zeigen, inwieweit die „Mimetiker“ als natürliche Glieder ihrer Verwandtschaftsreihen verstanden werden können, so muß ich doch raumeshalber hiervon Abstand nehmen.

So viel über die Gedanken des Genius loci und der Reihenvergleichung.

Der folgende Abschnitt wird dem entscheidenden Teile, der Untersuchung der „Feinde“ gewidmet sein.