© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

de Vries, 1901/03. Die Mutationstheorie. Leipzig. Bd. 1, 1901. Bd. 2, 1903.
— 1903. Befruchtung und Bastardierung. Vortrag. Leipzig.
Weismann, 1892. Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Jena.
— 1902. Vorträge über Deszendenztheorie. Jena.

(Abgeschlossen im Juli 1905, Jena.)

Das Ende der Mimikryhypothese?

Von Dr. Franz Werner.

In den letzten Jahren sind drei Arbeiten über Mimikry erschienen[1]), welche von großer Bedeutung für das künftige Schicksal der Mimikrylehre sein dürften, eines Abschnittes der Wallace-Darwin'schen Selektionslehre, welcher wie kaum ein anderer im Kreise der naturwissenschaftlich Gebildeten Verbreitung gefunden und Bewunderung erregt hat und es ist bemerkenswert, dass gerade die Lepidopterologen (ich nenne hier auch noch den bekannten, im tropischen Asien viel gereisten H. Fruhstorfer), aus deren Forschungsgebiet die ersten, meisten und bekanntesten Mimikryfälle stammen, gegen die Mimikry Stellung nehmen.

Alle neueren Beobachter stimmen in dem Punkt überein, den ich schon im Jahre 1891 (Bd. XI, p. 363) im Biologischen Zentralblatt hervorgehoben habe, dass nämlich die Mimikrylehre von einer mehr weniger groben anthropomorphistischen Anschauungsweise ihren Ausgangspunkt nimmt; ich sagte damals: „Außerdem ist sehr wohl zu beachten, dass nicht jedes Tier, welches dem menschlichen Auge geschützt und gut angepasst erscheint, dies auch wirklich seinen Feinden gegenüber ist" u. s. w.

Das gilt sowohl von der eigentlichen Mimikry als auch sicherlich von der Farbenanpassung an dem Aufenthaltsort. Beginnen wir z. B. mit den bekannten Mimikrybeispielen bei Schlangen. Giftlose Schlangen imitieren in verschiedenen Erdteilen Giftschlangen, die mit ihnen zusammenleben. Die amerikanische (fast ausnahmslos neotropische) Gattung *Elaps* wird von Arten aus den verschiedensten Kolubridengattungen (*Coronella, Simophis, Urotheca* etc.) nachgeahmt, die Seeschlangen durch *Chersydrus*, die Grubenottern der Gattung *Lachesis* durch *Corallus* und *Xenodon, Echis* durch *Dasypeltis, Vipera lebetina* var. durch *Zamenis ravergieri* u. a.

Was soll nun diese Ähnlichkeit den nachahmenden Schlangen nützen? Denn auf einen Nutzen, auf den Schutz durch die übereinstimmende Färbung und Zeichnung läuft ja die Mimikry hinaus. Die giftlose Schlange soll von ihren Feinden infolge ihrer Ähnlich-

1) L. v. Aigner-Abafi, Über Mimikry, Allg. Zeitschr. f. Entom. Bd. 7, 1902. Géza Entz sr., Az Allatok szine és a mimicry (Farben der Tiere und Mimikry). In: Termész. Közlony XXXVI—XXXVII, 1904—1905. Paul Denso, Über Mimikry, Soc. Lépidopt. Genève, Bull I. 1905.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at
keit mit der giftigen verschont bleiben. Was ist hierbei die notwendige Voraussetzung? Dass die von Schlangen sich ernährenden Tiere giftlose verzehren, giftige aber verschonen. Wer kennt aber in Wirklichkeit irgend ein solches Tier? Wohl niemand; denn kein schlangenfressendes Tier macht irgendwelchen Unterschied zwischen giftlosen und Giftschlangen, höchstens wird letzteren gegenüber etwas mehr Vorsicht angewandt, aber gefressen werden sicherlich beide. Dass die Mimikry aber dem einzigen Feinde, dem der Unterschied nicht gleichgültig ist, dem Menschen gegenüber — selbst wenn wir ganz außer acht lassen wollten, dass höchst wahrscheinlich die phylogenetisch gar nicht unwichtigen Schlangenzeichnungen viel älter sind, als das Menschengeschlecht — ebenfalls nicht den geringsten Wert hat, geht aus dem Umstande hervor, dass Schlangen fast überall ganz gleichmäßig, von Wilden und Gebildeten erschlagen (von ersteren freilich auch gegessen) werden und dass ebenso die Schlangenverehrung nicht vor den Giftschlangen Halt macht; wenn sie in Afrika stellenweise (Dahomey) sich auf die Pythonen beschränkt (die wieder im übrigen Afrika von der einheimischen Bevölkerung gegessen werden), so werden von der farbigen (schwarzen) Bevölkerung Amerikas sicher ebensosehr auch die Krotalinen verehrt.

Es ist also sicher nicht der leiseste Grund vorhanden, anzunehmen, dass die Ähnlichkeit giftiger und giftloser Schlangen irgendwelchen Schutz für die letzteren vorstelle, ja bei dem Umstande, dass die Boiden die phylogenetisch ältesten Schlangen und die aglyphen Nattern sicherlich älter sind als die proteroglyphen und opisthoglyphen, von welchen letzteren man ja die Solenoglyphen (Viperiden) ableitet, darf man die Möglichkeit nicht außer acht lassen, dass gerade die Zeichnung der giftlosen Schlangen die ältere, dagegen die der Elapinen und Viperiden, die stets aus anderen Elementen sich aufbaut (s. Werner, Untersuchungen über die Zeichnung der Schlangen, Wien, K. Krawani, 1890), jüngeren Datums ist. Doch würde uns ein weiteres Eingehen darauf zu weit führen, nämlich auf die Möglichkeit der polyphyletischen Abstammung der Opisthoglyphen und Proteroglyphen.

Was die fragliche Mimikry der Insekten anbelangt, welche das bei weitem größte Kontingent zur Zahl der mimetischen Formen stellen, so sind hier schon von den vorzitierten Autoren genügend Einwände dagegen vorgebracht worden. Dass stechende Insekten, wie Bienen und Wespen nicht im mindesten vor ihren natürlichen Feinden geschützt sind und nicht nur zahlreichen Vögeln, sondern auch Eidechsen, Fröschen, Kröten und Spinnen zum Opfer fallen, ist eine jedem Naturbeobachter bekannte Tatsache; dass die giftigen *Danais*-Arten zum mindesten in Indien und zum mindesten von Eidechsen der Gattung *Calotes* ebenso gern verzehrt werden, wie

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at
ihre Nachahmer, hat Finn[1]) nachgewiesen. Das wären die beiden Haupttypen der nachgeahmten Insektenformen: die wehrhaften, aktiv giftigen und die erst beim Genusse sich giftig erwiesen. Die letzteren sind vielfach durch lebhafte, grelle Farben (gelb, rot) ausgezeichnet (Warn- oder Schreckfarben); sie sollen ihrem Feinde noch vor dem Genusse, also rechtzeitig ihre Ungenießbarkeit signalisieren. Aber wo in aller Welt hat man beobachtet, dass dies der Fall sei. Entweder gehört der betreffende Feind zu den normalen Feinden der ganzen Klasse, der das Tier angehört (*Tropidonotus natrix* für *Salamandra maculosa* und *atra*, *Bombinator igneus* und *pachypus*; *Lacerta* für rote Wanzen aus den Gattungen: *Pyrrhocoris*, *Lygaeus*, *Therapha*, *Graphosoma*, *Strachia* u. s. w.); dann wird er dasselbe je nach Appetit früher oder später doch verzehren; oder der betreffende Feind erblickt ein solches Tier nur hie und da, dann wird er es in sehr vielen Fällen anzubeißen versuchen und dabei töten oder schwer verletzen, was ihm ebensowenig nützt.

Sind nun die angeblich geschützten Tiere nicht wirklich geschützt, dann sind es die angeblich sie nachahmenden ebensowenig; bei den Insekten ist eine harte Körperbedeckung eben eine viel bessere Verteidigungswaffe gegen ihre Feinde als übler Geschmack, von dem wir sicherlich nicht wissen, ob er auch den betreffenden Tieren so vorkommt. Stimmen doch in diesem Punkte nicht einmal verschiedene Menschenrassen, ja verschiedene Menschen überein, wie kann man da apodiktisch behaupten, dass das, was uns schlecht schmecke, auch einem Laufkäfer oder einer Eidechse schlecht schmecken müsse; dass es in vielen Fällen, nach den zu beobachtenden Zeichen des Abscheues und Ekels zu urteilen, wirklich der Fall ist, kann freilich nicht bestritten, ebensowenig aber kurzweg bejaht werden. Laufkäfer (*Caxabus*), deren Drüsensekret sich durch Schärfe und widerlichen Geruch auszeichnet, werden von Eidechsen, die ebenso „geschützten" Wechselkröten von Wassernattern mit Begierde gefressen.

Es wird vielfach bedauert werden, dass die wirklich schöne, aber auf durchaus ungenügender Beobachtung beruhende Mimikry fallen soll; ich habe selbst in meinen Kollegien die Mimikryfälle besprochen, aber von Jahr zu Jahr mehr Einschränkungen machen müssen, so dass schließlich so gut wie nichts übrig geblieben ist.

Aber, so wird man fragen, die Farbenanpassung kann man doch nicht bestreiten? Die existiert doch wirklich, denn man sieht sie ja in so unzähligen Fällen, dass es unmöglich wäre, sie abzuleugnen.

Gewiss existiert sie, aber sicherlich in vielen Fällen, ohne dass

1) Journ. Asiat. Soc. Bengal LXV. 1896 p. 42—48.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at
das Tier Kenntnis davon hat, ohne dass es aktiv daraus Nutzen zieht und in vielen Fällen sehen wir, dass die Farbenanpassung entweder eine nicht genügende ist, um das Tier vor seinen eigentlichen Verfolgern zu schützen, oder dass das Tier durch Bewegungen den Nutzen der Anpassung paralysiert oder dass sie auch bei der größten Exaktheit der Ausführung nichts nützt, weil der Feind das Tier nicht mit dem Gesichtssinn, sondern mit Hilfe des Geruches aufspürt (Werner, l. c. p. 364).

Dass die Anpassungsfärbung in einzelnen Fällen keinen Schutz gewähren kann, lehrt eine einfache Überlegung. Wenn wir z. B. sehen, dass im Sudan alle Heuschrecken der Savanna und des Papyrussumpfes Farbenanpassung in hohem Grade zeigen, andererseits alle insektenfressenden Vögel und Eidechsen nahezu ausschließlich von eben diesen Heuschrecken leben, so beweist dies, dass der Schutz der Art nur in ihrer unendlichen Individuenmenge, nicht aber in der Färbung besteht. Ich habe sudanesischen Vogelmägen Dutzende von verschiedenen, durchwegs trefflich angepassten Heuschrecken entnommen.

Für das erste sehen wir, dass auch diejenigen Tiere, denen wir die beste Anpassung an den Aufenthaltsort zuschreiben, nämlich diejenigen, welche sich aktiv anpassen, in vielen Fällen ganz deutlich von ihrer Unterlage abheben. Der Laubfrosch, der auf einem Blatt eines Strauches unbeweglich, ja vielleicht schlafend, in der Sonne sitzt, kontrastiert durch seine hellgoldiggrüne Färbung deutlich von der des Blattes und noch auffälliger ist der Kontrast bei den oft in großer Zahl auf den dunkelgraugrünen Blättern der Agaven auf Korfu und Zante hockenden Laubfröschen. Kammolche, Hechte und Forellen sind von einem auch nur halbwegs geübten Auge im Sonnenschein auch bei vollkommener Farbenanpassung noch deutlich bemerkbar. Viel auffälliger noch ist der Unterschied der grünen Eidechsen unserer Gegend vom Boden. Gewöhnlich wird ihre grüne Färbung als besonders gute Anpassung angesehen. Dabei vergisst man aber, dass die grüne Färbung vielfach ein sekundärer Geschlechtscharakter des Männchens ist, während das Weibchen grau oder braun gefärbt ist, so dass man also, wenn man das grüne Männchen als gut angepasst ansieht, dies entweder für das anders gefärbte Weibchen negieren oder annehmen muss, dass beide nicht zusammen vorkommen, was ein offenbarer Unsinn ist. Nun wird aber vielfach die grüne Färbung von ihrem Träger direkt missachtet, so dass man oft prachtvoll grüne Männchen der *Lacerta viridis* auf Steinen, Baumstämmen, auf dem kahlen Erdboden sich sonnen sieht, wobei ihre grüne Färbung so weithin sichtbar ist, dass das Tier kaum unbemerkt bleiben kann.

Die Felseneidechsen der Gattung *Lacerta* sind wohl niemals grün, aber beileibe durchaus nicht immer dem Felsen in der Färbung

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

angepasst, ja mitunter geradezu auffällig, wie *Lacerta oxycephala, mosorensis, graeca* und andere. Sie paralysieren die auffällige Färbung völlig durch Schnelligkeit der Bewegung, während langsamere Arten (*Lacerta viripara, parva, taurica*) besser angepasst erscheinen.

Die grünen Laubheuschrecken sind häufig eine Nuance heller als das Laub, auf dem sie sitzen. Wenn wir die Entstehung der Färbung auf Farbenphotographie zurückführen (s. Vosseler, Zool. Jahrb. Syst. 1903 XVII. Bd.), so ist die Erklärung dafür vielleicht nicht so schwierig; setzt aber die spätere Unveränderlichkeit der in der Jugend erworbenen Färbung voraus (was mit den Tatsachen zum mindesten nicht in Widerspruch steht). Da nämlich die grünen Heuschrecken aus der Gruppe der Lokustiden in früherer Jugend in Gras und dann auf jungem Laub leben und beides heller gefärbt zu sein pflegt, als das Laub in späterer Zeit, so muss die Heuschrecke, welche die Färbung des jungen Laubes trägt, heller sein, als das Laub im Sommer. Dass die Aufnahme grüner Pflanzen hier keine Rolle spielen kann, geht schon daraus hervor, dass die meisten grünen Laubheuschrecken, mit Ausnahme der Phaneropteriden, Raubtiere und Insektenfresser sind. Heuschrecken, die relativ spät im Jahre aus dem Ei kriechen (*Saga*), sind auch besser angepasst, als die übrigen (*Ephippigera, Thamnotrixon Chabrieri, Isophya camptoxipha* u. a.).

Als Beispiel für die Tatsache, dass viele Tiere auf ihre Anpassungsfärbung absolut nicht vertrauen, möge der Umstand angeführt werden, dass sie in einer oder der anderen Weise die Flucht ergreifen. Nur manche — und zwar sind dies merkwürdigerweise großenteils boden(erd)farbige Wirbeltiere, ziehen es trotz erheblicher Behendigkeit oft vor, sich zu ducken oder sonstwie regungslos verharrend, den Feind an sich vorüberziehen zu lassen: (Hasen, Feldhühner, *Coronella* und *Coluber*, Frösche der *Temporaria*-Gruppe), die meisten ergreifen die Flucht entweder durch Lauf (Eidechsen), oder Sprung (Laubheuschrecken im biologischen Sinne), Flug (Wüstenheuschrecken)[1]), oder Herabfallenlassen (Rüsselkäfer, Blattkäfer). Alle diese Hilfsmittel scheinen sich besser zu bewähren, als die Anpassungsfärbung.

Dass den ihre Beute mit Hilfe ihres Geruchsorganes aufsuchenden Tieren (Nasentiere Zell's) gegenüber eine Anpassungsfärbung nichts nützt, ja ein Vertrauen darauf solchen gegenüber direkt zum Verderben führt, habe ich (Biol. Zentralbl. t. c. p. 364) ebenfalls schon bemerkt. Wenn sie nun aber den Nasentieren

1) Werner, Ergebnisse einer zoologischen Forschungsreise nach Ägypten und dem ägyptischen Sudan I. Die Orthopherenfauna Ägyptens. SB. Ak Wiss Wien CXIV. 1. 1905 p. 364.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gegenüber nichts nützt, den Augentieren[1]) gegenüber, welche durch scharfes Gesicht ausgezeichnet sind, aber auch nicht, wo soll dann schützende Ähnlichkeit noch von Nutzen sein?

Eine mächtige Stütze für die Mimikrylehre hat anscheinend das im übrigen ausgezeichnete Schillings'sche Buch „Mit Blitzlicht und Büchse" geboten. Aber auch nur anscheinend. Denn ebenso wie den Begriff der Symbiose, hat Schillings auch den der Mimikry falsch aufgefasst und was er Mimikry nennt, ist einfache Farbenanpassung.

Was sieht man nun an seinen zahlreichen Bildern, auch an den Giraffen- und Antilopenbildern? Man sieht die Tiere so deutlich als möglich, auch in denjenigen Fällen, in welchen der Verfasser die hochgradige Anpassung an die Umgebung (seine Mimikry) demonstrieren will. Est ist ganz außer Zweifel, dass sie, wenn sie vom Verfasser gesehen werden konnten, sie auch von einem anderen, tüchtigen Jäger, von den Eingeborenen, von allen Raubtieren, die mit Hilfe des Gesichtssinnes jagen, gesehen werden müssen. Die Farbenanpassung kann doch nicht als für Sonntagsjäger bestimmt werden. Die beiden, vom Verfasser als Mimikrybilder betrachteten charakteristischen Aufnahmen in „Blitzlicht und Büchse" (Gnubulle auf p. 344, Giraffen neben p. 408) lassen über die Sichtbarkeit der Tiere keinen Zweifel aufkommen. Ich selbst konnte manche Antilopenarten (*Cobus*, *Ourebia*, *Gazella*), obwohl kein Jäger, kurzsichtig und allerdings erst dann, wenn ich darauf aufmerksam gemacht wurde, in der ostafrikanischen Steppe, bezw. Wüste deutlich unterscheiden und längere Zeit beobachten. Wären alle diese Tiere wirklich vollkommen geschützt und angepasst, so würde man sie weder auf dem Bild wiederfinden, noch selbst von ihrer Umgebung unterscheiden können, weder Mensch noch Tier könnte ihnen etwas anhaben und sie müssten sich vermehren ins Ungemessene.

Sind aber Tiere mit Färbungsanpassung für einen Feind doch sichtbar, so kann ihr nicht die Bedeutung zukommen, die ihr zugeschrieben wird. Es frägt sich da immer wieder: Gehört das angepasste Tier in den Kreis der normalen Nahrungsobjekte eines anderen Tieres, so wird es von diesem durch Gesicht oder Geruch gefunden werden können; ist dies aber nicht der Fall, sondern der Feind nur ein gelegentlicher, so mag es ja immerhin sein, dass er das Tier mit der Anpassungsfärbung übersieht, ob aber einer solchen gelegentlichen Gefahr wegen ein derart komplizierter Schutzapparat, der oft nicht einmal richtig gehandhabt wird, nötig ist, diese Frage zu beantworten ist wohl nicht schwer.

---

1) Ich schließe mich hier Zell durchaus nicht absolut an; ich will mit der Annahme der obgenannten Bezeichnung nur sagen, dass bei den einen Formen der Geruchs-, bei den anderen der Gesichtssinn beim Nahrungserwerb der wichtigste ist, nicht aber, dass etwa die anderen deswegen verkümmert sein müssen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Vielen Autoren hat die Beantwortung der Frage Sorge gemacht, ob denn die ersten Anfänge mimetischer Zeichnung schon nützlich sein könnten und ob sie, wenn dies nicht der Fall sei, nicht bald durch die Wirkung der natürlichen Zuchtwahl verschwinden würden.

Ich finde gerade diesen Punkt nicht so schwierig. Ein Merkmal, das seinem Träger nichts nützt, braucht ihm deshalb noch durchaus keinen Schaden zu bereiten und kann ohne weiteres vererbt werden. Es gibt eine Menge Dinge am tierischen Körper, deren Nutzen wir mit dem besten Willen nicht einsehen können, die aber doch so lange vererbt werden, dass sie schließlich als Gattungs- oder Familiencharaktere auftreten (s. Brunner v. Wattenwyl, Prodr. Orth. 1882, Vorwort p. VI).

Wenn also z. B. eine Fliege oder ein Käfer die Wespenzeichnung imitiert, so ist die Entstehung dieser Mimikry durchaus nicht so unbegreiflich; man muss nur bedenken, worin das auffallende der Wespenzeichnung besteht — in der Kombination von schwarz und gelb, bezw. gelbrot, verbunden mit einer Querbänderung des Abdomens oder eines entsprechend gelegenen Körperabschnittes; wie z. B. der Flügeldecken bei Käfern (*Clytus*). Nun tritt schon Querbänderung allein bei Insekten ungemein häufig auf, und zwar ebenso häufig an den Segmentgrenzen des Abdomens (bei solchen mit häutigen Flügeln), wie bei solchen mit stark chitinisierten, undurchsichtigen Vorderflügeln auf diesen, den „Flügeldecken". Wo also das Abdomen in der Ruhestellung des Tieres nicht sichtbar ist, treten die Flügeldecken mit der entsprechenden Zeichnung dafür ein. Ebenso ist aber auf die Kombination von Gelb oder Rot mit Schwarz bei Insekten, namentlich bei Käfern eine ungemein häufige; was ist leichter, als dass die Querringelung mit der Kombination der beiden Farben zusammentrifft und dann erhalten wir eine Wespenähnlichkeit, die — wie bei *Trochilium* und *Clytus* — keinen Entomologen, sicher aber kein insektenfressendes Tier täuschen wird. Dass die mimetischen Dipteren (*Chrysotoxum*, *Spilomyia*) viel wespenähnlicher sind, rührt wohl von dem mehr übereinstimmenden Habitus, der ähnlichen Flügelhaltung und Lebensweise (beide findet man tatsächlich mit *Vespa* zusammen auf Umbelliferen) her.

Dasselbe gilt auch von den mimetischen Schlangen. Betrachten wir wieder die Nachahmer der Gattung *Elaps*. Fast nur in der neotropischen Region, sicherlich aber nur in Amerika leben Schlangen, welche die Kombination der drei Färbungen: schwarz-rot-gelb oder weiß oder schwarz-rot aufweisen; hier sind sie aber äußerst häufig und den bereits eingangs erwähnten Gattungen: *Coronella* (Subgen. *Ophibolus*, namentlich *micropholis*, *doliatus*, *gentilis*, *triangulum* u. s. w.), *Simophis*, *Urotheca* können noch *Atractus* (*elaps*), *Polyodontophis* (nur

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zwei amerikanische Arten tragen die *Elaps*-Zeichnung: *annulatus* und *renustissimus*), *Cemophora*, *Hydrops* angereiht werden; dass aber auch opisthoglyphe Nattern, also ebenfalls Giftschlangen, wie *Scolecophis* und *Erythrolamprus* die *Elaps*-Färbung zeigen, spricht nicht sehr für die Mimikrylehre, denn die Opisthoglyphen sind, wie wir jetzt wissen, zum Teil ebenso gefährlich als gerade die amerikanischen *Elaps*-Arten, von denen nur *E. fulvius* und eventuell *surinamensis* als für den Menschen gefährlich in Betracht kommen, während die übrigen sehr wenig beißlustig sind, ganz wie *Hlaturus* unter den Seeschlangen. Man sollte nun glauben, dass gerade die giftigen Arten sehr zum Beißen geneigt wären, und die imitierenden, die ja mit ihrem Gebiss nicht mehr ausrichten können, als jede andere Natter, mehr durch die Färbung allein zu wirken suchen. Zum mindesten sind aber die *Ophibolus*-Arten recht erregbar, über die Biologie der übrigen ist nichts bekannt. Über Vergiftungen durch eine „mimetische" Opisthoglyphe (*Erythrolamprus aesculapii*) siehe Quelch, The Poisonous Snakes of British Guyana.

Finden wir also derartig elapidenartig gefärbte Schlangen nur in Amerika, so kann die Ursache nicht in den *Elaps*-Arten liegen, denn warum ist in Australien, wo die Hauptmasse der Elapinen haust, in Afrika und in Asien keine einzige Art so gefärbt? Es muss die Ursache in den (Ernährungs- oder klimatischen?) Verhältnissen der Region selbst liegen, wenn wir auch so gut wie gar nichts darüber wissen, und diese Verhältnisse haben die Färbung der *Elaps*-Arten ebenso wie die ihrer Nachahmer bestimmt. Es ist ja sehr betrüblich, dass wir statt einer so leicht verständlichen und allgemein ansprechenden Erklärung, als welche man die Mimikry zu betrachten gewohnt ist, ein neues, ganz ungeheures X einführen müssen; doch ist dieses X wenigstens der Wahrheit bedeutend näher.

Ich habe nun schon in meiner Dissertation die verschiedene Entstehung der *Elaps*- und *Coronella*- (*Ophibolus*-)Zeichnung nachgewiesen und die komplizierten ähnlichen Formen beider Zeichnungen von den einfachen, aber weit verschiedenen abgeleitet. Wir sehen auch hier wieder, dass erst dadurch, dass zu der weitverbreiteten Ringelzeichnung die, ich möchte sagen, spezifisch amerikanische Farbenkombination hinzutritt, eine mimetische Färbung entsteht, die allerdings bedeutend verwirrender ist, als etwa bei den Insekten, was aber durch den ganz übereinstimmenden Habitus der Schlangen überhaupt (und alle in Betracht kommenden Arten führen noch dazu ziemlich gleiche Lebensweise: Bodenbewohner und zum Teil auch Erdkriecher) hinreichend erklärt scheint.

Man könnte auch von einer Mimikry der Bewegungen sprechen. Bekannt ist die Haltung von *Coronella austriaca*, welche wegen ihrer ähnlichen Färbung und Größe, ebenso wie ihrer Bissigkeit wegen oft mit der Kreuzotter verwechselt wird. Die s-förmig horizontale Biegung

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

des Halses vor dem Zubeißen hat man vielfach als solche mimetische Körperhaltung angesehen, doch tun dies so gut wie alle bissigen Schlangen und nur, weil in Deutschland keine andere bissige Natter häufig vorkommt (die Äskulapschlange benimmt sich nämlich genau ebenso), konnte diese Meinung entstehen. Eine zweite mimetische Körperhaltung ist die Erweiterung des Halses; Nachahmung von *Naia* durch *Tropidonotus piscator*, *Coelopeltis moilensis*, *Dispholidus typus* (alle drei Fälle von mir zuerst beobachtet); von den dreien beziehen sich aber zwei selbst auf Giftschlangen und nur *Tropidonotus piscator* ist aglyph. Das dritte Beispiel ist das Rasseln mit der Schwanzspitze (Nachahmung von *Crotalus*); von mir beobachtet bei *Coronella* (*Ophibolus*) *getula*, *Spilotes pullatus*, aber auch bei unseren *Coluber longissimus*, der ja mit keinem *Crotalus* zusammenlebt; wahrscheinlich ist das Schwanzrasseln ein Zeichen hochgradiger Erregung und eine weitverbreitete Erscheinung.

Ich habe mich in meinen vorstehenden Ausführungen ganz vorwiegend an die Besprechung von Tieren gehalten, die mir aus eigener Anschauung bekannt sind und die ich zum großen Teile selbst lebend und zwar auch im Freien beobachtet habe. Es sind meine Erfahrungen keine solchen, welche ganz für die Mimikrylehre günstig sind; doch können sie durchaus nicht dahin führen, einen Nutzen der Anpassungsfärbung ganz für ausgeschlossen zu halten. Sie mag ja die Zahl der den natürlichen Feinden zum Opfer fallenden Individuen der geschützten Tierarten herabsetzen, sie kann aber freilich nicht einmal eine besonders starke Vermehrung unter ihrem Schutze bewirken. Die erste Bedeutung der Pigmentausscheidung ist zweifellos eine physiologische, wie ich ebenfalls schon (l. c. p. 367) hervorgehoben habe; die biologische, sei es als Schutz, sei es, wie manche Autoren auch meinen, als Art kennzeichen, ist sicherlich eine sekundäre. Was die Bedeutung der Zeichnung in letzterer Hinsicht anbelangt, so ist es bei einer variablen Art wohl etwas viel verlangt, dass die einzelnen Individuen alle Varietäten ihrer Art kennen sollen, die oft auf geringem Areale beisammen leben (vgl. die Heuschrecken aus der Gattung *Stenobothrus*, *Gomphocerus*, *Tettix*, die Eidechsen aus der Gattung *Lacerta* u. a.) und ich denke, dass hier ein exakteres Erkennungszeichen existieren muss, wenn wir nicht annehmen wollen, dass z. B. in einer Gattung die Erkennung der Individuen untereinander bei einer Art durch das Gesicht, bei der anderen etwa durch den Geruch stattfindet. Dass beide Sinne mitunter im Paarungstrieb unberücksichtigt bleiben, beweisen die Paarungsversuche männlicher Schlangen und Eidechsen in Gefangenschaft mit Weibchen aus ganz anderen Gattungen (*Python* mit *Boa*, *Iguana* mit *Ctenosaura* u. s. w.).

Ich komme also auch zu demselben Schlusse, wie die anfangs zitierten Autoren, dass „die durch Schutz- oder Trutzfärbung aus-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at
gezeichneten Tiere eigentlich nur von dem Menschen und auch da nur vor dem ungeübten Sammler geschützt sind, während ihr Kleid ihre wirklichen Feinde nicht zu täuschen vermag (v. Aigner-Abafi), dass die Anpassungsphänomene auf physikalische und physiologische Vorgänge (Farbenphotographie, Nahrung etc.) zurückzuführen sind (Denso) und dass wir die Nützlichkeit der Anpassungsfärbung als ein Nebenprodukt des Stoffwechsels zu betrachten haben (Entz).

Aber etwas bleibt von der Mimikry doch immer noch übrig, was wir mit den gegenwärtigen Einwürfen nicht aus der Welt schaffen können. Es sind das die Formanpassungen, die Erscheinung der Ähnlichkeit von Orthopteren mit Ästchen und Blättern, ihrer Eier mit Pflanzensamen, die Ähnlichkeit von Schmetterlings-(Geometriden-)Raupen mit dürren, knotigen Ästchen, von Kokons mit Früchten, von Käfern mit flechtenbedeckten Rinden (nicht nur Farben-, sondern auch Formanpassung, auch bei Phasmiden) u. s. w. Hier kommen wir weder mit Farbenphotographie noch mit ernährungsphysiologischen Prozessen aus. Die Tatsache der Ähnlichkeit, der teilweise hochgradigen Ähnlichkeit besteht und wir kommen darüber nicht hinweg, wenn wir uns auch mit Entz sagen, dass die vergleichende Biologie Besseres zu tun hat, als zu raten, welchem Ding dieses oder jenes Tier ähnlich sehe. Wir können keinesfalls annehmen, dass ein so eminent kompliziert blattartiges Tier, wie ein *Phyllum*, ein wandelndes Blatt (von der Farbe hier ganz abgesehen), plötzlich aus einer normalen Phasmidenform (und welche sollte dies sein, da alle mehr weniger morphomimetische Anpassung zeigen) etwa durch Mutation entstanden sei, denn bei der Mutation treten ganze Komplexe von neuen Merkmalen, wie sie die Blattförmigkeit des Körpers, der Beine und der Vorderflügel darstellt, meines Wissens kaum jemals auf; wir müssen also doch auf eine allmähliche Entwicklung durch zahlreiche Generationen zurückgreifen, wobei natürlich wieder die Frage auftaucht, ob die ersten, minimalen Stadien der Blattähnlichkeit schon einen solchen Nutzen haben konnten, dass sie durch Selektion verstärkt, vererbt und erhalten werden konnten — worauf man wieder die Antwort geben kann, dass es ganz und gar nicht nötig ist, dass das zu vererbende Merkmal (wenigstens soviel wir davon wissen) nützlich sei, sondern dass es genügt, wenn es nicht schädlich ist (ich will hier gar nicht einmal in Betracht ziehen, dass sogar ein direkt schädliches, bezw. unter Umständen schädlich werdendes Organ vererbt werden kann) und dass vielleicht die Ahnenform rindenfarbig war (bei den Rindenbewohnern kommen vielleicht die besten — weil am meisten spezialisierten — aller Farbenanpassungen vor) wie so viele andere Phasmiden und erst bei völliger Blattförmigkeit Lebensweise und Nahrung, mit letzterer auch die Farbe wechselte; geradeso wie

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Blattnachahmer (Formmimikry) unter den Mantiden: *Gongylus*, *Empusa*, *Phyllocrania* anscheinend durchwegs braun aus dem Ei kommen und dann grün werden oder braun bleiben.

Es ist in diesen Fällen nur die Frage: ist die Mimikry der Form (fast ausnahmslos Pflanzennachahmung) wirklich in erster Linie eine Schutzeinrichtung und wird sie von dem Tier in dieser Weise auch wirklich gebraucht oder ist sie nur wieder ein willkommenes Nebenprodukt bei irgendeinem Ausscheidungsvorgang, wie Entz die Farbenanpassung zu erklären versucht. Wir können darauf nur teilweise Antwort geben. Es sieht nicht aus, wie wenn bei der Formmimikry ein anderes, wichtigeres Moment als die Anpassung selbst in Frage käme, wenigstens können wir uns keines vorstellen; man könnte höchtens im Falle des wandelnden Blattes auf eine Hypertrophie der Körperanhänge unter besonders günstigen Lebensbedingungen denken, die an den Elytren im Zusammenhang mit dem natürlichen Geäder zu einer Blattform führte, an den Beinen annähernd blattartige Erweiterungen hervorrief, wie sie auch bei Mantiden so überaus häufig sind (Harpagiden, Vatiden, Empusiden), während die blattartige Erweiterung des Körpers eine Folge der Lebensweise auf Blättern (vgl. auch die den stabförmigen Phasmiden entsprechende Mantodeengattung *Empusa*, bezw. *Hypsicorypha* und *Idolomorpha* mit den blattförmigen *Gongylus*, *Blepharis*, *Blepharodes* und *Idolum*) sein konnte. Es ist hierbei nicht außer acht zu lassen, dass ein an Grashalmen oder Zweigen lebendes Tier von einer gewissen Größe am besten mit einer langestreckten, zylindrischen Gestalt auf einer solchen Unterlage ruhen kann, dass ein auf Blättern oder auf dem flachen Boden sich aufhaltendes Tier (auch wieder von einer gewissen Größe aufwärts) mit einem dorsoventral abgeplatteten Körper sein Auskommen findet und dass hier vielleicht die ersten Anfänge der Anpassungsgestalt liegen können.

Jedenfalls werden wir für jeden Fall eine besondere Erklärung suchen müssen und es kann wohl möglich sein, dass wir in jedem Falle eine solche auch mit der Zeit finden. Dass bei diesen Tieren anscheinend ein Handeln in Übereinstimmung mit der Körperform zu bemerken ist, so dass astförmige Phasmiden und Geometridenraupen unbeweglich stundenlang in einer ganz entsprechenden Stellung verharren, blütenförmige (*Empusa*, *Hymenopus*) bei Herannahen eines Feindes die Flügel ausbreiten und die Form einer vierblätterigen Blumenkrone annehmen, ist mehrfach durch Beobachtungen bestätigt. Es wäre dies die höchste Ausbildung der Mimikry, aber auch gleichzeitig die letzte und äußerste Verschanzung der Mimikrylehre. Noch etwas bleibt übrig: der Mimikrytypus der Ameisen- und Termitengäste, jene wunderbaren, von Wasmann so ausführlich beschriebenen Anpassungserscheinungen verschiedener myrmekophilen und termitophilen Koleopteren (Staphylinen etc.), welche

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

durch vollständig übereinstimmende Körpergestalt den Tastsinn ihrer Wirte täuschen und ihnen dadurch Aufenthalt und Verpflegung im Bau ermöglichen. Eine solche morphologische Ähnlichkeit zwischen Tieren ist schon lange bekannt (*Condylodera* — *Tricondyla*), doch ist mir nicht recht klar, worin in diesem oft zitierten Fall die Mimikry stecken soll, da das Orthopteron über kaum viel geringere Verteidigungsmittel verfügen dürfte, als die nachgeahmte Zizindelide. Aus diesem Grunde ist auch die frappante Ähnlichkeit von *Dipsadomorphus irregularis* mit *Python amethystinus*, zwei Nachtbaumschlangen der Neuguinea-Subregion keine mimetische.

Auch diese Fälle müssten besonders untersucht werden, bevor man endgültig mit der Mimikrylehre aufräumt; denn es ist ja bekanntlich immer leichter, zu zerstören als aufzubauen und es könnte sehr leicht sein, dass neuere Beobachtungen ein Material zutage fördern, welches reich genug ist, um der Mimikry auch noch nach Abstoßung ihrer Auswüchse nicht nur ihren früheren Rang, sondern ihr auch eben wegen dieser Reinigung des Begriffes eine bessere Fundamentierung zu verschaffen.

Eine gute Seite würde der Fall der Mimikrylehre jedenfalls haben. Mit ihr würden natürlich alle ihre extremen und von ihren Verfechtern und deren Nachbetern selbst nicht verstandenen, weil überhaupt unsinnigen Theorien fallen, die sich mit der Anpassung gewisser großer, gezeichneter Tiere befassen (Streifenzeichnung des Tigers und Zebras, Fleckenzeichnung des Leoparden und der Giraffe), und sogar in die Lehrbücher übergegangen sind. Heutzutage sind manche Mittelschullehrbücher im Drange der Anpassungs- und Mimikrylehre zum Platzen mit der tollsten Teleologie gefüllt, wovon die Zeichnungsanpassungen wohl den Gipfelpunkt vorstellen. Ich habe bisher noch niemand gefunden, der mir eine klare Vorstellung zu haben schien, wie es sich z. B. die Anpassung des Tigers vorstellt; die einzige vernünftige Erklärung, die durch die Zeichnung hervorgerufene Auflösung des Körpers (nur die Flecken oder Streifen bleiben als solche sichtbar, während die Grundfärbung mit derjenigen der Umgebung verschwimmt) hört man fast niemals; aber sie ist durchaus nicht unanfechtbar, denn sie hat wieder die Schwachsichtigkeit der natürlichen Feinde, bezw. der Beutetiere, und die Außerachtlassung des Geruchsines zur Voraussetzung. Ich glaube, man kann nur eben sagen, dass diesee Zeichnungen ihren Trägern in ihrer natürlichen Umgebung nicht schaden; schon aber die ungeheure Verbreitung der Rückbildung der phylogenetisch so wichtigen Zeichnung im Alter (sekundäre Einfarbigkeit) beweist, dass diese ohne Schaden allmählich ausgemerzt werden kann (Equiden, Löwe und Puma, Hirsche, Suiden u. s. w.) Siehe darüber nochmals meine Bemerkungen zur Zeichnungsfrage (Biol. Zentralbl. XI 1891, p. 362ff.).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: 27

Autor(en)/Author(s): Werner Franz Josef Maria

Artikel/Article: Das Ende der Mimikryhypothese? 174-185