handlung der Objekte und die Anwendung stärkerer Lichtreize zurückzuführen ist.

Auch theoretisch folgt mir Pfeffer insofern in dem wesentlichsten Punkt, als er ein (natürlich ererbtes) "Bestreben nach einem 12:12stündigen Bewegungstempo" für eine Anzahl von Pflanzen jetzt anerkennt.

Unrichtig sind dagegen noch seine Ansichten von dem "Ausklingen" der Nachwirkungen. Unter den Bedingungen konstanter Helle oder konstanter Dunkelheit ist ein "Ausklingen" dieser Nachwirkungen einfach ein Ding der Unmöglichkeit, weil unter diesen Bedingungen die Nachwirkungen durch die starke einseitige Induktion notwendigerweise unterdrückt werden müssen.

Pflanzen, deren Schlafbewegungen durch konstante Belichtung oder konstante Verdunkelung unterdrückt worden sind, stellen also auch nicht Versuchsobjekte dar, die sich in einem ausgeglichenen, indifferenten, sondern in einem höchst einseitig induzierten Zustand befinden, und ihr positives und negatives Verhalten bedarf einer genauen kritischen Berücksichtigung dieses ihres Zustandes. Sie sind ein sprechender Beleg für die Berechtigung meiner am Schlusse der Mneme ausgesprochenen Abmahnung, "die Physiologie des Organismus losgelöst von seinen und seiner Vorfahren früheren Schicksalen ergründen zu wollen".

## Über Schutzanpassung durch Ähnlichkeit. (Schutzfärbung und Mimikry.) Von F. Doflein.

In den Anfängen des Darwinismus glaubte man alle Farben der Tiere durch die Selektionstheorie erklären zu können. Seitdem hat man in immer zahlreicheren Fällen erkannt, dass die Farbe von Tieren mit ihren physikalischen und chemischen Existenzbedingungen wechseln kann, rein physiologisch bedingt, ohne dass ein Zusammenhang mit der Zweckmäßigkeit im Kampf ums Dasein bestünde. Für diejenigen Fälle, in denen ein solcher Zusammenhang aber kaum zu leugnen ist, für die Schutzfärbung und Mimikry, haben selbst Gegner der Allgültigkeit der natürlichen Zuchtwahl ihre Wirksamkeit zugegeben. Und viele Gegner der Selektionslehre wussten sich über die Schwierigkeit, welche diese Tatsachen ihnen boten, nicht anders wegzuhelfen, als indem sie die Richtigkeit der Beobachtungen anzweifelten. Nun sind aber Schutzfärbung und Mimikry empirisch festgestellte Tatsachen, deren Richtigkeit nur vom grünen Tisch aus angezweifelt werden kann. Wer in der freien Natur Tiere beobachtet hat, musste sich von der oft verblüffenden Ähnlichkeit zwischen Tieren und Färbungen oder Gegenständen ihrer Umgebung überzeugen. Und ebenso kann es von guten Beobachtern nicht bezweifelt werden, dass diese Ähnlichkeit ihren Trägern in vielen Fällen einen wirksamen Schutz

gewährt.

Wie es gewöhnlich bei wichtigeren Theorien und Anschauungen geht, so ist auch die Annahme der Schutzanpassung durch Ähnlichkeit vielfach in ungeeigneter Weise angewandt und ausgebeutet worden. Es ist leicht, für eine ganze Anzahl von Fällen, bei welchen schützende Ähnlichkeit angegeben wurde, nachzuweisen, dass zu einer solchen die biologischen und morphologischen Voraus-

setzungen fehlen.

Aber wenn man von einem "Ende der Mimikryhypothese" spricht, so verkennt man die ganze Fülle von Beweismaterial, welches nicht von Dilettanten, sondern von gut vorbereiteten Forschern zusammengebracht worden ist. Übertreibungen und schematische Anwendung können ein wichtiges und bedeutsames Prinzip sehr leicht in Misskredit bringen. Ich glaube jedoch, dass ich nicht an Beispielen zu beweisen brauche, dass es wirklich Schutzanpassung durch Ähnlichkeit gibt. Eine Diskussion wird sich nur darüber erheben, in welchen Fällen der Begriff Schutzanpassung durch Ähnlichkeit anwendbar ist und durch welche gesetzmäßigen Zusammenhänge ihr Vorkommen in der Natur bedingt wird.

Es ist sehr wohl möglich und sogar wahrscheinlich, dass unter den in der Literatur angegebenen Fällen sich zahlreiche zufällige Ähnlichkeiten ohne Schutzwirkung befinden, auch Ähnlichkeiten, welche nur für das menschliche Auge als solche wirksam sind. Zur Entscheidung der in solchen Fällen sich erhebenden Fragen wird nur das detaillierte Studium der Biologie der schützenden Ähnlichkeiten führen. Und dieses ist ohne weiteres mit der Frage nach dem Zusammenhang, welchen ein geschütztes Tier in Form, Farbe u. s. w. mit Gegenständen seiner Umgebung besitzt, aufs

engste verknüpft, wie wir sogleich sehen werden.

Ich bin auf meinen Reisen im tropischen Amerika und Asien durch Beobachtungen und Überlegungen zu einer bestimmten Auffassung des Zusammenhanges geschützter Tiere mit ihrer Umgebung gelangt. Ich will meine Ansichten in diesem Aufsatz in Kürze skizzieren und hoffe, damit eine Reihe von Studien über die Biologie der schützenden Ähnlichkeit zu beginnen, welche später unter Berücksichtigung der Literatur die Einzelheiten meiner Beobachtungen und Experimente zur Darstellung bringen sollen.

Die übliche Annahme der Entstehung von sympathischer Färbung und Mimikry durch Selektion wird z. B. von Weismann folgendermaßen formuliert (Vorträge über Deszendenztheorie vol. 1, 1902, p. 68): "Wir werden zur Erklärung der sympathischen Färbungen mit Darwin und Wallace einen Selektionsprozess annehmen, der darin besteht, dass bei einem im Laufe der Zeit ein-

tretenden Wechsel in der Färbung der Umgebung des Tieres durchschnittlich diejenigen Individuen leichter der Verfolgung ihrer Feinde entgingen, welche am wenigsten von der Farbe der Umgebung abstachen und dass so im Laufe der Generationen sich eine immer größere Übereinstimmung mit dieser Farbe feststellte. Variationen in der Färbung kommen überall vor; sobald sie einen solchen Grad erreichen, dass sie ihrem Träger einen besseren Schutz gewähren als die Farbe der übrigen Artgenossen, muss der Züchtungsprozess seinen Anfang nehmen, und er wird erst dann aufhören, wenn die Übereinstimmung mit der Umgebung eine vollständige geworden ist, oder doch eine so hohe, dass eine Steigerung derselben die Täuschung nicht mehr erhöhen könnte."

Die Einwände, welche gegen diese Erklärung der Tatsachen erhoben worden sind, sind zu bekannt, als dass ich sie zu wiederholen brauche. Auf einige werden wir ohnehin später zurückzukommen haben.

Zugunsten dieser Erklärungsweise sprechen folgende Überlegungen: 1. der Lamarckismus und verwandte Erklärungsarten versagen gegenüber der Mehrzahl der zu erklärenden Fälle. 2. Die Selektionshypothese vereinigt die sicherlich eine einheitliche Gruppe bildenden Erscheinungen der Schutzfärbung und Mimikry unter einem einheitlichen Gesichtspunkt.

Ein solcher einheitlicher, die zu erklärenden Erscheinungen zusammenfassender Gesichtspunkt scheint mir aber auch durch die Berücksichtigung der psychischen Vorgänge bei den Schutz suchenden

Tieren gegeben zu sein.

Im Jahre 1898 beobachtete ich auf der Insel Martinique an den Abhängen des Mt. Pelée verschiedene zur Gattung Anolis gehörige Eidechsenarten. Wie ich bereits früher dargetan habe (1900), fanden sich auf den jetzt durch die Eruption zerstörten Tufffelsen in der Nähe des Meeres zwischen kleinen Bäumchen zerstreute Rasenbüschel und andere Pflanzen, welche zum großen Teil dürr und trocken waren. Die drei dort häufigen Anolis-Arten waren ganz verschieden voneinander gefärbt; die eine war bräunlich, die andere grün, die dritte war hellgrau mit dunkleren Flecken marmoriert. Diese drei Formen jagten vielfach sehr lebhaft an den gleichen Orten nach Insekten, wobei besonders die grüne und die braune Form miteinander wetteiferten. Störte ich ihre Jagd durch meine Annäherung, so erfolgte eine plötzliche Flucht, welche aber die verschiedenen Individuen nicht in die Weite führte. Doch waren sie, obwohl sie in nächster Nähe sein mussten, fürs erste dem Auge entschwunden. Erst nach einiger Gewöhnung erkannte ich, dass eine eigenartige Sortierung der Individuen nach Arten erfolgt war. Die grüne Form hatte die grünen Rasenbüschel aufgesucht, die braunen die dürren, und die marmorierte schließlich hatte die hellen Baumstämmchen aufgesucht, deren sonnenbeschienene Rinde mit

den Blätterschatten ihrer Färbung vollkommen entsprach. Im Schutze der umgebenden verbergenden Farben hielten sich die Tiere ganz ruhig, so dass man den Eindruck erhielt, als handelten sie mit dem Bewusstsein, dort gesichert zu sein.

Ganz ähnliches beobachtete ich an der gleichen Lokalität bei

zwei Heuschreckenarten, einer braunen und einer grünen.

Damals schon drängte sich mir die Überzeugung auf, dass das Wesentliche bei der Erscheinung der Instinkt sei, welcher das

Tier veranlasst, die passenden Stellen aufzusuchen.

Seither habe ich viel über den Gegenstand nachgedacht und Beobachtungen gesammelt; das hat mich zu Gedankengängen geführt, welche ich zuerst in meiner Bearbeitung der Brachvuren der deutschen Tiefseeexpedition (Doflein, 1904) niedergelegt und seitdem weiter entwickelt habe.

Alle Tiere, welche imstande sind, einen überlegenen Feind oder eine sonstige Gefahr wahrzunehmen und eine Rettung zu versuchen, handeln bei dem Rettungsversuch in einer für die Art, welcher sie angehören, charakteristischen Weise. Man kann unter diesem Gesichtspunkt diese Tiere in zwei große Gruppen einteilen:

1. Die flinken, raschen, mit einer gewissen Plastizität der psychi-

schen Vorgänge ausgestatteten Formen.

2. Die trägen, langsamen, mit vielfach hochdifferenzierten, aber einseitig ausgebildeten, wenig modifizierbaren Instinkten ausgerüsteten Formen.

Die Formen der ersten Gruppe pflegen, soweit sie nicht eine aktive Verteidigung versuchen, die Flucht ins Weite zu unternehmen. Sie pflegen eine große Strecke zurückzulegen, ehe sie die Flucht einstellen. Als Beispiele nenne ich gewisse Hymenopteren und Tagschmetterlinge, manche Fische, viele Vögel und Säugetiere. Insgesamt handelt es sich um Tiere mit guten Sinnesorganen und

ausgezeichneten Bewegungswerkzeugen.

Die Formen der zweiten Gruppe fliehen niemals in die Weite. Ihre Bewegungen sind langsam und vorsichtig. Bei drohender Gefahr suchen sie vielfach ein Versteck in unmittelbarer Umgebung auf, eine Höhle, eine Erdspalte oder Felsenritze, oder irgendeinen dunklen Ort oder sonstige Deckung; andere Formen verharren sogar bewegungslos an Ort und Stelle; sie ducken sich nieder oder im extremen Fall: sie stellen sich tot. In dieser Gruppe handelt es sich vielfach um Tiere mit gering entwickelten Sinnesbesonders Sehorganen und mit Bewegungsorganen, welche ihren Besitzern meist keine anhaltende rasche Bewegung erlauben.

Diese Einteilung ist wie alle derartigen Gruppierungen cum grano salis zu verstehen; es fehlt nicht an verbindenden Übergängen, wo die unendliche Mannigfaltigkeit der natürlichen Existenzbeding-

ungen solche zulassen.

Die Flucht in eine schützende Umgebung, die Langsamkeit der Bewegungen, das Totstellen, das alles sind bei den Tieren der zweiten Gruppe Anpassungen, welche auf die Sehorgane ihrer Verfolger berechnet sind.

In einer analogen Weise sind die Tiere mit Schutzfärbung und Mimikry angepasst an eine Lebensweise, welche sie den Verfolgungen durch sehende Feinde aussetzt. Und zwar sind die Verfolger, wie überhaupt die meisten Tiere, mit Augen versehen, welche besonders zur Wahrnehmung von Bewegungen geeignet sind.

Damit ihre schützende Ähnlichkeit mit der Umgebung wirksam sei, müssen sie zu der zweiten der von mir aufgestellten Gruppen gehören. Der Fluchtreflex muss zur Folge haben, dass die Tiere in der sie schützenden Umgebung sich entweder dauernd oder bei eintretender Gefahr ruhig verhalten. Tatsächlich finden wir auch unter den durch Ähnlichkeit geschützten Tieren sehr viele, deren Biologie mit der geforderten Voraussetzung übereinstimmt. Viele der geschützten Insekten (Stab- und Blattheuschrecken, Spinnen, Käfer u. s. w.) sind Tiere mit sehr geringer Beweglichkeit, welche zum Teil sich sogar tot stellen. Die geschützten Schmetterlinge sind nur für die Ruhestellung geschützt und lassen zum Teil während der Bewegung auffallende Färbungen sehen. Und bei zahlreichen Arten von Crustaceen, Arachnoideen, Insekten, Fischen, Reptilien, Vögeln und Säugetieren sehen wir die verfolgten Individuen sich ganz ähnlich verhalten wie die oben geschilderten Eidechsen auf Martinique.

In all diesen Fällen muss also ein psychischer Vorgang im weiteren Sinne, ein Reflex oder Instinkt die Tiere veranlassen, die zu ihrem Schutz zweckmäßige Handlung vorzunehmen. Keinem der früheren Theoretiker kann dieser Zusammenhang entgangen sein; ich habe allerdings in der Literatur nicht viele Erörterungen über diese Frage gefunden. Weismann kommt wiederholt auf den Instinkt der geschützten Tiere zu sprechen, immer aber in dem Sinn, dass zugleich mit der Ähnlichkeit auch der zweckmäßige

Instinkt durch Selektion entwickelt worden sein müsse.

Uns genügt fürs erste die Feststellung der Trägheit der Bewegungen und der Eigenart des Fluchtreflexes bei geschützten Formen. Wir wenden uns nun zu einer anderen Seite des psychischen Vorganges, nämlich der Unterscheidung der schützenden Umgebung. Dass eine solche Unterscheidung bei vielen Tieren stattfindet, ist durch Beobachtungen sichergestellt.

Einen einwandfreien Beweis bilden die Fälle des sympathischen Farbenwechsels z. B. beim Chamaeleon, bei den Schollen, bei der Garneele Virbius varians. Besonders bei letzterer Form ist eine überraschend weitgehende Farbenanpassung an die Umgebung nachgewiesen, welche bedingt ist durch die Wahrnehmung der umgebenden Gegenstände mit Hilfe der Augen. Bei den Schollen ist ja durch die bekannten Experimente der Zusammenhang der Umfärbung mit den Sehorganen und dem Nervensystem nachgewiesen.

Noch komplizierter ist der psychische Vorgang bei den sogen. maskierten Krabben, bei denen durch die Experimente von Aurivillius nachgewiesen ist, dass sie nicht nur jeweils entsprechend der Umgebung sich maskieren, sondern dass sie sogar bei Änderung der Umgebung sich in der nunmehr zweckmäßigen Weise ummaskieren. Wenn ein Stenorhunchus z. B. vorher mit Ulven auf seinem Rücken bepflanzt war, dann auf eine Wiese von Hydroidpolypen versetzt wird, so rupft er die Ulven, welche ihn in dieser Umgebung nicht mehr unerkennbar machen, aus und ersetzt sie

durch Hydroidpolypen.

Das, was man bei diesen Formen durch einen physiologischen Vorgang (Virbius) oder eine Handlung des Tieres (Krabben) einer zweckmäßigen Veränderlichkeit unterworfen sieht, das treffen wir bei vielen ihrer nahen Verwandten in einer unveränderlich fixierten Weise an: Ähnlichkeit mit der Umgebung in Form, Farbe und Struktur. So konnte ich noch jüngst während meiner Reise in Ostasien zahlreiche neue Beobachtungen solcher Art machen und ältere Beobachtungen bestätigen. Zahlreiche Oxvrrhynchen, z. B. Arten von Epialtus und Pugettia ähneln in Farbe und Oberflächenstruktur außerordentlich den dunkelgrünen, ölig glatten Thallusteilen der Fucaceen; viele Actaeiden haben eine Oberflächenstruktur von Panzer und Beinen, welche sie Korallen, Kalkalgen und korrodierten Steinen sehr ähnlich machen. Verschiedene Galatheiden, welche ich regelmäßig am gleichen Ort vorfand, glichen, die eine vollkommen der rosenroten Pennatulide, die andere der orangefarbigen Gorgonide, die dritte den schwarzweiß geringelten Seeigelstacheln, welche ihren bevorzugten Aufenthalts- und Zufluchtsort bildeten. Ein besonders auffallendes Beispiel ist auch die oxyrrhynche Krabbe Huenia proteus, welche sich häufig zwischen den Algen der Gattung Halimeda findet, denen sie in ihrem auffallenden äußeren Umriss, in Farbe und Oberflächenstruktur täuschend ähnlich ist. Diese verschiedenen Formen konnte ich lebend untersuchen, worüber ich manches schon in meiner "Ostasienfahrt" (Leipzig 1906) berichtet habe. Brachte ich solche Tiere und verschiedenartige Gegenstände in eines meiner Aquarien, so waren nach wenigen Minuten die Tiere, wenn sie noch lebenskräftig waren, so verteilt, dass jedes die Unterlage aufgesucht hatte, welcher es selbst ähnlich war.

Es findet also in solchen Fällen sicher ein Unterscheiden und Wählen der geeigneten Umgebung statt. Dabei stürzt sich das einzelne Individuum in den Bereich der schützenden Umgebung, wie sonst ein Tier in ein Versteck. Die rasche Bewegung hört auf, sobald das Tier an Ort und Stelle angelangt ist. Man hat den

Eindruck, als ob es vorher unruhig, hier rahig würde; hier macht es die zweckmäßigen langsamen Bewegungen oder hält ganz still und stellt sich tot.

Wir haben keine Ursache, anzunehmen, dass der Vorgang hier so sehr verschieden sein wird von dem vorher bei den Tieren mit sympathischer Farbenänderung oder Maskierung geschilderten. In beiden Fällen wird psychisch ein ähnlicher Kausalnexus vorliegen. Um diesen ganz vorsichtig zu beschreiben, will ich mich folgendermaßen ausdrücken: Wie in dem einen Fall das Tier bestrebt ist, einen gestörten Gleichgewichtszustand irgendwelcher Art wiederherzustellen, indem es sein eigenes Aussehen entsprechend der Umgebung aktiv verändert, so im anderen Falle, indem es eine ihm selbst ähnliche Umgebung durch Ortsbewegung wieder aufsucht.

Also die durch ihre äußere Erscheinung geschützten Tiere verdanken die Wirksamkeit dieses Schutzes einmal der Funktion ihrer eigenen Sinnesorgane und sodann gewissen psychischen Vorgängen, sagen wir einmal der Kürze halber gewissen "Instinkten".

Im Zusammenhang mit dieser Feststellung ist es von großem Interesse, zu prüfen, bei welchen Tiergruppen überhaupt Schutzfärbung und Mimikry vorkommt.

Protozoen: keine. Cölenteraten: keine.

Echinodermen: wenige, unsichere Fälle-

Würmer: wenige, unsichere Fälle.

Arthropoden: sehr zahlreiche gute Beispiele.

Mollusken: wenige unsichere Fälle.

Vertebraten: sehr zahlreiche gute Beispiele.

Aus dieser Zusammenstellung geht die überraschende Tatsache hervor, dass alle wirklich überzeugenden Beispiele von Schutzfärbung und Mimikry sich in den Stämmen der Arthropoden und Vertebraten finden, denen ja auch immer die Musterbeispiele für diese Naturerscheinung entnommen werden. Je mehr wir in die Biologie dieses Gebietes einzudringen versuchen, um so auffallender tritt uns dieser Zusammenhang entgegen und um so deutlicher sehen wir seine Begründung in der Überlegung, dass es sich ja um die beiden Tiergruppen handelt, bei welchen sowohl die Sinnesorgane als auch die Instinkte ihre höchste Ausbildung erreicht haben.

Vergleichen wir den in gewissem Sinn vollkommen planmäßigen Fluchtversuch eines Arthropoden oder eines Vertebraten mit dem scheinbar ganz zwecklosen Zappeln eines aus seiner Umgebung gerissenen Wurmes, oder dem ganz einfachen Schutzmechanismus eines Cölenteraten, Röhrenwurmes oder Molluskes, so leuchtet uns ohne weiteres der Gegensatz ein. Dieser Gegensatz bedingt es aber auch, dass wir auf Grund unserer früheren Überlegungen bei jenen Tierstämmen keine Schutzfärbung und keine Mimikry erwarten können.

Ausgenommen natürlich jene Fälle, in denen ein Fortschritt in der gleichen Richtung, wie bei Arthropoden und Vertebraten stattgefunden hat, also z. B. bei manchen höheren Würmern, bei Cephalopoden etc. Wie wir gleich sehen werden, ist ja auch bei jenen bevorzugten Tierstämmen eine ganze Stufenleiter wie für die sonstigen Eigenschaften, so auch für die Schutzanpassung zu verzeichnen.

Ich will nicht unterlassen hervorzuheben, dass eine Reihe von Fällen, welche in der Regel als Schutzfärbungen bezeichnet werden, wenn sie auch manchmal als solche wirksam werden, doch nicht als echte Schutzfärbungen angesehen werden dürfen. So z. B. die zahlreichen Nacktschnecken, welche auf bunt gefärbten Spongien und Cölenteraten weiden und die gleiche Färbung zeigen wie ihr Wirt. Bei diesen scheint vielfach, ähnlich wie für Aeolidier die Herkunft der Nesselkapseln in den Rückenpapillen auf die Nahrung (verschiedene Cölenteraten) zurückgeführt wurde, der Farbstoff direkt aus den gefressenen Teilen des Wirtes zu stammen und mit diesem zu wechseln.

Bei den Arthropoden und Vertebraten finden wir nun, wie schon erwähnt, verschiedene Stufen in der Vollkommenheit der Schutzanpassung. Dabei fällt es nun auf, dass unter den Crustaceen die vollkommensten Fälle bei den Dekapoden, unter den Insekten bei den Schmetterlingen, unter den Vertebraten bei den Vögeln vorkommen. Dies erinnert uns daran, dass es sich dabei um Formen mit relativ hoch entwickelten Instinkten und gut entwickeltem Gesichtssinn handelt. Ja bei den Schmetterlingen haben wir z. B. Organismen vor uns, bei welchen durch die Untersuchungen von Andreae (1904) ein Unterscheidungsvermögen für Farben nachgewiesen ist.

In dem vorstehenden Abschnitt habe ich darzulegen versucht, dass bei den durch Ähnlichkeit geschützten Tieren der Fluchtreflex beeinflusst wird durch das Unterscheidungsvermögen für die schützende Umgebung. Dieser vielfach bezweifelte Zusammenhang scheint mir durch meine Beobachtungen erwiesen<sup>1</sup>).

Wie manche frühere Beobachter zu ihrem Zweifel gekommen sind, ist mir sehr wohl verständlich, wenn ich mich daran erinnere, dass auch ich wiederholt Tiere mit Schutzfärbung in ganz ungeeigneter Umgebung angetroffen habe. Und zwar war dies zum Teil bei Formen der Fall, deren ausgezeichnete Schutzanpassung mir an anderen Orten aufgefallen war. Stets handelte es sich dann aber um Vorkommnisse auf einem Gebiet, in dessen Umgebung ein geeigneter schützender Untergrund vollkommen fehlte.

l) Vgl. hierzu auch die wichtigen, viel zu wenig beachteten Angaben von Vosseler (1902).

Bei höheren Tieren mit Schutzanpassung durch Ähnlichkeit können wir also annehmen, dass die Ähnlichkeit mit bestimmten Gegenständen ohne jeden Zusammenhang mit dem Schutzbedürfnis entstanden ist und erst später von dem Tier ausgenützt wurde. Die sehr verschiedenartigen Ähnlichkeitsanpassungen könnten also auf ganz verschiedenen Wegen entstanden sein.

Wir wissen jetzt, dass die Färbung von Tieren durch Temperatur und Ernährung in hohem Grad modifiziert werden kann. Ferner übt das von der Umgebung ausgestrahlte Licht einen weitgehenden Einfluss auf die Färbung und Zeichnung von Tieren aus. Ich erinnere an die bekannten Experimente von Poulton über die Färbungsanpassung von Schmetterlingspuppen. Ich deute ferner meine eigenen Erfahrungen an verschiedenen Arthropoden, welche mit den Ergebnissen von Vosseler an Heuschrecken übereinstimmen, folgendermaßen: dieser Autor hat festgestellt, dass z. B. Wüstenheuschrecken ihre frappante Schutzfärbung einem eigenartigen Vorgang verdanken. Sie nehmen diese Färbung in den Stunden nach der Häutung ganz allmählich an und dabei kopieren sie jeweils den Untergrund, auf welchem sie sich aufhalten. Wenn ihr Chitinpanzer erhärtet ist, behalten sie die einmal erworbene Färbung dauernd bei. Soweit stimme ich Vosseler's Beobachtungen und Deutungen vollkommen bei. Zur Erklärung des eigenartigen Vorganges denkt dieser Autor nun an ein der Farbenphotographie vergleichbares rein chemisches Phänomen. In diesem Punkte weiche ich von ihm ab. Mir scheint vielmehr eine Fähigkeit der Tiere vorzuliegen, die Pigmente vor dem Erstarren des Chitinpanzers unter dem Einfluss der Augen und des Zentralnervensystems in solcher Weise zu ordnen, dass das Abbild der Umgebung entsteht, ähnlich, wie dies für die Formen mit veränderlicher Schutzfärbung (s. oben S. 247) nachgewiesen ist. Nachdem der Panzer einmal erhärtet ist, bleibt die Färbung jedenfalls bis zur nächsten Häutung unverändert. Ein schützender Effekt wird also jedenfalls nur dann ausgeübt, wenn das Tier immer wieder in die schützende Umgebung zurückkehrt. Und das ist für eine ganze Anzahl von Fällen auch nachgewiesen. Diese hier kurz erörterten Phänomene bilden eines der Kapitel, über welche ich später ausführlicher berichten will.

So denke ich mir also die Färbungen der Tiere in verschiedener Weise unter dem Einfluss der äußeren Lebensbedingungen erzeugt. Und ähnlich müssen nach meiner Ansicht viele der Oberflächenskulpturen, Fortsatzbildungen etc. in einer direkten Abhängigkeit von den äußeren Bedingungen stehen. Viel schwerer zu erklären werden die Formähnlichkeiten der ganzen Tiere sein. Aber auch da werden es ganz verschiedenartige Faktoren sein, welche die Vielheit der in Betracht kommenden Formen herbeigeführt haben.

Der uns so überraschende teleologische Zusammenhang, der Schutz der Tiere durch ihre Ähnlichkeit mit der Umgebung ist stets erst nachträglich unter dem Einfluss des Auswahlvermögens der Tiere

hinzugekommen.

Auch die Instinkte, welche die geschützten Tiere zu ihren zweckmäßigen Handlungen veranlassen, scheinen mir bei eingehendem Studium der Biologie einer Analyse zugänglich. Der oben durchgeführte Vergleich mit dem Fluchtreflex eines Tieres, welches in ein dunkles Versteck flüchtet, deutet den Weg an, welcher mir dabei zunächst vorschwebt. Auch für das durch Ähnlichkeit geschützte Tier tritt in dem Moment, in welchem es die ähnliche Umgebung erreicht, ein Zustand der Beruhigung ein, während es in der fremden Umgebung unruhig und reizbar war. Möglicherweise liegen also zum Teil reine Reflexvorgänge hier vor und wir brauchen jedenfalls keine komplizierten Bewusstseinsakte anzunehmen.

Die psychischen Vorgänge bei dem Aufsuchen der den Tieren ähnlichen Umgebung, besonders das Wahrnehmungsvermögen für geeignete Objekte, müssen mit den Vorgängen bei der Erkennung der eigenen Artangehörigen in engem Zusammenhang stehen. Vor allen Dingen weisen uns darauf die biologischen Erscheinungen hin, welche mit den sogen. "Lockfarben" in Zusammenhang stehen.

Wie früheren Untersuchern, so ist auch mir aufgefallen, dass Tiere mit Leuchtorganen durch das Licht einer ins Wasser eingetauchten Laterne und durch andere leuchtende Meerestiere angezogen werden. Damit stimmt meine weitere Beobachtung überein, dass allerlei bunte kleine Meerestiere sich durch die farbigen Kelche

von Korallenpolypen anlocken lassen.

Längst schon ist es bemerkt worden und hat zu mancherlei poetischen Vergleichen Anlass gegeben, dass die blumenbesuchenden Tiere zu den farbenprächtigsten Vertretern des Tierreichs gehören: die Schmetterlinge, die Kolibris, die Nektarinien. Noch dazu weiß man z. B. von letzteren, dass sie mit besonderer Vorliebe Blumen aufsuchen, welche die gleichen roten und rotgelben Töne besitzen, welche sie an ihren Schmuckfedern an sich tragen.

Und so habe ich denn nicht selten gesehen, dass durch Ähnlichkeit geschützte Tiere ebenso wie auf einen sonstigen ähnlichen Untergrund auf ihre eigenen Artgenossen sich niederließen, als ob deren Nähe ihnen die gleiche Beruhigung gewähre, wie die gewohnte schützende Umgebung. Vielleicht hängt es auch damit zusammen, dass durch Ähnlichkeit geschützte Tiere so vielfach gesellige Nei-

gungen haben.

Diese Tatsachen und Überlegungen führen mich zu dem Schluss, dass für die Entstehung der Schutzanpassung durch Ähnlichkeit die Hypothese der Selektion aus minimalen Variationen nicht die einzige Erklärungsmöglichkeit bietet. Vielmehr ergibt sich, dass die so überraschend zweckmäßige Naturerscheinung auch dadurch zustande kommen kann, dass schon vorhandene Formen, Färbungen und Zeichnungen sich mit schon vorhandenen Instinkten der Tiere kombinieren.

Es scheint mir auf diesem Weg die Möglichkeit gegeben, den Einzelfall biologisch zu analysieren. Bei der bisher üblichen, allzusehr generalisierenden Auffassung der Entstehung schützender Ähnlichkeit durch Selektion war eine der Hauptschwierigkeiten die Erklärung der "ersten Schritte". Von zahlreichen Autoren ist hervorgehoben worden, dass es schwer verständlich sei, wie eine Art durch Selektion zur Schutzanpassung gebracht werden könne, da doch die ersten Anpassungsschritte noch gar nicht nützlich gewesen sein könnten. Wenn wir aber annehmen, dass das Aussehen eines Tieres ohne Zusammenhang mit der Nützlichkeit entstanden ist und erst nachträglich durch den Instinkt, durch die Fähigkeiten des Tieres ausgenützt wird, so schwindet diese Schwierigkeit.

So habe ich z. B. in Ceylon einen sehr häufigen Schmetterling beobachtet, Precis iphita, welcher dunkelbräunlich gefärbt ist und auf der Rückseite der Flügel einen Diagonalstrich besitzt, ähnlich wie er bei den sogen. Blattschmetterlingen vorkommt. Sonst hat das Tier aber weiter gar keine Blattähnlichkeit. Nun hat es aber den auffallenden Instinkt, wenn es verfolgt wird, nicht davon zu fliegen, sondern in die Tiefen eines Gebüsches zu tauchen und sich dort zwischen dürren Blättern an den Ästen niederzusetzen. Wir haben also hier sozusagen einen werdenden Blattschmetterling vor uns und sehen deutlich, wie der Instinkt das Wesentliche ist und der Blattähnlichwerdung vorangehen muss.

Denn wenn einmal so bedeutsame Vorbereitungen zur Ähnlichkeit mit Naturgegenständen gegeben sind, so ist nach meiner Überzeugung eine züchtende Einwirkung der Auslese durchaus möglich.

Alle Tiere, welche Schutzanpassung durch Ähnlichkeit besitzen, sind in hohem Maße der Verfolgung durch sehende Tiere ausgesetzt (durch Fische, Cephalopoden, Vögel, Insekten, Eidechsen, Frösche, Säugetiere). Von der neuerdings oft bezweifelten Dezimierung der tropischen Schmetterlinge durch Vögel habe ich mich selbst überzeugen können, wie ich in meiner "Ostasienfahrt" dargelegt habe. Damit habe ich nur die Beobachtungen bestätigen können, welche andere in neuerer Zeit in viel größerem Umfang gemacht hatten, vor allem Guy Marshall.

Wenn solche Tiere, welche reichlich gut sehende Gegner haben, außerdem noch durch Feinde verfolgt sind, welche beim Aufsuchen ihrer Beute durch den Geruchssinn oder andere Chemoreflexe geleitet werden, so haben sie um so mehr Grund, wie schon Weismann u. a. hervorgehoben haben, gegen die eine Gruppe von Feinden wenigstens geschützt zu sein. Vor allen Dingen ist aber hervorzuheben, dass nur gegen die größeren sehenden Feinde das Moment des Schutzsuchens in Betracht kommt.

Es findet also tatsächlich eine sehr intensive Auslese durch sehende Tiere statt. Dass dabei schützende Ähnlichkeit für die betreffende Art tatsächlich vorteilhaft ist, geht daraus hervor, dass für sehr selten gehaltene geschützte Formen manchmal in überraschender Häufigkeit nachweisbar sind, wenn die geeigneten Gegenstände, denen sie ähneln, in der Umgebung vorhanden sind. So ist z. B. ein *Phyllium* in Ceylon auf dem aus Amerika eingeführten Goyavastrauch, dessen Blättern es sehr ähnelt, manchmal in großen Massen vorhanden. Und bei Rovigno in Istrien fand ich einmal auf einem Flächenraum von wenigen Quadratmetern in einem mit *Sarothamnus* bestandenen Gelände viele hundert Exemplare von *Bacillus Rossii*, welcher dort infolge seiner großen Ähnlichkeit mit den Sprossen des Ginsters sich ungestört hatte vermehren können.

Solche und ähnliche Beobachtungen haben mich zu der Überzeugung gebracht, dass auch unter den oben gemachten Voraussetzungen die Selektion eine wichtige Rolle bei der Erhaltung, Befestigung und Vervollkommnung einer Schutzanpassung spielen kann.

Bei genügender Berücksichtigung der speziellen Biologie der Tiere werden sich viele den oben geschilderten ähnliche Fälle nachweisen lassen. In gewissem Sinne können dann Eigenschaften sich sprungweise entwickeln. So wie bei der künstlichen Zuchtwahl der Haustierrassen oder der halbnatürlichen Zuchtwahl der Ameisengäste durch die Ameisen, so ist auch hier ein psychischer Faktor bei der Auslese wirksam. Das Tier ist mit Hilfe seiner psychischen Fähigkeiten selber der Züchter, welcher die Art vervollkommnet.

## Kisskalt und Hartmann: Praktikum der Bakteriologie und Protozoologie.

Jena, Gust. Fischer 1907, gr. 8°, 174 S., 89 teils farbige Abbildungen.

Den vorliegenden Leitfaden zu praktischen Übungen in der Untersuchung der Parasiten aus dem Protistenreich kann Ref. nach eigener Erfahrung auf das wärmste empfehlen. Wenn auch vor allem die für den Arzt wichtigen Arten berücksichtigt sind, so ist doch die theoretische und technische Durchbildung eine solche, dass auch der Biologe gewiss keine bessere Anweisung für die Einführung in diese Spezialgebiete der Parasitologie finden kann.

Die zwei von den beiden Autoren getrennt bearbeiteten Abschnitte sind freilich sehr verschieden. Gute Anleitungen zu bakteriologischen Übungen gibt es ja schon mehrfach; vor ihnen allen zeichnet sich die Arbeit von Kisskalt durch die ins kleinste ausgearbeitete originelle Einteilung in einzelne Übungen und die sorgfältige Verteilung auf verschiedene Tage aus; dadurch wird es dem den Leitfaden benützenden Praktikanten ermöglicht, auch wenn er nur täglich einige Stunden arbeiten kann, alle Übungen durchaus

## **ZOBODAT - www.zobodat.at**

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: 28

Autor(en)/Author(s): Doflein Franz John Theodor

Artikel/Article: Über Schutzanpassung durch Ähnlichkeit. (Schutzfärbung

und Mimikry.) 243-254