

stand these pieces teleologically. What is it that determines that localization shall occur at all in these pieces? It certainly cannot be the „entelechy“, and if not then typical localization of morphogenetic processes is possible in Tubularia without the guidance of the entelechy. If it is possible in these short pieces, why not in other long pieces?

The phenomena of regulation in these short pieces show most clearly that Driesch's sharp distinction between the „typical“ and „atypical“ in form is not only useless but false as regards Tubularia, for structures which Driesch regards as typical, i. e., the hydranths of reduced length with stems actually show the same characteristic, viz., a greater decrease in proximal than in distal structures with decreasing length of the stem, which leads in still shorter pieces to the formation of stemless hydranths and distal partial structures.

To sum up concerning short pieces: Both Driesch's measurements and my own show that in pieces below a certain length the localization of each „effect“ or part of the primordium differs typically in its relative position in the piece with every further decrease in the length of the piece. Proportionality between the length of the primordium and the length of the piece is therefore not even approximately maintained if I understand the word „approximately“ but changes in a typical direction.

It should also perhaps be noted that this change cannot be accounted for by the fact that hydranth-primordia of different sizes arise within the perisarc, which is of approximately the same diameter in all cases (cf. Driesch, 1901, p. 174). If the differences were due to this factor, we should expect the measurements to show that the length of the primordia decreased more rapidly than the length of the piece, but as a matter of fact, the measurements show exactly the opposite. I mention this point because Driesch, in his criticism of my work (Driesch, 1908, p. 413f footnote 1) has called attention to his earlier statements upon this point. The quotations which Driesch gives from his earlier papers (Driesch, 1908, p. 411) do not help the matter, so far as I can see, for they do not concern the real point involved. I believe I have answered his questions fully as to where he has made the assertions concerning which he inquires.

(Schluss folgt.)

Nochmals Mimikry und Schutzfärbung.

Von Dr. Franz Werner.

(Schluss.)

IV.

Es ist selbstverständlich, dass ein Tier besser geschützt ist, wenn es eine Anpassungsfärbung trägt, als in anderen Falle. Aber welchen Tieren fehlt sie?

I. Solchen, welche Pracht- oder Schmuckfarben tragen, welche augenscheinlich für die Erhaltung der Art von größerer Wichtigkeit sind, also der Schutz, den ihnen eine Anpassungsfarbe verleihen würde. Das gilt namentlich von männlichen Vögeln, Eidechsen, nicht aber für die Tagschmetterlinge, welche (auch bei bunter Färbung der Unterseite) durch die vertikale Flügelhaltung wenigstens in der Ruhe gut geschützt sind. Eidechsen mit Farbenwechsel — *Agama*, *Calotes*, *Anolis* — können im männlichen Geschlechte ihr Prachtkleid in ganz kurzer Zeit in die Anpassungsfärbung übergehen lassen.

II. Solchen, welche durch andere Umstände: harte Körperbedeckung, große Schnelligkeit und Vorsicht, ja auch durch Drüsensekrete vor Angriffen im allgemeinen geschützt sind (freilich werden die harten Rüsselkäfer und Tenebrioniden der Mittelmeerländer von Eidechsen, die ungemein flinke *Lacerta oxycephala* von der noch viel flinkeren Schlange *Zamenis dahlia*, die vorsichtigsten Nager von Katzen und Schlangen, Igel und Wieseln, der Erdsalamander, die Wechselkröte und die Bergunke, drei an den ätzenden Drüsensekreten besonders ergiebige Amphibien, von der Ringelnatter gefressen; bemerkt möge hier freilich werden, dass niedere Vertebraten von widrigen Düften nicht abgestoßen werden und auch sehr starker Moschusgeruch, der Säugetiere abschreckt, Schlangen gleichgültig lässt; daher sind die Stinktiere Nordamerikas wahrscheinlich absolut geschützt, da es hier keine landlebenden Großreptilien gibt). Dagegen genießen wirkliche wehrhafte, durch das Gebiss oder andere Waffen (Hörner, Geweihe, Hufe, Krallen, Stacheln) sich aktiv verteidigende Tiere, ebenso solche, welche aktive Schreckeinrichtungen (Halskrause von *Chlamydosaurus*, *Amphibolurus barbatus*, aufstellbare Hinterhauptsklappen von Chamäleons, Halsverbreiterung vieler Nattern) besitzen, wenn sie dabei wehrhaft sind, also ihrer Schreckeinrichtung durch Beißen Nachdruck verleihen können, tatsächlich eines ausgiebigen Schutzes, der sogar lebhaftere Färbung paralisieren kann.

Auch das Sichttotstellen der Käfer und Gespenstheuschrecken halte ich für eine sehr wirksame Schutzeinrichtung.

Es darf die Abneigung, der Schutzfärbung und Mimikry eine zu weitgehende Wirksamkeit im Leben der Tiere zuzugestehen, freilich nicht dazu führen, etwa das Vorhandensein einer tatsächlichen, oft weitgehenden Übereinstimmung überhaupt bestreiten zu wollen. Aber auch das *Anolis*-Beispiel Doflein's vermag mich nicht zu überzeugen, dass die Schutzfärbung auch nur vor dem Beobachter selbst Schutz gewährt hätte. Er sagt ja selbst, dass er die *Anolis* nach einiger Gewöhnung des Auges schließlich doch gesehen habe. Glaubt er nicht selbst, dass sie auch ein kleiner Raubvogel oder ein anderer Feind — ich weiß nicht, welche Feinde die *Anolis* auf Martinique haben — sie hätte sehen können? Auch *Agama colo-*

nairum habe ich bei Gondokoro oft wegen ihrer Farbenanpassung bewundert; aber oft und oft gesehen, wie der unverschämte kleine Habicht *Melierax metabates* auch auf ganz ruhig sitzende niederstieß und sie mir vor der Nase entführte. Ebenso bin ich oft, wenn ich im Steppengrase liegend meine Umgebung überblickte, durch eine zwischen den Halmen jagende Eidechse (*Mabi ua striata*) auf die Nähe von Phasmiden (*Gratidia voluptaria*) und kleinen Acridiern die von mir selbst fast nur mit dem Streifnetz gefangen werden konnten, aufmerksam gemacht worden.

Wenn Kammerer experimentell an Kröten und anderen Amphibien Schutzfärbung hervorgerufen haben will, so ist dies meines Erachtens nicht ganz richtig; aber er hat wenigstens gezeigt, wie Schutzfärbung bei manchen Tieren entstehen kann. Auch bei Kröten, Unken, Molchen ist ein Farbenwechsel noch vorhanden, der aber viel langsamer eintritt, wie beim Laubfrosch, Chamäleon, *Agama*, *Calotes* und *Anolis* sowie bei den Pleuronectiden. Während eines von den eben genannten schnell farbenwechselnden Tieren oft schon in wenigen Minuten mit der Umgebung völlig übereinstimmt, so dauert es bei den ersterwähnten, z. B. *Bufo vulgaris*, *Bombinator*, *Molge cristata*, oft tage-, ja wochenlang; aber sie wird bei diesen Tieren ebensowenig dauernd festgehalten, wie bei den schnell ändernden. Wohl aber kann man sich vorstellen, dass wenn eine solche Kröte sehr lange Zeit, etwa ihr ganzes Leben auf einer Unterlage von bestimmter Färbung verbringt, ein Farbenwechsel nicht mehr einzutreten braucht, die Chromatophoren in der ursprünglich eingenommenen Stellung verharren und dauernde Farbenanpassung eingetreten ist. Natürlich kann man auch in diesem Falle experimentell an dem phylogenetisch wichtigen „Farbkleidmuster“ der Zeichnung nichts ändern, also eine andere Verteilung der Flecken oder Streifen nicht bewirken, ebensowenig wie ein Chamäleon bei seinem Farbenwechsel andere Flecken- und Streifenmuster hervorbringen kann, als die seiner Art entsprechenden und auf ganz bestimmte Stellen lokalisierten. Wohl aber ist es denkbar, dass wir experimentell die Größe der Zeichnungselemente (Flecken) verändern, diese bei Vergrößerung zum Verschmelzen oder andernfalls zum Schwunde bringen können, wie es Kammerer beim Salamander tatsächlich gelungen ist. Wenn wir also, wie Doflein, wohl richtiger als Vosseler, es darstellt, eine Fähigkeit der Pigmentanordnung unter dem Einflusse der Augen und des Zentralnervensystems für die Tierwelt im allgemeinen annehmen, so sind wir der Erklärung der Schutzanpassung — ohne die Nützlichkeit von vornherein in Anspruch nehmen zu müssen, sondern als rein physiologischen Vorgang betrachtet, schon erheblich näher gerückt. Mehr will ich nicht. Ich will nur die Nützlichkeit als Faktor bei der Entstehung unbedingt ausschalten.

V.

Wir kommen zu einem Punkt, der speziell die Mimikry betrifft. Ich meine hier den Umstand, dass mit großer Sorgfalt Formen zusammengestellt werden, von denen eine als Modell, die andere als Nachahmer fungiert, dass aber niemand daran denkt, dass unter gleichen Lebensbedingungen auch verschiedene Formen weitgehende Übereinstimmung zeigen, von denen die einen ebenso oder ebensowenig geschützt erscheinen, wie die anderen. Diese aber werden mit keinem Worte erwähnt, obgleich ihre Ähnlichkeit oft noch weit größer ist als die der berühmtesten Mimikrybeispiele. Es wird z. B. wenig Zoologen geben, welche die vollkommen unter gleichen Umständen auf Neu-Guinea und dem Bismarck- und Molukkenarchipel lebenden Baumschlangen *Python amethystinus* und *Dipsadomorphus irregularis* ohne weiteres zu unterscheiden instande wären; erstere ist eine Boide, letztere eine opisthoglyphe Colubride. Niemand wird aber im Ernst daran denken können, dass eine die andere imitiert; beide leben von denselben Tierarten, sind ihnen gleich gefährlich und was ihre Feinde anbelangt, gegen die sie sich durch ihr Gebiss in gleicher Weise verteidigen, so dürften sie außer dem Menschen kaum welche haben. Ein anderes Beispiel: die Laubheuschrecke *Clonia Wahlbergi* und die Gespenstheuschrecke *Palophus centaurus*. Beide in der Färbung bis ins Detail ähnlich, beide unter gleichen Lebensbedingungen in Deutschostafrika lebend. Wird *Palophus* von *Clonia* nachgeahmt? Wozu? Sollte in diesem Falle die bei beiden gleiche Anpassungsfärbung bei der einen Art nicht ausreichen? Und, wenn die Stinkdrüsen der Phasmiden das schützende des *Palophus* sind, unter deren geborgtem Glanze die *Clonia* einhergeht, warum reicht denn eigentlich die Schutzgestalt der Phasmiden nicht aus? Im allgemeinen ist die Natur nicht so verschwenderisch, zwei Dinge zu geben, wenn der Organismus mit einem auskommen kann und die Stinktiere aller Art sind sonst nicht gerade nicht die besten Anpassungsbeispiele! Aber nehmen wir sogar den Schutz der Stinkdrüsen des *Palophus* auch für die mit einem kräftigen Gebiss versehene und so nicht ganz wehrlose *Clonia* an, wie steht es mit den unendlichen Wiederholungen anderer Formen gerade in der Orthopterenordnung. Imitiert die Acridiergruppe der Proscopiden die Phasmiden oder umgekehrt? Sind die kleinen tropisch-amerikanischen glasflügeligen Mantiden Modelle oder Nachahmer der Mantispiden (Ordnung *Neuroptera*) derselben Gebiete, die ihnen so ähnlich sind, dass sie auch von Entomologen häufig verwechselt werden? Wer ist Modell und Nachahmer, wenn wir den kleinen Ohrwurm *Labia minor* mit gewissen kleinen Staphyliniden vergleichen? Wer bei gewissen Blattiden-Weibchen (*Heterogamia*, *Pellita*, *Pseudoglomeris*) und landlebenden Isopoden, bezw. Glomeriden (in letzterem Falle stinkt

Modell und Nachahmer). Auch Burr, der diese und ähnliche Fälle als Mimikry beschreibt, ist seiner Sache gar nicht sicher³). Solche Beispiele kann man seitenlang herzhählen und in allen Fällen ist die Ähnlichkeit eine mindestens ebensogroße als die zwischen *Trochilium* und *Vespa crabro*³).

Ich habe aber schon in meinem früheren Aufsätze hervorgehoben, wie gut verhältnismäßig gerade erdfarbige Tiere geschützt erscheinen. Das ist um so bemerkenswerter, als gerade die braune oder graue Erdfarbe die einfachste, primitivste Färbung ist, die ein Tier überhaupt tragen kann. Sie ist die normale Erscheinungsform des verbreitetsten aller Farbstoffe des tierischen Körpers, des Melanins, die Jugendfärbung der meisten landbewohnenden Wirbeltiere und vieler Fische und fast alle anderen tierischen Farben (vielleicht, aber durchaus nicht sicher, mit Ausnahme gewisser, auf kleine Tiergruppen beschränkter, wie die Farben der Federn mancher Vögel u. s. w.) leiten sich davon ab; teils durch Verdünnung, durch chemische Veränderung, durch Überlagerung durch die gelbfärbten Hornschichte der Epidermis oder luftführender Zellschichten u. s. w.

Wenn also Prof. Sajó (in: *Prometheus*, Jahrg. XIX, 7—8, p. 943, 944) meint, dass es für den Hasen, wenn er nicht Schutzfärbung tragen würde, ganz gleichgültig wäre, ob er schwarz oder weiß wäre, so muss man ihm bis zu einem gewissen Grade beistimmen. Warum ist er aber nicht weiß oder schwarz? Einfach deshalb, weil diese beiden „Farben“ nur als Reaktion auf bestimmte Einwirkungen der Außenwelt erscheinen⁴), welche aber unter den normalen Lebensbedingungen des Hasen eben nicht eintreten. Treten sie aber ein, so wird beim Hasen ebenso die weiße Farbe auftreten wie beim Alpenhasen, ebenso die schwarze wie beim zahmen Kaninchen. Es ist nicht im geringsten einzusehen, warum der Hase seine im wesentlichen primitive Färbung aufgeben sollte, wenn sie für ihn unter den gegebenen Verhältnissen am besten geeignet ist. Diese Färbung wird eben nur aufgegeben, wenn wesentliche Einflüsse von

3) In bezug auf die angebliche Mimikry der *Volucella*-Arten, welche Fliegen ja allgemein als schlagende Beispiele für mimetische Hummelähnlichkeit angeführt werden, sagt Dr. P. Speiser in *Entom. Jahrb. f. 1908* (Krancher), p. 161—167: „Genauerer Zusehen belehrt indessen eines anderen. Die biologische Naturforschung darf nicht im Zimmer über die Beziehungen ihrer Tierlein untereinander medisieren und philosophieren, sie muss hinaus an den grünen Tisch der Natur!“ Speiser weist klar nach, dass von einer Hummelmimikry der *Volucellen* keine Rede sein kann. Ich muss auf die Ausführungen dieses Verfassers selbst verweisen, der nach jeder Richtung hin den Beweis dafür führt, „dass das Aussehen der *Volucella*-Arten nicht dazu dienen kann (— nur so darf man sagen, allenfalls auch: „von ihnen benützt werden kann“; Ausdrücke wie „den Zweck haben“, „beabsichtigen“, „dazu da sein“ sind als durchaus fehlerhaft auf jeden Fall zu vermeiden —) die Hummeln oder Wespen zu täuschen. Auch Sharp u. a. haben bereits diese Meinung mit guten Gründen bekämpft.

4) Vgl. die Ausführungen von Tornier und Kammerer über Melanismus.

außen sich geltend machen und es ist bemerkenswert, dass die bei weitem meisten Anpassungsfärbungen der Tiere — nämlich diejenigen, die sich als Färbungsanpassung an eine bestimmte Vegetations- oder Gesteinsformation, nicht an eine bestimmte Pflanze oder einen Pflanzenteil dokumentieren — bloße geringe Modifikationen des Melanins (fast nur Verdünnung desselben) vorstellen.

Wenn also die primitive Melaninfärbung (oder bei Arthropoden die einfache braune Färbung des Chitinpanzers) in so zahlreichen Fällen erhalten bleibt, so ist dies deshalb der Fall, weil eben gar kein Anstoß zur Änderung gegeben wurde. Dass eine genaue Anpassung weder erreicht, noch notwendig ist⁵⁾, sieht man an den zahlreichen Fällen dimorpher Reptilien, deren beide Geschlechter aber unter genau denselben Lebensverhältnissen leben — von Arten mit Hochzeitskleid des Männchens ganz abgesehen — ich weise hier nur auf die grauen Weibchen und braunen Männchen von *Coronella austriaca* und die umgekehrte Erscheinung bei *Vipera berus* hin —, wenn hier das eine Geschlecht genau angepasst ist, so könnte es das andere keinesfalls sein. Bei den meisten bodenfarbigen und sehr gut geschützt aussehenden Tieren stimmt die Färbung bei näherer Betrachtung nicht nur nicht genau mit dem des Bodens überein, sondern macht nicht einmal den Versuch einer Annäherung, wovon man sich in jedem Falle leicht überzeugen kann. In einem verlassenen Steinbruch bei Sievering (Wien) leben in Menge *Oedipoda caerulescens* und *Calliptamus italicus* nebst weniger zahlreichen *Sphingonotus coeruleans*. Jedes einzeln betrachtete Exemplar dieser drei Arten von Feldheuschrecken scheint an sich wunderbar dem Boden angepasst zu sein. Von ihnen ist aber nur der in der Fär-

5) Es ist übrigens eine merkwürdige Sache mit dem, was wir Menschen unter Schutzfärbung und schützender Ähnlichkeit verstehen. Es ist durchaus nicht nötig, dass eine lange Reihe von immer besser angepassten Ahnen existiert, um ein Ding zu liefern, welches im höchsten Grade allen Anforderungen entspricht, die wir in bezug auf Unauffindbarkeit und Unkenntlichkeit stellen. Niemand wird behaupten wollen, dass ein Korkstöpsel, ein Ende Bindfaden, eine Pinzette, ein Bleistift, ein Federmesser Ergebnisse langer Anpassung an den Aufenthalt im Wald oder überhaupt in freier Natur sind; und trotzdem wird niemand, wenigstens kein Sammler von Erfahrung, in Abrede stellen können, dass die oben genannten Gegenstände, auf einen ganz kleinen Raum weggelegt, oft erst nach langem Suchen oder gar nicht wieder aufgefunden werden können — von demselben Sammler, vor dem keine Anpassung ein Tier seines Spezialfaches schützt. Ein besonders lehrreiches Beispiel bot sich mir vor kurzem auch im Kamptal in Niederösterreich. Von einem Wachholderstrauch, der im Gebiete allenthalben von der flügellosen Laubheuschrecke *Ephippiger vitium* bewohnt wird, fiel von einem Pärchen dieser Art das Männchen vor mir ins Gras herunter. Und siehe da — während wir (d. h. ich und meine Kinder) auf dem natürlichen Substrat jedes Exemplar ohne Schwierigkeit aufzufinden imstande waren, fanden wir im Grase das herabgefallene Exemplar erst nach viertelstündigem, eifrigem Suchen, obwohl seine Färbung von der des bereits ziemlich dünnen Grases stärker differierte als von der des Juniperus.

bung ziemlich konstante *Sphingonotus* wirklich bodenfarbig; *Callipetamus* fast gar nicht und bei *Oedipoda* finden wir, dass kein Exemplar dem anderen gleicht und kaum ein Fünftel aller dem Boden; es waren gelbbraune, rotbraune, graubraune und graublaue in allen Abstufungen vorhanden. Nehmen wir an, diese Exemplare hätten die Färbung — nach Vosseler — gleich nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei erhalten, was allerdings die Möglichkeit der späteren Egalisierung der Flügeldecken mit der Körperfärbung bedingt — so können wir nicht umhin, zuzugeben, dass von der ganzen Menge von *Oedipoda* dieses Steinbruches immer eine Anzahl der Schutzfärbung entbehrt, da die Geburtsfärbung unmöglich stets dem jeweiligen Substrat entsprechen kann. Aber — es ist auch gar nicht nötig! trotz der mannigfachen Färbung und der mehr weniger scharf ausgeprägten Zeichnung ist eine leidliche Ähnlichkeit mit dem Boden vorhanden, die immerhin einen wenig scharfsichtigen Feind ein oder das anderemal täuschen mag, namentlich im Zusammenhang mit dem sehr verwirrenden gleichzeitigen Auffliegen mehrerer Exemplare.

Es ist in dem vorzitierten Aufsatz von Sajó schon mit Bezugnahme auf einen früheren Artikel von Weiß der Laubfrosch als Beispiel für die Lehre von den Schutzfarben herangezogen worden. Er sagt wörtlich: „Die Farbenänderung des Laubfrosches speziell der Umstand, dass er auf glatter Unterlage eine grüne, auf rauher eine dunkle Farbe annimmt, widerspricht der Lehre von den Schutzfarben durchaus nicht. Denn die Laubblätter sind ja mehr oder weniger glatt, während die Borke der Bäume rauh ist. Wenn also der Frosch durch die glatte Unterlage dazu bewogen wird, grün zu werden, bekommt er dadurch eine Schutzfarbe, denn die Baumblätter, auf denen er zu sitzen pflegt, sind nicht nur glatt, sondern auch grün . . .“ etc. Eine verunglücktere Beweisführung ist nicht leicht denkbar. Sie geht erstens von der Prämisse aus, dass die Sache mit der Unterlage richtig ist, was nicht im entferntesten stimmt, da die inneren Zustände (Hunger, Sättigung u. a.), ferner die Wirkung von Temperatur, Licht und Feuchtigkeit nicht in Rechnung gebracht sind und Laubfrösche auf genau derselben Unterlage alle Färbungen, deren sie überhaupt fähig sind, haben können (wenn auch nicht haben müssen). Zweitens ist der Laubfrosch in einem beträchtlichen Teil seines Lebens, nämlich in der Jugend und immer, wenn er bei Tage der Ruhe pflegt, bedeutend heller als seine Unterlage und sehr auffällig; und drittens muss Prof. Sajó in dem Grade der Anpassungsfärbung, den er für die Laubfrösche notwendig hält, sehr bescheiden sein, wenn er nur grün und dunkel unterscheidet. Ist dunkelgrün nicht grün oder nicht dunkel? Wie wird ein Laubfrosch, der auf einem dunkelgrünen glatten Blatte sitzt?; wird er grün (hellgrün), dann ist es keine Schutzfärbung;

wird er dunkel, so stimmt es nicht mit der glatten Unterlage. Und warum ist ein grüner Wasserfrosch, der auf einem glatten, grünen Seerosenblatt in der Sonne sitzt, ebenso grün, wie einer, der gleichzeitig in der Sonne auf dem rauhen Ufer sitzt? Gilt nur hier die Kontaktwirkung nicht oder sind nicht etwa bei Laub- und Wasserfrosch doch dieselben Einflüsse wirksam?

Was nun im Gegensatz zur Färbung als solcher die Zeichnung, das Farbkleidmuster anbelangt, so ist das eine Sache für sich und hat mit der Schutzfärbung nur soviel zu tun, dass sie beibehalten wird, wenn sie nicht direkt schädlich wirkt oder auf anderem Wege paralytisch werden kann; sie ist in erster Linie ein stammesgeschichtlich wichtiger, konstanter Modus der Ablagerung des im Körper erzeugten und überflüssig gewordenen Pigments. Also könnte man die Farbflecke der tierischen Haut direkt als ein den Speichernieren verschiedener niederer Tiere physiologisch verwandtes Organ betrachten. Dass eine solche Anordnung des Pigments für viele Tierarten ein überwundener Standpunkt ist, beweist die allbekannte Tatsache, dass eine außerordentlich große Menge von Vertebraten zwar die stammesgeschichtlich charakteristische Zeichnung in voller Deutlichkeit in der Jugend tragen, dass sie aber im Alter vollständig sich rückbildet (Löwe, Edelhirsch, Tapir, Wildschwein, Äskulapschlange, *Polypterus* u. s. w.) oder dass sie nur vereinzelt und stellenweise auftritt (Zebrastreifung bei Pferd und Esel).

Wenn also die Zeichnung, wie ich schon in früheren Jahren hervorhob, mit der Schutzfärbung nichts zu tun hat, so können auf demselben Substrat die verschiedenst gezeichneten Tiere beisammen leben, wenn sie nur dieselbe Färbung besitzen; und dies ist auch tatsächlich überall der Fall. Ein Beispiel aus der Sahara möge genügen. Es können auf einem kleinen Gebiete gefunden werden: *Varanus griscus* (quergestreift), *Psammophis schokari* (längsgestreift), *Cerastes cornutus* (gefleckt), *Acanthodactylus scutellatus* (retikuliert).

Die nächst wichtigste Anpassungsfärbung für die Landfauna ist zweifellos die grüne; und diese entsteht auf zweierlei Weise: bei den Vertebraten wohl in den meisten Fällen durch Überlagerung des Melanins durch eine luftführende Zellschicht, wodurch die blaue Färbung entsteht, über welcher die gelbe Hornschicht der Epidermis lagert, wodurch Grün hervorgerufen wird.

Oder aber durch direkte Umwandlung des braunen Pigments in ein grünes, wie bei den Orthopteren. Hier finden wir in vielen Fällen (*Mantis*, *Sphodromantis*, *Hierodula*, *Polyspilota*, *Miomantis*, *Tylopsis*, *Decticus*, *Acrida*, *Paracinema* u. v. a.) eine grüne Form neben einer braunen bestehen und zwar ohne Übergänge. Es ist wohl für alle derartigen Orthopteren richtig, was H. Przibram in seinen schönen Arbeiten über den Farbenwechsel von *Sphodromantis* und *Mantis* nachweisen konnte, nämlich dass die Larven in

brauner Farbe aus dem Ei kriechen und dass die Farbenveränderung bei einem und demselben Individuum im Laufe der Zeit eintreten kann. (Aufzucht, Farbwechsel und Regeneration einer ägyptischen Gottesanbeterin [*Sphodromantis bioculata* Burm.]. Arch. f. Entw.-Mech. XXII, p. 149–206, 1906 und: Aufz., Farbw. u. Reg. unserer europäischen Gottesanbeterin [*Mantis religiosa* L.].) Welche Einflüsse die Umwandlung der Färbung von braun in grün bewirken, konnte Przibram trotz vieler Experimente nach verschiedenen Richtungen hin nicht ermitteln. Die hier vor sich gehenden chemischen Veränderungen mögen ähnlich sein wie diejenigen, welche die Umwandlung des roten, orangefarbenen oder gelben Pigmentes junger Riesenschlangen (*Corallus*, *Nardoana*, *Chondropython*) in grün (*Corallus caninus*, *Chondropython*) oder braun (*C. madagascariensis*, *Nardoana*) bewirken.

Bei Formen, welche in der Ausbildung ihres Körpers und dessen Anhängen blattförmige sind, werden die braun bleibenden dünnen Blätter ähnlich (*Acanthops*, *Deroplatys*, *Gongylus*, *Phyllocrania*), während diejenigen, bei welchen das braune Pigment sich in Grün verändert, die „Wandelnden Blätter“ vorstellen (*Phyllum*, *Branesikia?*, *Idolum*).

Was die Entstehung von blatt- oder astförmigen Formen unter den Orthopteren anbelangt, so habe ich mich jetzt überzeugt, dass unter den Phasmiden ähnliche generalisierte Typen existieren, wie es unter den Mantiden gewisse Orthoderiden sind, welche — abgesehen von den wohlentwickelten Raubbeinen — Perliden täuschend ähnlich sehen. Solche generalisierte Formen mit gut ausgebildeten Flugorganen müssen wir als Ausgangsformen für die Entstehung sowohl der Ast- als der Blattnachahmer zu grunde legen. Ganz kurze Formen werden unter den Phasmiden überhaupt nicht gefunden; sie sind alle wenigstens einigermaßen gestreckt und das hängt damit zusammen, dass sie keine Springer sind, wie etwa die Locustodeen, bei denen man an der Gattung *Saga* (*Clonia* und *Peringueyella* werden sich wohl ähnlich verhalten) sehen kann, dass gleichzeitig mit der Reduktion des Springvermögens — *Saga* springt bereits wenig, worauf auch schon die Dickenreduktion der hinteren Femora hindeutet — der Körper sich in die Länge streckt. Es ist also schon eine, ich möchte sagen, richtunggebende Streckung des Körpers in der Längsachse vorhanden. Derartig generalisierte Phasmiden leben wahrscheinlich — von den generalisierten Mantodeen, den Orthoderiden, zum Teil wenigstens, wissen wir es mit Bestimmtheit — auf dem Erdboden zwischen (nicht an) Gras oder an Baumstämmen. Hiermit war schon die Zweiteilung der Entwicklungsrichtung gegeben. Die an Baumstämmen lebenden sind wahrscheinlich schon von vornherein abgeplattet gewesen. (Man beachte, dass bei der Orthoderidengattung *Elaca* das stark

abgeplattete Weibchen an den Akazienstämmen lebt, das schlanke Männchen aber im Grase; dasselbe gilt auch noch für *Tarachina*, wo die Verschiedenheit der Geschlechter in dieser Beziehung weniger ausgesprochen ist; sind beide Geschlechter abgeplattet [*Humbertiella*, *Theopompa*], dann leben beide an Baumstämmen.) Wir werden — wie dies für die Mantiden wohl feststeht — auch für die Phasmiden finden, dass aus allen Hauptgruppen immer die breiteren, abgeplatteten, mehr die Baumstämme, die mehr schlanken den Erdboden aufsuchen werden, so dass wir Parallelreihen von mehr abgeplatteten und gestreckten Formen erhalten. Die abgeplatteten Formen, von denen die Weibchen außerdem stets ein breiteres und (außer zur Zeit der Eireife) flaches Abdomen besitzen, sind die Vorläufer der Blattbewohner und Blattnachahmer. Unter den Orthoderiden gibt es wahrscheinlich nur wenige Blattbewohner (*Choeradodis* und ? *Orthodera*); sie sind alle exzellente Läufer — eine Eigenschaft, die Blattbewohnern wenig nützt.

Gehen wir nun zu den übrigen Mantidenformen über, so finden wir schon eine mehr ausgesprochene Differenzierung; sie leben entweder auf dem Boden im Gras (das sind die langgestreckten Formen) oder an Baumrinden (nur mehr wenige: *Liturgousa*, *Dactylopteryx*) oder auf dürrem oder frischem Laub.

Während bei den Mantodeen und Phasmodeen die Blatt- bzw. Rindenähnlichkeit mit dorsoventraler Abplattung koinzidiert, sind die entsprechenden Formen der Locustodeen seitlich kompress, wenigstens die Flugorgane in der Ruhe steil aufgerichtet. Ob dies mit der Sprungtätigkeit zusammenhängt, vermag ich nicht zu sagen. Unter den Acridiern und Grillen, die primär gras- bzw. bodenbewohnend sind, fehlen Blattnachahmer durchwegs und auch die sekundär Buschbewohner gewordenen zeigen keine Spur einer derartigen Entwicklungsrichtung. Was nun die weitere Ausbildung der Blattähnlichkeit anbelangt, so möchte ich sie, wie ich schon früher bemerkte, unbedingt auf das Konto hypertrophischer Entwicklung unter dem Einfluss des tropischen Klimas setzen. Wir finden Laubbäume überall auch im gemäßigten Klima, sowohl nördlich als südlich von den Wendekreisen, aber wir finden Blattheuschrecken nur in den Tropen, auch da nur, wo ein feuchtes Klima herrscht, welches in jeder Beziehung auf Wachstum und Entfaltung des Organismus und seiner Teile einen intensiven Einfluss hat. Daher fehlen Blattnachahmer im ägyptischen Sudan (bis auf wenige, aus den umgebenden Urwäldern eingewanderte und stets sehr seltene Arten), weil hier die Grassteppe vorherrscht und das Klima während eines sehr großen Teiles des Jahres trocken ist, dagegen finden wir sie überall in der westafrikanischen Region der tropischen Urwälder und überall auch dort im Osten, wo ausgedehnte zusammenhängende Waldbezirke vorkommen; die vollkommensten Blattmantiden Afrikas,

Idolum und *Phyllocrania* leben sogar vorwiegend oder ausschließlich in der ostafrikanischen Subregion, aber auch unter Verhältnissen, die denen des Kamerungebietes entsprechen, nicht oder (*Idolum*) nur äußerst selten und vereinzelt im Grenzgebiet der Savannen des Sudan (oberer Weißer und Blauer Nil). Bäume gäbe es in der sudanesischen Savanne auch genug, auch stellenweise große Wälder — aber es sind keine Tropenwälder. In solchen erst wachsen den Chamäleons Hörner und Rückenhautsäume, in den Tropen Amerikas und Indiens den Eidechsen Kehlsäcke und Rückenkämme, Kapuzen auf dem Hinterkopf u. dergl. Wo sieht man dergleichen — auch in den Tropen — außerhalb der Urwaldregionen? Die Wirkung der Sonne allein sind die leuchtenden Farben, welche bei Eidechsen und auch Vögeln noch außerhalb der Wendekreise gefunden werden; die Wirkung des Tropenklimas aber die Hypertrophien der Körperanhänge, und zu diesen gehört die blattförmigkeit der mimetischen Heuschrecken.

Ich habe schon in einer orthopterologischen Arbeit zu zeigen versucht, dass einer der wichtigsten Unterschiede zwischen der sudanesischen Fangheuschreckengattung *Stenovates* und der echt tropisch-afrikanischen Gattung *Heterochaeta* darin besteht, dass bei letzterer die Dornen an den Hüften der Vorderbeine in dreieckige Blättchen umgewandelt sind⁶⁾; ebenso sind die Femora der Raubbeine vieler echt tropischer Fangheuschrecken Afrikas (z. B. bei *Cilnia*) im Vergleich zu ihren nicht tropischen Verwandten bedeutend verbreitert und abgeplattet und dasselbe gilt auch für die indische Gattung *Hestias*, die im allgemeinen ganz und gar nicht blattförmig ist und bei welcher die Vorderfemora ganz enorm erweitert erscheinen. Kleine blattförmige Erweiterungen der Beine finden sich auch schon bei einer Gattung astförmiger Mantiden (*Danuria*), an den Mittelbeinen und zwar meist nur an den Schenkeln, bei den Kameruner Urwaldformen *Macrodanuria* und *Phitrus* auch an den Tibien, bei den zwei sudanesischen Arten von *Danuria* (*impannosa* und *schweinfurthi*) aber noch gar nicht, wohl aber schon bei der in Nord-Uganda vorkommenden *D. bolauana*. Auch die hornartigen spitzigen Fortsätze der Augen bei gewissen Mantiden gehören in diese Kategorie: sie sind bei der rein paläarktischen *Oxythopsis turcomaniae* minimal entwickelt, dagegen sehr stark bei der tropischen *O. senegalensis*.

Was die ast- oder grashalmförmigen Orthopteren anbelangt, so ist zu bemerken, dass schlanke, zylindrische Formen von vornherein am liebsten auf Grashalmen oder ästigen Sträuchern leben, weil ihnen diese allein die Möglichkeit geben, sich vor ihren Feinden

6) Seither sind in Westafrika Übergangsformen beider Gattungen gefunden worden, so dass Griffini beide zusammengezogen hat!

zu verstecken, was sie einfach dadurch ausführen, dass sie sich auf die vom Feinde abgewendete Seite des Halms oder Astes begeben, was mit einer ganz geringen, unauffälligen Bewegung möglich ist und von allen sudanesischen Grasheuschrecken bei Beobachtung ausgeführt wird; es entspricht diese Gepflogenheit vollkommen derjenigen der Baumläufer (Säugetiere, Vögel, Eidechsen, Mantiden), welche, spiralig an der Rinde immer höher hinauflaufend, immer auf der vom Beschauer abgewendeten Seite des Baumes ruhig verweilen; eine breite Orthopterenform kann sich natürlich hinter einem Grasstengel oder -dünnen Ästchen nicht der Beobachtung entziehen, ja noch mehr, sie lässt beim Klettern ein starkes Schwanken und eine große Unsicherheit erkennen, so dass z. B. schon mäßig verbreiterte Mantiden nur mehr im Grase laufen, aber sich nur selten an Grasstengeln aufhalten. Ebenso unbehaglich fühlen sich auch extrem stabförmige Formen auf Blättern. In dieser Beziehung verhalten sich im wesentlichen Laubheuschrecken (auch die bodenbewohnenden Dectiden) nicht selten als wirkliche Blatt-, Feldheuschrecken als reine Bodenbewohner. An einem Orte, wo *Platygleis grinea* und *Oedipoda coerulea* zahlreich zusammenlebten und der Boden mit Buschwerk und dürrer Grase bedeckt war, sah ich zwar überaus häufig die Dectide auf das Gebüsch fliegen, dagegen wickelte *Oedipoda* (und die mit ihr zusammenlebende Art *Sphingonotus coerulea*) dem Buschwerk sorgfältig aus und flog lieber weiter, um sich wieder auf dem Boden niederlassen zu können.

Ich glaube, dass die Wissenschaft bei dem Versuch, die Mimikryerscheinungen auf direkte Einwirkung der Umgebung zurückzuführen, nicht zu kurz kommt und dass wir in allen etwas genauer bekannten Fällen finden werden, dass die erreichte mehr oder weniger weitgehende Ähnlichkeit der Nachahmer mit ihren Modellen nicht auf die Wirkung der Selektion in der Weise, dass sie diesen Modellen immer ähnlicher werden, beruht, sondern darauf, dass dieselben Einflüsse immer weiter wirksam sind. Sind beide Teile, Modell und Nachahmer, Tiere, so wirken vermutlich die gleichen Einflüsse in zum mindesten ähnlicher Weise, um so mehr, je näher verwandt sie einander sind. Ich bin aber überzeugt, dass, wenn man das Modelltier, nicht aber die Nachahmer, diesen Einflüssen entziehen würde, diese in derselben Richtung sich weiter entwickeln würden und der Fall eintreten könnte, dass sie in der Ausbildung der betreffenden Eigentümlichkeiten ihre Originale noch übertreffen würden.

Ich habe in meinem ersten Artikel die anscheinende Mimikry der Körperhaltung besprochen, die bei Schlangen sehr auffallend erscheint, aber eben auch keine ist. Ich rechne hierher auch den von Vosseler beschriebenen Fall von einer Gottesanbeterin (*Empusa egea*), die mit ausgebreiteten Flügeln auf einem Steine saß

und ganz einer vom Winde geschaukelten Windenblüte ähnlich sah. Die schaukelnden Bewegungen verrieten aber das Tier, weil damals gerade Windstille herrschte. Also: Übertreibung der Mimikry ist ungesund. Ich habe diesen Fall so lange für einen sehr schönen Mimikryfall gehalten, bis ich darauf kam, dass die schaukelnden Bewegungen schon bei der *Empusa*-Larve vorkommen, die noch nicht den leisesten Anspruch darauf machen kann, einer Windenblüte ähnlich zu sein und dass auch bei den Phasmiden und zwar bei den flügellosen *Dixippus morosus* diese Bewegung eine ganz gewöhnliche ist. Mit anderen Worten: Die erwachsene *Empusa* tut nichts anderes als was sie als Larve schon getan hat, es fällt ihr nicht nur nicht ein, einer Windenblüte ähnlich sein zu wollen, sondern auch nicht, wegen dieser Ähnlichkeit auf diese ihre eigentümliche Bewegungsart (wie wir sie ähnlich auch bei gefangenen Elephanten beobachten und in ihrer Bedeutung absolut nicht klarlegen können) zu verzichten.

Dies wäre das wichtigste, was ich vorbringen möchte. Ich glaube, dass der Grundsatz, die Wirkung der Selektion bei der Entstehung der schützenden Ähnlichkeit völlig auszuschalten und erst zu einer Zeit, wenn durch rein physiologische Ursachen bereits sozusagen ein Substrat dafür geschaffen ist, eintreten zu lassen, uns über alle Schwierigkeiten hinweghilft, die aus der immer wiederkehrenden Frage, ob denn die ersten überaus geringen Ähnlichkeiten schon nützlich gewesen sein können, entstehen.

Wenn wir annehmen — und ich glaube, dass wir Grund genug zu dieser Annahme haben — dass die Farbenanpassung direkt unter ordnendem Einflusse der Augen und des nervösen Zentralapparates zustande kommen kann und gekommen ist, so wird für die einfache Farbenanpassung allein überhaupt kaum ein weiteres Erklärungsprinzip nötig sein. Für die Mimikry dagegen liegt die Sache etwas anders. Bei Nachahmung von Tieren durch andere Tiere, so weit sie wirklich schützend ist, werden wir in den meisten Fällen eine Einwirkung der Außenwelt, sei sie in den klimatischen oder Ernährungsverhältnissen begründet, nicht von der Hand weisen dürfen; und ferner dürfen wir in vielen Fällen, ob wir die mir völlig ungläubwürdige Schlangemimikry oder die entschieden viel besser begründete Schmetterlingsmimikry ins Auge fassen, nicht auf den Umstand vergessen, dass beide Formen, Modell und Nachahmer, derselben Gruppe angehören, daher die Zeichnungsverhältnisse sehr leicht auch infolge einer — wenn auch weitschichtigen — Verwandtschaft wenigstens in ihren Grundzügen ähnlich auftreten und durch gleichartige Einwirkung der Außenwelt auch in der Färbung gleich hervortreten können. Wenn wir sehen, dass Schlangenarten, die im System gewiss ebensoweit auseinanderstehen, wie Heliconiden und Pieriden, Danaiden und Nymphaliden, dabei aber

nicht einmal im entferntesten Mimikryverdacht stehen können, in ihrer Färbung und Zeichnung bis ins Detail übereinstimmen, wenn wir ferner einsehen können, dass in verschiedenen Familien der Lepidopteren ohne weiteres derselbe primitive Zeichnungstypus (wenn auch vielleicht in manchen Fällen wieder sekundär) auftreten kann (glashelle Flügel mit dunkel beschuppten Abdomen), so dürfte die Entstehung komplizierter Formen gleichzeitig in verschiedenen Familien ohne Zuhilfenahme der Selektion doch auch keinen außerordentlichen Denkschwierigkeiten begegnen, um so mehr, wenn wir bedenken, dass eine völlige Übereinstimmung ja gerade bei den komplizierten Farbenzusammenstellungen niemals besteht.

Hier mag ja allerdings die Selektion die letzte Hand ans Werk gelegt und die Verteilung der dem nunmehr wirklich Modell gewordenen „Giftfalter“ weniger ähnlichen Kopien durch schmetterlingfressende Vögel veranlasst haben. Nebenbei bemerkt, ist die Meinung mancher Autoren, wie z. B. auch Sharp, dass die Schmetterlinge relativ wenig von Vögeln behelligt werden, sicherlich irrig. Ich habe nicht nur in der Heimat, sondern auch — und dies ganz auffallend — im Sudan oft schmetterlingfressende Vögel beobachtet und in der Umgebung meines seinerzeitigen Aufenthaltes Khor Attar am Weißen Nil waren die Weißlinge der Gattung *Teracolus* beständig von Vögeln bedroht, denen sie nur durch Verstecken in dem dichten Dornestrüppe entgehen konnten; über danaidenfressende Vögel habe ich bereits vorhin berichtet.

Die einzige schwierige Frage scheint mir noch immer die Formmimikry und zwar die Nachahmung der Form eines Tieres durch ein anderes (bei Ausschluss der Annahme von Einwirkung gleicher Lebensweise). In dieses Gebiet fallen die Ameisen- und Termitengäste vom Mimikrytypus, sowie vereinzelte Fälle auffallender Ameisenähnlichkeit (*Myrmecophana fallax* — auch einheimische Rhynchotolarven aus der Gruppe der Reduviiden lassen sich diesem Beispiel an die Seite stellen). Hier müssen wir der Selektion wohl einen von vornherein weiteren Spielraum zugestehen. Wie ich mir Blatt- und Astformen entstanden denke, habe ich schon früher darzustellen versucht. Hier darf nicht außer acht gelassen werden, dass der Laubheuschrecken- oder Mantidenvorderflügel schon von vornherein durch ein Geäder, welches ganz ohne Beziehung zur Blattform sich ausgebildet hat, eine Blattähnlichkeit besitzt, die durch die zwei normalen Pigmentierungsformen (grün und braun) noch gesteigert wird und dass bei Verbreiterung der Flügeldecken die ursprünglich dem Flügelrande ziemlich parallel verlaufenden Längsadern mehr und mehr in einem Winkel zur Hauptader sich stellen, wodurch die Blattähnlichkeit noch vermehrt wird. Schon unsere europäischen geflügelten Locustiden und Phaneroptiden haben recht blattähnliche Elytren.

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): Werner Franz Josef Maria

Artikel/Article: [Nochmals Mimikry und Schutzfärbung. 588-601](#)