

# Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel  
Professor der Botanik

und Dr. R. Hertwig  
Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

---

Der Abonnementspreis für 12 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

---

Bd. XXXIV. 20. Februar 1914.

№ 2.

---

Inhalt: Heikertinger, Über die beschränkte Wirksamkeit der natürlichen Schutzmittel der Pflanze gegen Tierfraß. — Kassianow, Die Frage über den Ursprung der Arachnoideenlungen aus den Merostomenkiemen (*Limulus*-Theorie) (Fortsetzung). — Will, Der Einfluss des Hungers auf die Hydroiden und seine kausale Beziehung zum Polymorphismus. — Thilo, Das Schnellen der Springkäfer (Elateriden). — Kerner v. Marilaun, Pflanzenleben. — Brehm's Tierleben. — Brehm's Tierbilder. — Sedarov, Licht, Farbe und Pigmente. — Reuter, Lebensgewohnheiten und Instinkte der Insekten bis zum Erwachen der sozialen Instinkte. — Schmeil's Naturwissenschaftliche Atlanten. — Fischer, Das Problem der Brutung. — Sternfeld, Die Reptilien und Amphibien Mitteleuropas.

---

## Über die beschränkte Wirksamkeit der natürlichen Schutzmittel der Pflanzen gegen Tierfraß.

Eine Kritik von Stahl's biologischer Studie „Pflanzen und Schnecken“ im besonderen und ein zoologischer Ausblick auf die Frage im allgemeinen.

Von Franz Heikertinger in Wien.

„Die vielfachen Schutzmittel der Pflanzen gegen Zerstörung durch Tiere sind, außer betreffs der Ameisen, höchstens in ganz hypothetischer Weise zur Charakteristik der Gebiete und ihrer einzelnen Formationen herangezogen worden; allerdings haben die diesbezüglichen Erscheinungen bis jetzt nur ausnahmsweise den Gegenstand ernster wissenschaftlicher Forschung gebildet. Stahl's ausgezeichnete Arbeit über „Pflanzen und Schnecken“ wird hoffentlich zu ferneren Untersuchungen anregen, bei welchen die Berücksichtigung geographischer Fragen gewiss zu lohnenden Ergebnissen führen würde.“

Das ist das Urteil Schimper's in seiner „Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage“ (S. 132—133).

Es sei mir gestattet, ein zoologisches Streiflicht auf die hervorragende Arbeit Stahl's zu werfen, die der große Pflanzengeograph

mit obigen Worten als geradezu grundlegend für das Schutzmittelstudium bezeichnet.

Nichts liegt mir ferner, als das hohe Verdienst der Arbeit des berühmten Botanikers Prof. Stahl in irgendeiner Weise schmälern zu wollen. Lediglich im Interesse der kritischen Klarheit einer weiteren Kreise tangierenden Sache glaube ich mich verpflichtet, auf dasjenige aufmerksam zu machen, was mir in der Grundlage verfehlt und ein Hemmnis der klaren Einsicht in natürliche Verhältnisse dünkte.

Einleitend sei bemerkt, dass die den Gegenstand der folgenden Ausführungen bildende Arbeit unter dem Titel „Pflanzen und Schnecken. Eine biologische Studie über die Schutzmittel der Pflanzen gegen Schneckenfraß. Von Dr. Ernst Stahl“ in der Jenaischen Zeitschrift für Naturwissenschaft und Medizin, Bd. XXII, N. F. XV, Jena 1888, erschienen ist, dass es sich speziell um die Abwehrmittel der Blütenpflanzen gegen größere Nackt- und Gehäuseschnecken handelt und dass es die in dieser Arbeit von ihrem Autor gezogenen allgemeinen Schlussfolgerungen über Phythophagie waren, die mich zur Beschäftigung mit ihr geführt haben. Diese Schlussfolgerungen führten mich zurück zu den Voraussetzungen, auf denen sich die Arbeit Stahl's aufbaut, und damit zu einer kritischen Prüfung der Schutzmittelfrage überhaupt.

Soweit es sich um die Durchführung der Versuche selbst handelt, muss Stahl's Arbeit übrigens geradezu als vorbildlich bezeichnet werden.

Der Schutzmittelfrage ist sowohl vor als auch nach Stahl's Forschungen von anderen Forschern auf anderen Teilgebieten, doch im gleichen Sinne, nahe getreten worden. Ich gedenke auf einige dieser Arbeiten gelegentlich näher einzugehen. Stahl's Studien indes liegen mir, da sie den Blattfraß zum Gegenstande haben, am nächsten und scheinen mir überdies am bedeutungsvollsten, weshalb ich die folgenden Ausführungen allein auf ihnen aufbaue.

Der besseren Übersicht halber gebe ich im folgendem jedem Absatze eine kurze, inhaltsandeutende Überschrift.

### 1. Stahl's Hypothese von dem permanenten Hungerzustande der Omnivoren.

Ich will mitten in die Sache greifen.

Stahl geht von der Voraussetzung aus, dass die heutige Pflanzenwelt mitten im „struggle for life“ steht. Eine Fülle von Tierarten bedroht sie unablässig, sie muss sich wappnen, „verteidigen“, um nicht unterzugehen. Dass sie tatsächlich nicht untergeht, ist Stahl der Beweis für das Vorhandensein und die Wirksamkeit kräftigster Pflanzenwaffen. Diese zu erforschen, wählt er den richtigen Weg des Experiments.

Er sieht sich nach geeigneten Versuchstieren um. Völlig im klaren darüber, dass neben — oder vielleicht sogar über — den phytophagen Wirbeltieren die Insekten die Hauptfeinde der Pflanzenwelt sind, schließt er dennoch beide aus dem Kreise seiner Untersuchungen aus; erstere, weil ihr Verhältnis zu den Pflanzen angeblich relativ gut bekannt ist und weil ihm die Möglichkeit zur Durchführung größerer Versuchsreihen mangelte, letztere, weil sie größtenteils zu jener biologischen Tiergruppe gehören, die er als „Spezialisten“ bezeichnet, da „sie auf eine Pflanze oder doch eine relativ geringe Anzahl von Pflanzen angewiesen sind, die sie mit Ausschluss aller andern vorwiegend, häufig auch ausschließlich, heimsuchen“.

Solchen an bestimmte Pflanzen angepassten Tieren gegenüber sind die Abwehrmittel der bezüglichen Pflanzen naturgemäß unwirksam geworden.

Stahl brauchte für seinen Zweck aber Tiere jener Gruppe, die er „Omnivoren“ nennt, Tiere, die keinen bestimmten Pflanzen angepasst sind, die die Pflanzenwelt in ihrer Gesamtheit wahllos bedrohen und denen gegenüber die Gesamtheit der Pflanzen ihre Waffen gebrauchen muss, um nicht vernichtet zu werden.

Und er glaubte solche „Omnivoren“ in bestimmten Schneckenarten, mit denen er des weiteren experimentierte, gefunden zu haben. Über die Eignung dieser Tiere zu Phytophagiastudien überhaupt möchte ich später sprechen. Vorerst möchte ich nur noch eine für die Zoologie sehr interessante Auffassung Stahl's darlegen.

Ein die Verhältnisse unbefangenen Beurteilender wird ohne Zweifel der Anschauung sein, ein „Omnivore“ sei einem „Spezialisten“ gegenüber im allgemeinen entschieden im Vorteile. Für den „Allesfresser“ (wie ihn Stahl selbst nennt) musste doch naturgemäß der Tisch überall gedeckt sein; der Spezialist dagegen musste bei jedem irgendwie verursachten Fehlen seiner speziellen Nährpflanzen in ernste Existenzgefahr geraten.

Stahl indes dreht diese Überlegungen um. Nach seiner Auffassung ist der Spezialist der sichere Besitzer eines speziell für ihn gedeckten Tisches, wogegen der Omnivore, der gleich einem überall abgewiesenen, nirgends heimatberechtigten Bettler sich von Gewächs zu Gewächs wendet, allenthalben durch Abwehrmittel zurückgestoßen, seinen ewigen Hunger schließlich widerwillig an ihm nicht behagenden Pflanzen stillen muss.

Diese Auffassung des „Omnivoren“ ist so ungewohnt, so seltsam, dass ich, um den Verdacht abzuwenden, Stahl missverstanden zu haben, ihn selbst sprechen lassen will.

S. 15. „... Da sämtliche omnivoren Arten in der Natur nur selten die ihnen zusagende Nahrung finden, so machen sie sich, durch die Not gedrungen, an die verschiedensten Pflanzen heran,

die ihnen aus diesen oder jenen Gründen nicht sympathisch sind. Von solchen Pflanzen oder Pflanzenteilen werden dann immer nur geringe Mengen aufgenommen, kleine Bruchteile der Massen, die sie von zusagenden Speisen<sup>1)</sup> vertilgen . . .“

S. 18. „ . . . Hierbei stellt sich fast immer heraus, dass die omnivoren Arten sich in einem mehr oder weniger ausgehungerten Zustande befinden, selbst dann, wenn ihnen durch feuchte Witterung günstige Bedingungen für die Nahrungsaufnahme geboten gewesen sind. Bekommen solche Tiere eine für sie geeignete Nahrung, so setzen sie ihre Fresstätigkeit mit geringen Pausen die ganze Nacht hindurch fort . . .“

S. 19. „ . . . Alle diese Tiere befanden sich also draußen in mehr oder weniger hungrigem Zustande, obwohl sie im Garten, an pflanzenreichen Wiesenrändern oder im Walde bei feuchter Witterung und in der guten Jahreszeit aufgelesen worden waren. Nur selten nämlich wird es diesen Tieren im Freien gelingen, ihren Hunger vollständig zu stillen, da die wild wachsenden Pflanzen in ihrem Bereich ihnen entweder nicht behagen wegen der Säftebeschaffenheit oder, entgegengesetzten Falles, aus mechanischen Ursachen ihnen schwer zugänglich sind . . .“

Das mag genügen. Es bedarf wohl keines Wortes, um die Unhaltbarkeit einer Anschauung, die einer Tiergruppe ewigen Hunger zudiktiert, zu erweisen.

Pflanzen und Tiere der heutigen Natur sind — kosmisch betrachtet — harmonisch aufeinander abgestimmt. Ein Wesen, das heute, nach den Jahrtausenden des Weltbestehens, keine ihm voll zusagende Nahrung in ausreichender Menge gefunden hätte, das heute noch ewig hungern muss, ist undenkbar. Eine solche Tierart wäre längst ausgestorben, wenn sie nicht fähig gewesen wäre, sich an irgendein Gewächs anzupassen.

Eine Fülle von Widersprüchen taucht auch schon aus einfachen Überlegungen auf. Was motiviert beispielsweise den Begriff „Omnivoren“ für Tiere, die eigentlich kaum etwas finden, um ihren Hunger zu stillen? Ein weiterer Widerspruch liegt in der supponierten obligaten Unterernährung dieser Arten einerseits und ihrem tatsächlichen Auftreten in großen Massen, das Stahl (S. 20, 21: „auf einem Quadratmeter über 150 Stück einer *Helix* von der Größe unserer *H. hortensis*“) selbst besonders hervorhebt, andererseits. Ein weiterer in der Überlegung, warum eine omnivore Art, die doch einmal eine ihr halbwegs zusagende Pflanze finden musste, nicht bei dieser geblieben ist und das ruhige Leben des Spezialisten auf dieser erwählt hat, anstatt weiter zu hungern. Und ähnliches mehr.

1) Diese „zusagenden Speisen“ sollen später noch besprochen werden. Eigentlich beinhaltet die Unterscheidung „zusagender Speisen“ schon den Begriff einer Spezialisierung. Wir wollen aber vorläufig auf dem Standpunkte Stahl's verbleiben.

Nein, jedes Tier — die „omnivore“ Schnecke so gut wie jedes andere — hat die ihm voll und ganz zusagende Nahrung in der Natur in reicher Fülle überall dort geboten, wo es lebt und sich fortpflanzt. Sie mag ihm zu Zeiten knapp werden, diese Nahrung, es mögen Perioden quantitativen Mangels kommen — die Annahme eines permanenten qualitativen Mangels indessen ist ein Irrweg, von dem wir zurückgehen müssen.

Und nun möchte ich mir gestatten, zu zeigen, wie Stahl auf diesen seltsamen Irrweg geriet.

## II. Stahl's Fragestellung und Versuchstierwahl. — Seine Wertung der „Spezialisten“ und „Omnivoren“.

Stahl geht aus von der Aufgabe, „durch Fütterungsversuche festzustellen, durch welche Eigenschaften die Pflanzen vor der Zerstörung seitens der Tiere verschont bleiben“.

Es würde mir schwer fallen, klar auszusprechen, warum — aber schon gefühlsmäßig erschien mir diese Fragestellung wenig glücklich gewählt. Das ergibt sich aber wohl am klarsten ganz von selbst aus dem folgenden.

Pflanze und Tier — wenigstens die höheren Formen beider — sind miteinander, in steter Wechselbeziehung zueinander, entstanden. Die erstere dient dem letzteren zur Nahrung — schutzlos ist jede Pflanze dem ihr angepassten Tiere preisgegeben. Dementsprechend ist für jeden Pflanzenfresser reichlich gesorgt. Die Mehrzahl dieser Pflanzenfresser ist heute so weit spezialisiert, dass sie andere als die ihnen angepassten Nährpflanzen — sie mögen geschützt sein oder nicht — überhaupt nicht mehr annehmen. Ein kritisches Studium der Phytophagie zeigt uns nämlich, dass jene ältere Auffassung, der beispielsweise Ludwig<sup>2)</sup> in Anlehnung an Stahl Ausdruck verleiht — „das Auftreten der Spezialisten ist ein sporadisches, die Zeit ihres Verheerungswerkes eine kurze und meist so frühe im Jahr, dass ein teilweise neuer Ersatz möglich ist“ — den Tatsachen nicht entspricht. Spezialisierung ist beispielsweise in der ganzen Klasse der Insekten Regel<sup>3)</sup>. Die Schutzfrage setzt also zumeist überhaupt erst mit dem Ausnahmefalle ein, dass ein Tier auf eine ihm fremde Pflanze gerät. Und hier wird der wirksamste Schutz nicht in Stachel und Säure liegen, sondern in der Anpassung selbst — das Tier wird die Pflanze darum ablehnen, weil sie einfach seinem ererbten Geschmacke nicht entspricht. Das Gras der Wiese ist dem Menschen gegenüber nicht „geschützt“, dennoch wird ein Mensch — der eine ganze Reihe von Gewächsen zu ver-

2) Dr. F. Ludwig, Lehrbuch der Biologie der Pflanzen. Stuttgart, 1895, S. 236. Dieses Werk gibt der allgemeinen Schutzmittelfrage noch den breitesten Raum.

3) Ich verweise auf meinen Aufsatz „Die Standpflanze“ in der Wiener Entomologischen Zeitung XXXI, 1912, S. 195—223.

zehren in stande ist — mitten in einer frischgrünen „ungeschützten“ Wiese verhungern müssen.

Aber verlassen wir die anfechtbaren Gleichnisse und gehen wir mit sachlicher Kritik vor.

Trennen wir vorerst einmal zwei — allerdings etwas roh aufgefasste — Hauptgruppen: Großtier und Kleintier. Die Trennung ist praktisch übrigens von weit höherem Werte als es auf den ersten Blick scheint.

Für das Großtier haben wir — mutatis mutandis — einen unschätzbaren Maßstab im Menschen selbst, einem teilweise phytophagen Geschöpf. Wir Menschen haben volles Verständnis für die Pflanzenwaffen der Stacheln, Dornen, Brennhaare u. s. w., die verletzen und schmerzen, ebenso wie für die scharfen Säfte, die abwehrenden Gerüche, die tötenden Gifte, u. s. w. Wir dürfen ruhig annehmen, dass die Gefühle des Großtiers — von Spezialgeschmacksanpassungen abgesehen — in allen diesen Fällen von unseren nicht prinzipiell differieren. Zweifellos prägt sich hier ein mächtiger Pflanzenschutz aus, aber er ist mit wenig Worten klar und erschöpfend charakterisiert: alles was schmerzt, widerlich — das „widerlich“ ist hier rein individuelle Geschmacksangelegenheit — riecht oder schmeckt oder was erfahrungsgemäß dem Organismus Schaden bringt, wird abgelehnt. Je größer das Tier, desto „größer“, desto weniger differenziert wird in der Regel sein Geschmack sein. Aber selbst hier gibt es uns ganz unverständliche „Anpassungen“ — Esel und Kamel beispielsweise fressen stachelige Gewächse gern, Gänse fressen Brennnesseln u. s. w. Schon hier können die augenfälligsten Waffen wertlos werden. Die Detailforschung aller dieser Faktoren ist sicherlich ein interessantes Thema — aber irgendwie Neues oder Wertvolles im kritischen Studium der Phytophagie oder des Gesamtorganismenhaushaltes wird sie kaum bringen. In der Natur draußen ist eben der wirksame Faktor nicht der individuelle Schutz, sondern die gegenseitige Anpassung. Die kennt keinen Einzelschutz, sondern nur den Schutz der Gesamtheit. Jeder Pflanze wird ohne Rücksicht auf Schutz oder Nichtschutz ihr Tribut an die Tierwelt auferlegt. Übersteigt dieser Tribut ihre Kraft, so geht sie unter, und hinter ihr nivelliert sich das Weltbild wieder. Alle Gewächse, ob „geschützt“ oder „ungeschützt“, sind vor allen jenen Tieren sicher, die nicht von der Natur diesen Gewächsen angepasst sind. Nicht Dorn und Säure schützen also — wie bereits erwähnt — das Gewächs, sondern der jedem Tiere angeborene Spezialgeschmack: das Tier kümmert sich um alle ihm fremden Pflanzen überhaupt nicht, greift sie gar nicht an. Wo aber kein Angriff erfolgt, ist auch kein „Schutz“ nötig, und so sinkt die ganze Schutzfrage — in jenem Sinne, wie sie heute aufgefasst wird — zusammen.

Der große Pflanzenschutz der Natur, der das Gleichgewicht hält, ist die reziproke Anpassung. Keine Pflanze hat mehr Feinde als sie auszuhalten vermag — jedes Tier findet so viel für seinen Geschmack „ungeschützte“ Pflanzen, als es zur dauernden Sättigung bedarf, und greift im Normalfalle fremde Pflanzen überhaupt nicht an. Stacheln und Säuren spielen sicher ihre Rolle — manche Pflanzenart mag ihnen sogar allein die Existenzmöglichkeit verdanken — aber ihre Rolle, die später noch beleuchtet werden soll, ist arm und einfach gegen das Naturprinzip des großen Gleichgewichts, der reziproken Anpassung in ihren tausendfältig wechselnden Fällen.

Wenden wir uns nun dem phytophagen Kléintier zu. Seine pflanzenschädlichste, typische Form ist zweifellos das Insekt. Stahl erkennt dies an, dennoch weicht er dem Insekt trotz der Fülle des Materials, trotz der bequemsten Beobachtungsmöglichkeit, aus.

Warum?

Ich lasse ihn selbst sprechen: (S. 12 ff.) „Stellt man sich die Frage, gegen welche Tiere die Pflanzen — und ich denke hier zunächst an unsere einheimischen Kräuter, Stauden, Sträucher und Bäume — ganz besonders mit Schutzmitteln versehen sein müssen, so denkt man zunächst an Tiere, die wie die Wiederkäuer und Nager durch ihre Größe oder wie gewisse Insekten durch ihr massenhaftes Auftreten in stande sind, in kurzer Zeit große Mengen von Pflanzensubstanz zu zerstören . . .“

„ . . . Die augenfälligsten Verwüstungen werden in unseren Gärten und wilden Gewächse werden nicht selten durch sie aufs ärgste geschädigt, und es ist sehr wahrscheinlich, dass die Vertreter dieser Tierklasse für sich allein mehr Pflanzensubstanz zerstören als alle anderen Tiere zusammen. Trotzdem glaube ich nicht, dass die Herbeziehung dieser Tiergruppe am meisten geeignet sein dürfte, unser Verständnis der Schutzmittel der einheimischen Pflanzen zu fördern. In der Tat sind die Vegetationsorgane der Pflanzen meist schutzlos den Angriffen ihrer zahlreichen Feinde aus der Insektenklasse preisgegeben<sup>4)</sup>. Weder mechanische noch chemische Eigenschaften der Pflanzenteile sind in stande, der Zerstörung Einhalt zu tun, und gerade Erscheinungen dieser Art sind es, welche Haberlandt ins Feld führt, wenn er die angebliche Nutzlosigkeit gewisser Schutzmittel (Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, S. 325) beleuchten will.“

„Alle die von ihm angeführten Tiere gehören zu der biologischen Tiergruppe, die wir als Spezialisten bezeichnen wollen, weil sie

4) Sperrdruck von mir. Auch im folgenden habe ich dasjenige, was mir des besonderen Hervorhebens wert schien, durch Sperrdruck gekennzeichnet.

auf eine Pflanze oder doch eine relativ geringe Anzahl von Pflanzen angewiesen sind, die sie mit Ausschluss aller andern vorwiegend, häufig auch ausschließlich, heimsuchen. Bei diesen Tieren mit reziproker Anpassung sind die Schutzmittel gegen omnivore Tiere nicht nur wirkungslos, sondern, wie weiter unten für einzelne Fälle gezeigt werden soll, geradezu Bedingung für die Annahme der Pflanzenteile, in welchen sie vorkommen. So auffällig auch die durch Spezialisten aus der Klasse der Insekten hervorgerufenen Verwüstungen sind, so führen sie doch nur selten zur Vernichtung ihrer Nährpflanzen. Bei Spezialisten, die auf eine einzige Nährpflanze angewiesen sind, würde ja der Untergang der Nährpflanze das Aussterben der Tierspezies mit sich ziehen. In solchen Fällen tritt von selbst, aus leicht einzusehenden Gründen, eine Regulierung des Verhältnisses zwischen Tier und Pflanze ein. Übrigens treten diese Tiere sowohl in räumlicher als in zeitlicher Beziehung nur sporadisch in großen Mengen auf, und gewöhnlich ist die Zeit, während welcher sie ihr Zerstörungswerk vollziehen, von relativ kurzer Dauer, so dass, wenn, wie es häufig der Fall ist, die Fresszeit der Tiere in den Frühling fällt, die stark heimgesuchten Pflanzen nachher noch Zeit finden, ihre Verluste wenigstens teilweise zu ersetzen.“

„Die vorstehenden Auseinandersetzungen gestatten uns bei unserer Fragestellung wenigstens vorläufig die Spezialisten außer Betracht zu lassen. Oder doch nur nebenbei zu berücksichtigen.“

Soweit Stahl.

Mit richtigen Sätzen beginnend, verlaufen die Überlegungen — nur weil sie nach einer vorgefassten Meinung zielen — leider im Irrtum. Schon die letzten Sätze von der minderen Bedeutung der Spezialisten in der Pflanzenschädigung sind erzwungen. Gerade Spezialisten sind die gefürchtetsten Kulturschädlinge. Man denke an die Reblaus, die Borkenkäfer, den Kartoffelkäfer, die Erdflöhe u. s. f. Der Schaden der „omnivoren“ Schnecken steht da bescheiden weit im Hintergrunde. Und gerade ein Auftreten im ersten Frühling ist das verderblichste; die zarte Keimpflanze wird getötet durch einen Fraß, den ein entwickeltes Gewächs ohne Gefahr übersteht. Stahl sieht, angesichts der offenkundigen Unwirksamkeit der Schutzmittel gegenüber den Spezialisten, klar eine natürliche Regulierung. Er lässt hier die Schutzmittelfrage sofort bereitwillig fallen. Warum aber soll diese natürliche Regulierung nicht auch für die „Omnivoren“ Geltung haben? Warum kommt gerade da die Natur nicht mit den Hilfsmitteln aus, die sie den Spezialisten gegenüber anwendet? Warum sollte sie gerade da so grundsätzlich anders arbeiten?

Mir ist, als gingen wir im Augenblicke, da wir dem uns allenthalben entgegentretenden Normalfall der Spezialisierung ausweichen

und nach einer Ausnahme suchen, schon den ersten Schritt in der Irre.

Aber mag es so sein — Stahl sucht nichtangepasste Phytophagen (Omnivoren, wie er sie nennt) und wir wollen ihm vorurteilslos folgen.

Er glaubt solche Omnivoren in den Schnecken gefunden zu haben. Nicht in allen. Einige Arten erwiesen sich schon nach den ersten Versuchen als Pilzspezialisten: *Arion subfuscus*, *Limax maximus* (*cinereo-niger*) und *cereus*.

Alle anderen Versuchstiere hält Stahl für Omnivoren: *Arion empiricorum* und *hortensis*, *Limax agrestis*, sowie alle von ihm gehaltenen Gehäuseschnecken, durchwegs *Helix*-Arten: *Helix pomatia*, *hortensis*, *nemoralis*, *arbustorum*, (*Eulota*) *fruticum*.

Eines fällt uns auf. Sowohl die Gattung *Arion* als auch die Gattung *Limax* ist nach dieser Scheidung heterogen zusammengesetzt: jede umfasst sowohl Spezialisten an Pilzen, Mycophagen, als auch Omnivoren an Phanerogamen, Phyllophagen. Das ist — reine Scheidung vorausgesetzt — für den zoologisch erfahrenen Biologen eine ziemlich ansehnliche Kluft, die ihn vorsichtig machen sollte.

Doch überbrücken wir sie mit Stahl und wenden wir uns den Omnivoren zu. Dass die Bedeutung des Pflanzenfraßes der Schnecken nicht im entferntesten an den der Insekten heranreicht, steht außer Zweifel. Aber immerhin ist es möglich, dass uns gerade hier besondere Aufklärungen erwarten.

### III. Die natürliche Nahrung der Schnecken. — Nichteignung der letzteren zum Studium allgemeiner Fragen der Phytophagie.

Jeder Versuchsstellung vorausgehen muss die Beobachtung des Verhaltens der Versuchstiere im Freien. Nur so kann eine richtige Fragestellung erreicht werden.

Ich lasse wieder Stahl selbst das Wort.

(S. 42 ff.) „Um uns einen Begriff von der Tätigkeit der Schnecken zu bilden und zugleich leitende Gesichtspunkte für die Versuchsanstellung zu gewinnen, ist es zweckmäßig, im Freien das Verhalten der Tiere gegenüber der sie umgebenden Pflanzenwelt zu beobachten.

„An einem mit verschiedenen Kräutern und Sträuchern bewachsenen lebenden Zaun in der Umgebung Jenas waren am Abend nach einem warmen Regentage gegen Ende April zahlreiche *Helices* in lebhafter Bewegung und Nahrungsaufnahme begriffen. Genauer beobachtet wurden bloß die daselbst in stattlicher Individuenzahl vorhandenen Arten: *Helix hortensis*, *fruticum*, *arbustorum*, *pomatia*.

„Für die an diesem Standort am häufigsten vorkommende *H. hortensis* wurde festgestellt, dass auf 18 beim Fressen genauer be-

obachtete Exemplare nur zwei lebende Pflanzen angegriffen hatten. Das eine benagte ein Blatt von *Viola odorata*, das andere ein Blatt von *Galium aparine*. Die übrigen Individuen fraßen an toten vorjährigen Stengeln oder Blättern und an den am Boden umherliegenden, bereits in Verwesung begriffenen männlichen Kätzchen benachbarter Pappeln.

„Von acht Exemplaren der weniger häufigen *Helix fruticum* hatte bloß eins einen lebenden Pflanzenteil — ein junges Grasblatt — angegriffen; alle übrigen nagten an toten Pflanzenteilen.

„Von *Helix arbustorum* fraßen von 18 beobachteten Exemplaren zwei an *Chacrophyllum temulum*, zwei an *Sysimbrium allaria*, je eins an *Geum urbanum*, *Ballota nigra*, *Aegopodium podagraria* und eins an einem noch jungen, eben in Entfaltung begriffenen Gramineenblatt; alle anderen waren an toten Pflanzenteilen beschäftigt.

„Diese Tiere nähren sich also hauptsächlich von abgestorbenen Pflanzenteilen und fressen nur hier und da ein frisches Blättchen der in ihrem Bereich wildwachsenden Pflanzen an. So zahlreich die Tiere auch an besagter Stelle vorhanden waren — es hätten ohne Mühe Hunderte von Exemplaren in dem etwa 50 m langen Zaun aufgelesen werden können, — so war doch die Zahl der abgebissenen und durchlöcherten Blätter im Verhältnis zur Zahl der Tiere äußerst gering.“

(S. 24) „Kleinere *Helix*-Arten, wie *H. lapicida*, ferner Clausilien, *Bulimus detritus* sind ebenso harmlos oder noch harmloser als *H. hortensis*. Sie fressen mit Vorliebe abgestorbene Pflanzenteile und machen sich nur in der Not an lebende Blätter heran. Die Clausilien benagen allerdings mit Vorliebe Kalksteine, die mit Algen und Flechtenüberzügen bedeckt sind.“

(S. 25) „Die Tatsache, dass viele *Helix*-Arten sich vorwiegend von abgestorbenen Pflanzenteilen ernähren, habe ich auch wiederholt auf einer in den Monaten März und April 1887 ausgeführten Reise nach Algerien bestätigen können.

„So fand ich in der Nähe der Stadt Algier am Meeresstrand eine nicht näher bestimmte *Euphorbia*, vom Habitus unserer *Euphorbia gerardiana*, deren junge Triebe soeben in voller Entfaltung begriffen waren. Die vorjährigen, abgestorbenen Triebe dieser Pflanze waren an dem warmen Regentage dicht mit kleinen Schnecken (*Helix*- und *Bulimus*-Arten) bedeckt, welche die Rinde der toten Stengel emsig benagten. An den frischen Trieben fanden sich wohl auch einige wenige dieser Tiere, von Schneckenfraß war aber nichts zu entdecken. In den Ruinen von Lambesis (1100 m ü. M.) sah ich die dort äußerst zahlreichen Gehäuseschnecken fast ausschließlich vorjährige Pflanzenleichen benagen, während der reiche Kräutерflor kaum Spuren von Schneckenfraß erkennen ließ.

(S. 26) „Unsere Süßwasserschnecken (*Lymnaeus*, *Planorbis*, *Paludina*-Arten) verhalten sich im wesentlichen den zarteren *Helix*-Arten gleich. Die Schnelligkeit, mit welcher diese Tiere die Glaswände der Aquarien von dem Algenüberzug reinigen, ist sattsam bekannt und in ganz derselben Weise säubern sie auch die untergetauchten Teile der Wasserpflanzen. Solange ihnen noch Algen oder abgestorbene Blätter zur Verfügung stehen, lassen sie die lebenden Teile unberührt, so dass sie mit Erfolg benutzt werden können, um die Blätter zarter Pflanzen, denen der Algenüberzug schädlich ist, von denselben zu befreien.

„Stein (Gartenflora, 1886) hat dieses Verfahren mit Erfolg zur Reinhaltung der Kulturen von *Ouvirandra fenestralis* angewandt. Ist aber der Algenüberzug erschöpft und fehlen abgestorbene oder absterbende Blätter, so machen sich die gefräßigen Tiere auch an die lebenden Teile der Wasserpflanzen heran, die aber nur ganz allmählich, oft erst nach Tagen, zerstört werden.“

Die Zitate genügen. Ich habe mit Absicht Stahl allein das Wort gelassen.

Er suchte „leitende Gesichtspunkte“ für die Versuchsstellung. Er brauchte nur zu resümieren. In der Freiheit fressen fast alle beobachteten Schnecken Pilze, Algen, Flechten, abgestorbene und absterbende Pflanzenteile: Sie sind also normal Pilz-, Algen-, Flechten- und Moderfresser, Mycophagen und Saprophyten. Das ist eine natürliche, in sich abgeschlossen verwandte, erdgeschichtlich alte Ernährungsweise, die auch in anderen Tierklassen — vorzüglich in phylogenetisch alten Typen — wiederkehrt und der vom biologischen Standpunkt vielfach viel engere Beziehungen zu den Fleischfressern als zu den Krautfressern zugeschrieben werden<sup>5)</sup>. Tatsächlich finden wir diese nahen Beziehungen zu den Carnivoren auch bei vielen Schneckenarten noch ausgeprägt. Stahl selbst erwähnt S. 15: „auch Fleischkost wird von *Limax agrestis* und *Arion empiricorum* gern genossen, wie denn bei unpassender Kost diese Tiere gern übereinander herfallen, um sich gegenseitig zu zerfleischen . . .“

Simroth<sup>6)</sup> nennt als Nahrung des *Arion empiricorum* saftige Kräuter so gut wie Pilze oder frische Leichen niederer Tiere. *Limax tenellus* und *agrestis* werden des Kannibalismus, bezw. der Überwältigung verwandter Arten beschuldigt<sup>7)</sup>. Die Nacktschnecken der Gattung *Amalia* sind auf bestimmte Gehäuseschnecken als

5) Vgl. z. B. Simroth, Die Entstehung der Landtiere. Leipzig 1894, Kapitel „Nahrung“.

6) Dr. Heinrich Simroth, Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken und ihrer europäischen Verwandten. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. 42. Bd., Leipzig 1885, S. 261.

7) l. c., p. 325.

Nahrung angewiesen<sup>8)</sup>. Semper<sup>9)</sup> erzählt von *Limnaeus stagnalis*, dass er öfters beobachtete, wie diese Schnecke rasch ganz gesunde, lebende Exemplare des *Triton taeniatus* anfiel, überwältigte und verspeiste, obwohl das Aquarium voll war von üppig wachsenden Pflanzen. Ich selbst sah *Limnaeus* an frischen Fischleichen fressen. Die Arten der Gattungen *Vitrina*, *Daudebardia*, *Hyalina* „greifen Regenwürmer, Insektenlarven, Asseln, Schnecken und selbst ihresgleichen an<sup>10)</sup>.“

Zweifellos ist diese Ernährungsweise ein erdgeschichtlich älterer Zug in der Entwicklung der Schnecken als der Fraß grüner Pflanzenteile und weist klar auf den alten Ernährungstyp der ganzen Gruppe — den Fleisch- und Pilzfraß hin.

Und gerade die fleischlüsternen Arten *Arion empiricorum* und *Limax agrestis* sind es, die Stahl zu seinen phytophagen „Omnivoren“ stellt. Dem wäre, von einer gewissen Auffassung des Wortes „Omnivore“ aus, nichts entgegenzusetzen. Wir bezeichnen nämlich vielfach Tiere, die ihre Nahrung sowohl dem Tierreich, als auch dem Pflanzenreich zu entnehmen vermögen — wie beispielsweise Bär, Schwein u. s. w. — als Omnivoren oder Allesfresser, ohne von ihnen zu verlangen, dass sie wirklich alles Pflanzliche oder Tierische wahllos fressen sollten. Auch der Mensch ist ein solcher Omnivore, und dennoch ist er außerstande, sich von grünen Pflanzenteilen dauernd zu ernähren. Der Vergleich der genannten omnivoren Schnecken mit dem Menschen wäre demnach kein allzu absurder; wir finden sogar recht weitgehende Geschmacksähnlichkeiten. Übrigens ist der Ausdruck „omnivor“ als völlig unzutreffend und Verwirrung stiftend überhaupt zu verwerfen. In seiner absoluten Bedeutung ist er unbeweisbar, in relativer Bedeutung ist er unzutreffend und beliebig dehnbar.

Tatsächlich hat auch Stahl diesen Begriff des „omnivor“ nicht gemeint. Sein „omnivor“ besagt einfach wahllose, nicht spezialisierte Phytophagie, speziell allgemeine Phyllophagie. Ihm war es darum zu tun, „durch Fütterungsversuche festzustellen, durch welche Eigenschaften die Pflanzen vor der Zerstörung seitens der Tiere verschont bleiben“. Zu solcher Feststellung eignen sich — erhebt man auf eine richtige und erschöpfende Lösung der Frage Anspruch — sicherlich nur typische, eigentliche, ausschließliche Krautfresser, die ja bereits eine hochspezialisierte Ernährungsform darstellen. Als solche sind aber, wie ich im vorhergehenden bewiesen zu haben

8) l. c., p. 335, 346.

9) Karl Semper, Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere. I. Leipzig 1880, S. 73.

10) D. Geyer, Die Weichtiere Deutschlands. Eine biologische Darstellung der einheimischen Schnecken und Muscheln. Stuttgart 1909, S. 82.

glaube, die „omnivoren“ Schnecken mit wenig mehr Recht anzusehen wie der omnivore Mensch.

Um indes nicht der Flüchtigkeit des Urteils geziehen zu werden, möchte ich die Anschauungen einiger Kenner über die normale Schneckennahrung — mit spezieller Berücksichtigung jener Arten, die Stahl als „Omnivoren“ zu Experimenten heranzog — kurz zitieren<sup>11)</sup>.

Simroth<sup>12)</sup> sagt zusammenfassend von den deutschen Nacktschnecken: „Das ursprüngliche Standgebiet der *Limaces* ist die pilzreiche Moosschicht der Haide- und Bergwälder, zumal der Koniferen, die ursprüngliche Nahrung die *Basidiomyceten*<sup>13)</sup>, — von hier aus gehen sie weniger ins freie Land, als an Baumstämme und Felsen oder in die Keller und Speicher über, werden Fleisch-, Kraut- und Flechtenfresser oder ernähren sich von den Abfällen der menschlichen Tafel; — dasselbe Ursprungsgebiet, dieselbe Ernährung kommt den *Arionen* zu, sie strahlen dann aufs freie Land, in Laubwälder und Gärten aus und werden Krautfresser, die *Agriolimaces* (z. B. *agrestis*) bewohnen ursprünglich feuchtes Krautland . . ., sie bleiben im allgemeinen diesen Bedingungen getreu.“

Von *Arion empiricorum* sagt derselbe Verfasser, dass ihm „saftige Kräuter ebenso zusagen wie Pilze oder frische Leichen niederer Tiere<sup>14)</sup>. Immerhin hat mirs auch für diese Art scheinen wollen, als wenn sie wenigstens in der Jugend Pilzäsung nötig hätte, denn man findet die kleinen meist in faulendem, also pilzreichem Laube, hier häufig geradezu am Myzel der größeren Schwämme zehrend, selten an grünem Kraut.“

Und in der „Entstehung der Landtiere“ (S. 440): „*A. empiricorum* ist omnivor, liebt aber nichts so sehr als die von Entomophthoren oder Empusen getöteten und durchsetzten Mücken; gelegentlich wird er Raubtier, das junge Nestlinge des Goldammers vertilgt“ (Karl Müller, Monatsschr. d. d. Ver. z. Schutze d. Vogelwelt, 1886, S. 215).

*Arion hortensis*, ein typisches Gartentier, ist nach Simroth ein Krautfresser<sup>15)</sup>. Desgleichen *Limax agrestis*<sup>16)</sup>. Indes sah Leh-

11) Die folgenden Erwähnungen erheben auf Vollständigkeit keinen Anspruch. Nicht in der Lage, in die Materie vollständig einzugehen, möchte ich nur klare Umrisse zeichnen.

12) Simroth, l. c., p. 315.

13) Sperrdruck, wie in den meisten folgenden Fällen, von mir.

14) Auf meine Anfrage hin hatte der Autor die Güte, mir brieflich weitere Details hinsichtlich der Schneckennahrung zur Verfügung zu stellen. Bei *Arion empiricorum* erwähnt er noch Früchte u. s. w.

15) „*A. hortensis* und *Bourguignati* sind herbivore Gartenschädlinge geworden, in Oberschlesien aber traf ich den letzteren, ganz gegen die Regel, auf der Heide allein an Pilzen, ein Rückschlag, oder, was vielleicht wahrscheinlicher, eine ursprünglichere Form.“ Entstehung der Landtiere, S. 440.

16) Nach brieflicher Mitteilung ist diese Art zarten Kulturpflanzen schädlich. „Auf den Alpen jenseits der Baumgrenze und in der nordischen Tundra kenne ich

mann die letztere Art in Gefangenschaft den *Limax tenellus* angehen und Simroth<sup>17)</sup> beobachtete sie einmal an einem verletzten Regenwurm — Handlungen, die einem richtigen Phytophagen nicht gut anstehen. Letztgenannter Forscher hielt sie bei Salatfütterung.

Das sind die omnivoren (krautfressenden) Nacktschnecken in Stahl's Experimenten, die den „Pilzspezialisten“ scharf gegenübergestellt werden.

Von den Gehäuseschnecken ist *Helix pomatia*, die große Weinbergschnecke, jedenfalls zum Teil ein Krautfresser. Aber sicher kein ausschließlicher und auch kein wahlloser, kein „Omnivore“.

Geyer<sup>18)</sup> führt die Speisekarte dieser Art in den Schneckenärten der Schwäbischen Alb auf. „Obenan stehen Lattich- und Endiviensalat (Wegwarte), Kraut- und Kohlblätter, zerschnittene Kohlraben und Löwenzahn; in zweiter Linie kommen Flockenblumen, Obst, Kartoffeln (ohne Schale!), Brennesseln<sup>19)</sup> in Betracht. Klee wird widerwillig genommen, das Obst nach dem Grade seiner Süßigkeit bevorzugt, die Blätter der Dickrüben verschmäht. Als Ersatz für Grünfutter gibt es Kornkleie, die gerne aufgeleckt wird.“

Auch *Helix arbustorum* soll ein Krautfresser sein.

Anders steht der Fall indes mit den geläufigen Schnecken *Helix hortensis* und *neuralis*, die Stahl als Omnivoren anspricht und zu Versuchen verwendet. Nach einer freundlichen Mitteilung des Herrn Prof. Dr. Arnold Lang, der ausgedehnte, langjährige Zuchten von Gehäuseschnecken durchführte, fressen diese Arten niemals grüne, wohl aber angefeuchtete dürre Blätter und Flechten. In seinen Zuchten erhalten die Tiere frische gelbe Rüben, getrocknetes Hopfenlaub, Maccaroni und Oblaten. Eine ganz eigenartige, aber von den größeren *Helix*-Arten gern genommene Kost ist — Papier. Diese Tatsache war das erste, ganz zufällige Ergebnis etlicher Versuche, die ich mit *Eulota fruticum* und *Helix arbustorum* unternahm; Herr Prof. Lang teilte mir gleiches von den weiter oben genannten Helices mit. Rathay erwähnt wellenförmiger Zeichnungen, die *Helix hortensis* durch partielles Abweiden der grünen Algenschicht (*Pleurococcus vulgaris*) an glatteren Baumstämmen verursacht.

Ich übergehe, was die Autoren über die Pilz- und Flechtennahrung der Gehäuseschnecken im allgemeinen mitteilen, und zitiere nur etliche Stellen aus Simroth<sup>20)</sup> und Ludwig<sup>21)</sup>:

*Agriolimax agrestis*, hier mit *laevis* anscheinend zu einer Art verschmelzend, an Pilzen.“

17) l. c., p. 325, und Entstehung der Landtiere, S. 440.

18) Geyer, l. c., p. 81.

19) Es wird später noch davon die Rede sein, dass sich hierunter gerade stark „geschützte“ Pflanzen befinden, wogegen kaum „geschützte“ verschmäht werden.

20) Entstehung d. Landtiere, S. 410—441.

21) Biologie d. Pflanzen, S. 242.

„Aber selbst bei den herbivoren *Helices* finden sich viele Anklänge an die alte Lebensweise, Anklänge, die man erst neuerdings mehr beachtet hat. Ausländische Xerophilen hat man gelegentlich nur mit Fleischkost erhalten können, *Fruticicola fruticum* verrät Raubtiergelüste (vgl. Brockmeier, *Helix fruticum* als Raubschnecke. Humboldt, 1890); sie sowohl wie *Helix hortensis* durchlöchert die Blätter des Hopfens bis auf das Skelett, wiewohl *Humulus lupulus* durch Klimmlhaare, Hopfenöl, Gerbsäure, Hopfensäure, Hopfenbitter förmlich verbarrikiert ist (Ludwig, Beziehungen von Schnecken und Pflanzen, Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Fr., Berlin 1889)“ (Simroth).

„Die Schutzmittel gegen Schneckenfraß werden bei vielen Pflanzen illusorisch, wenn die letzteren von Pilzkrankheiten befallen werden, und oft werden erst durch die Schnecken die Pilzkrankheiten für die Pflanzen verhängnisvoll. So traf ich ganze Hopfenhecken von Schnecken. *Helix fruticum*, derart zerstört, dass nur die Blattstiele und Blattnerven übrig geblieben waren, aber es stellte sich heraus, dass nur solche Hopfenpflanzen zerstört wurden, die am Mehltau (durch *Sphaerotheca Castagnei*) erkrankt waren. An den Ufern unserer Gewässer sucht die Bernsteinschnecke, *Succinea putris*, alle Pflanzen heim, die von Rostpilzen, Peronosporen, Erysipheen und anderen Pilzen befallen sind und zerfrisst dieselben; so traf ich in Thüringen die mächtigen Petasitesblätter der Gebirgsbäche, die von *Coleosporium Tussilaginis* (Urheber eines Kiefernadelblasenrostes, *Peridermium Ploverrightii*) befallen waren, durch die *Succinea putris* völlig skelettisiert. Alle von dieser Schnecke zerfressenen Pflanzen, die sonst durch Schneckenenschutzmittel gekennzeichnet sind, traf ich verpilzt, so *Symphytum officinale* durch *Erysiphe horridula*, *Cirsium oleraceum* durch *Puccinia Hieracii* und *Bremia Lactucae*, *Chaerophyllum aureum* und *Angelica silvestris* durch *Puccinia Pimpinellae*. Andere Schnecken fressen oft nur die Pilzpolster sauber aus den Blättern heraus, wie bei *Tussilago farfara* (die der Aecidiengeneration der *Puccinia Poarum*) und *Senecio Fuchsii* (*Puccinia Senecionis*)“ (Ludwig).

„Dann scheinen selbst die Raphiden von oxalsaurem Kalk nichts zu helfen, die Stahl als ein wichtiges Verteidigungsmittel gegen Schneckenfraß kennen lehrte.“

„Darf man nicht angesichts solcher Tatsachen fragen, ob die Schnecken nicht überhaupt erst durch die Pilze, welche die Blätter befallen, allmählich zu Krautfressern gezüchtet seien? Ja das häufige Auftreten von Raubtieren in ganz verschiedenen Familien (denn die sogen. Testacelliden setzen sich aus sehr verschiedenen *Helix*-, pupenähnlichen und anderen Gestalten zusammen) beweist, dass die meisten Krautfresser noch auf der alten Stufe des zur Sarkophagie neigenden Pilzgenusses stehen geblieben sind“ (Simroth).

Ich habe nichts anzufügen.

Der Leser mag selbst entscheiden, ob Schnecken zur Klärung allgemeiner Grundfragen der Phyllophagie, des Blattfraßes an Phanerogamen, zuzulassen sind oder nicht.

Ich für meinen Teil verneine die Frage unter jeder Bedingung. Die Beantwortung dieser Frage kann und darf nur an typischen, phylogenetisch alten Krautfressern, an richtigen und ausschließlichen Phytophagen, wie es beispielsweise unter den Coleopteren die Chrysomeliden sind, beantwortet werden. Und hier treffen wir, wie mich ein jahrelanges biologisches Spezialstudium, das hauptsächlich der ungemein pflanzenschädlichen Gruppe der Halticinen (Erdföhe) galt, allenthalben auf die strengste Spezialisierung.

Ich stelle darum fest: Eine kritische Behandlung aller Phytophagiefragen — worunter auch die Frage der natürlichen Pflanzenschutzmittel gegen Tierfraß fällt — darf die Spezialisierung nicht außer acht lassen, ja sie muss vielmehr von ihr, als dem Normalfalle, ausgehen.

#### IV. Die Frage der Existenz von „Omnivoren“. — Die Rolle der reziproken Anpassung.

Ein Blick auf das Vorerwähnte zeigt uns, dass die von Stahl mit scharfer Grenze gezogene Unterscheidung von Pilzspezialisten und Omnivoren kein Fundamentalunterschied ist. Abgesehen von einer größeren Abneigung der ersteren gegen grüne Pflanzenteile stimmt der Grundgeschmack aller Schnecken überein.

Kurz etliche Worte aus Simroth<sup>22)</sup> als Beleg. Von Stahl's Pilzspezialisten *Limax maximus* heisst es: „Die Jungen von *L. maximus* finden sich im Freien nur an Pilzen, daher sie bereits zu einer besonderen Spezies, *L. fungivorus*, erhoben wurden; im Alter gehen sie mancherlei an; die Varietät *L. cinereus* ist zur Kellerschnecke geworden, so gut wie der kosmopolitische *L. variegatus*, zunächst als Moderfresser; sekundär werden sie dem Gemüse und wohl auch jungen Keimpflanzen verderblich.“ — „Von den Tieren, die in Kellern leben, kennt man den Appetit nach allerlei Esswaren, Mehl, Brot, Früchten etc., selbst nach Schnecken . . . Die freilebenden *cerconiger*, die Lehmann bei vorwiegend räuberischem Naturell auch Pflanzenkost genießen lässt. Wenn gelegentlich ein zertretener Kamerad verschlungen wird, stimmt es mit der allgemeinen Nahrung. Mag nun auch ein *cinereus* im Keller ein so saftiges Gemüse angehen, wie Blumenkohl etwa, Pilze sind das ursprüngliche Futter, das durch besonders nährstoffreiche

22) Entstehung d. Landtiere. S. 440; weiteres in: Versuch e. Naturg. d. deutsch. Nacktschnecken, S. 297.

Substanzen, zucker- und mehllhaltige Vegetabilien oder Fleisch ersetzt werden kann.“

Pilzspezialisten und „Omnivoren“ sind demnach bei den Schnecken lediglich graduell verschieden: die letzteren haben sich einen kleinen Schritt weiter nährstoffärmerer, chlorophyllhaltiger Nahrung genähert, ein unseren heutigen Anschauungen nach normal fortschreitender Entwicklungsgang zu höherer Spezialisierung.

Treten wir nun der Frage näher, wo und unter welchen Umständen es noch wirkliche „Omnivoren“ (wahllose Krautfresser, die geschmacksstumpferen Großtiere ausgenommen) geben könnte.

Stahl ist bei der Suche nach solchen, wie wir gesehen haben, aus der eigentlichen Phytophagie überhaupt herausgeraten. Außer den unglückseligen Schnecken hat er nur noch subterran an Wurzeln lebende Käferlarven (z. B. Engerlinge) und Heuschrecken in Betracht gezogen.

Wie es sich in Wirklichkeit mit dem angeblich wahllosen Wurzelfraß von Melolonthidenlarven verhält, weiß ich nicht, bin aber der Überzeugung, dass es andere auch kaum sicher wissen. Soweit mir bekannt, sind kritische Versuche, die allein eine solche Tatsache erweisen könnten, nicht angestellt worden. Die wurzelfressenden Halticinenlarven beispielsweise sind, soweit Untersuchungen vorliegen, gleich den Imagines sehr spezialisiert.

Die Heuschrecken habe ich seinerzeit, der allgemeinen Annahme folgend, als Omnivoren akzeptiert, bin jedoch heute — nachdem ich Spezialisierung als Grundprinzip in der Insektenklasse erkennen gelernt habe — davon abgekommen. Dass ein Tier, wie die Wanderheuschrecke, in einer durch Massenaufreten hervorgerufenen Nahrungsnot alles angeht, ist kein zulässiger Beweis für normale Omnivorie. Jedes derartige Experiment muss unter Hungerausschluss stattfinden. Ob die über Heuschreckennahrung vorhandenen Angaben auf kritischem Versuchswege gewonnen wurden, vermag ich nicht zu beurteilen. Die wenigen Fütterungsversuche Stahl's<sup>23)</sup> scheinen mir indes auch hier auf Spezialisierung hinzudeuten, die von Stahl von seinem Gesichtspunkt aus allerdings wieder als Wirksamkeit der Schutzmittel aufgefasst wird. Jedenfalls kann die Frage, ob Heuschrecken völlig wahllose Pflanzenfresser sind, ohne kritische, fachmännische Vorarbeiten nicht entschieden werden, und müssen dementsprechend vorläufig die Orthopteren weitesten Sinnes — die übrigens phylogenetisch alte Formen zeigen und in den verschiedensten Gruppen Carnivoren aufweisen — ausgeschaltet bleiben.

Sollte jemand eine wirklich wahllos pflanzenfressende Kleintiergruppe kennen, so möge sie zur kritischen Untersuchung herangezogen werden. Mein Ausblick nach einer solchen blieb ver-

23) Z. B. S. 63, 97.

geblich — überall drängte sich bei genauem Hinblick wieder Spezialisierung vor.

Nun ist das Gebiet der Spekulation in allen seinen Regionen ein äußerst gefährliches. Man verliert unbewusst den Boden und beginnt Schlösser zu bauen, die ein einziger Windstoß von unerwarteter Seite endgültig in Trümmer wirft. Mehr als Experiment als in ernst beweisender Absicht möchte ich daher zeigen, wie selbst die Auffassung Stahl's, logisch bis in ihre letzten Konsequenzen verfolgt, durch einfache Überlegung zur Negierung der Existenz von „Omnivoren“ führen muss.

Stahl findet, dass alle Pflanzen in irgendeiner Form wirksam geschützt sind. Das stimmt logisch mit seiner Voraussetzung, dass eine Fülle omnivorer Tierarten stets hungrig auf der Suche nach „ungeschützten“ Pflanzen ist. Diese wenigen ungeschützten Pflanzen müssten der allgemeinen Nachfrage ja längst zum Opfer gefallen sein und nur die geschützten konnten sich dauernd erhalten. Mit dem Aussterben der letzten ungeschützten Pflanzen musste aber auch die Gesamtheit der Omnivoren auf das Aussterbetat kommen. Ein Nirgendssattwerden, ein überall abgewiesenes Sichfortfristen musste binnen kurzem das Degenerieren und Erlöschen jeder Omnivorenart bedingen.

So kommen wir zwingend zu dem Schlusse, dass es keine Omnivoren mehr geben kann, sondern nur Spezialisten, d. h. einstige Omnivoren, die den allgemeinen Schutzwall der Pflanzenwelt an irgendeiner Stelle durchbrochen, irgendwo eine „Abwehr“ durch Anpassung paralisiert haben.

Ich glaube übrigens im Ernste, ganz abgesehen von dieser Schutzmittellogik, dass wir die Nichtexistenz pflanzlicher Allesfresser zumindest in der Kleintierwelt mit einiger Berechtigung annehmen dürften.

Sei dem übrigens, wie ihm ist — für jeden Fall haben wir gesehen, dass wir weder mit omnivoren Schnecken noch mit Omnivoren überhaupt in der Kritik der Phytophagie ersprießlich zu arbeiten vermögen. Stets geraten wir wieder an Spezialisierung als den Normalfall und erhalten die Erkenntnis aufgezwungen, dass wir ihm nicht wie Stahl ausweichen dürfen, sondern uns unbedingt mit ihm auseinandersetzen müssen.

Die Schnecken sind keine omnivoren Phytophagen, sondern alte Fleisch- und Pilzfresser, die in einzelnen Formen eben auf dem entwicklungsgeschichtlichen Wege zum Kräuterfraß wandeln.

Klar diese Verhältnisse zur Basis genommen, öffnet sich mit dieser Annahme allerdings scheinbar plötzlich eine neue Perspektive in der Schutzmittelfrage.

Wir haben — nehmen wir an — erkannt, dass es unter den heute fertigen Phytophagen keine Omnivoren mehr gibt und geben

kann, dass kein allgemeiner Pflanzenangriff mehr erfolgt und keine allgemeine Behandlung der Schutzmittelfrage mehr möglich ist — da stellt sich uns nun eine Tiergruppe zur Verfügung, die noch nicht fertig phytophag ist, sondern die eben im Begriffe ist, es zu werden. Sie ist — nehmen wir an — noch nirgends angepasst, sie ist eben auf der Suche nach passender Nahrung, ihr gegenüber wirken noch alle Schutzmittel, an ihr können wir diese Wirkungen noch studieren.

Aber die nächste Überlegung müsste diese Zuversicht vernichten. Erstens können diese Feststellungen keinen praktischen Wert beinhalten, weil es sich ja nach obiger Voraussetzung nur um eine im Stadium werdender Spezialisierung befindliche Art handelt, mithin der gegenwärtige Zustand nur als Übergang aufzufassen und kosmisch bedeutungslos ist. Zweitens weil die Arten entweder überall abgewiesen werden (es ist ja alles „geschützt“), sodann zu ihrer alten Nahrung zurückkehren oder aussterben — oder aber weil sie irgendeinen „Schutz“ überwinden und sich damit spezialisieren würden.

Enden wir die zwecklosen spekulativen Betrachtungen. Wir sehen keinen Ausweg aus der Sackgasse.

Alle Mühe, die wir mit solchen Tieren aufwenden, lohnt sich nicht, denn es sind nichts als unnatürliche Hungerversuche, die wir mit ihnen anstellen. Legen wir einem phytophagen Tier die eine, natürliche, rechte Nahrung vor, so wird sie gefressen werden, ob sie nun stachlig, haarig, stinkend, beißend und giftig ist oder nicht; legen wir ihm hundert fremde Gewächse vor, so werden sie verweigert oder nur im Hunger ganz ungerne und in kleinen Quantitäten angenommen werden, sie mögen noch so glatt, weich, wohlriechend und schmackhaft — alles natürlich nach unseren unmaßgeblichen Begriffen beurteilt — sein.

Der Grad der Annahme mag von gewissen Hindernissen, Unannehmlichkeiten teilweise abhängig sein. Zumeist wird er wohl aber durch die Verwandtschaft oder Ähnlichkeit mit der normalen Nährpflanze beeinflusst sein. So wird eine pilz- oder algengewohnte Schnecke wahrscheinlich jene Substanzen vorziehen, die wie die Pilze und Algen mehr oder minder glatt, weich, mildriechend und mildschmeckend sind und rauhe, harte, scharf und ungewohnt riechende und schmeckende Substanzen ablehnen. Und die krautfressenden Schnecken werden wohl auch schon an gewisse Pflanzen angewöhnt sein und alles ihnen nicht Vertraute verschmähen oder widerwillig nehmen. Wie wenig es dabei auf den „Schutz“ ankommt, wie Schnecken freiwillig gerade gut „geschützte“ Pflanzen angehen, möchte ich weiter unten noch kurz beleuchten.

Das ist meiner Anschauung nach das ganze, einfache Geheimnis.

Pflanzen und Tiere sind in ihrer Existenz durch die harmonisch abgestimmte reziproke Anpassung geschützt. Das ist der große universelle „Schutz“ der Art, der Normalfall, der jeden einseitigen Schutz ausschließt. Die Frage des einseitigen Schutzes tritt mit Berechtigung erst in jenem Ausnahmefalle auf, da ein Tier die ihm gewohnte, für dieses Tier ungeschützte Nährpflanze nicht findet und — hungrig und widerstrebend — eine ihm fremde Pflanze angeht. Dann wird allerdings ein Schutz in Erscheinung treten, aber dieser Schutz wird von ganz anderen Faktoren, von Struktur- und Geschmacksähnlichkeiten mit der Normalnährpflanze, von Geheimnissen des Tiergeschmackes abhängen, über die wir nie ein Urteil haben werden. Was uns unangenehm dünkt, ist erfahrungsgemäß tausend Tieren angenehm — und tatsächlich zeigt uns die Natur, dass eine uns widerwärtige Pflanze oft nicht weniger Insektenfeinde hat als ein uns angenehm erscheinendes Gewächs. Nie und nimmer dürfen wir uns ein Urteil über den Insektengeschmack zutrauen und auf dieses Urteil Schlüsse und Theorien aufrichten. Doch davon später noch.

Den klarsten Blick in die Verhältnisse gibt uns vielleicht die folgende Überlegung.

Würden nach Stahl's Hypothesen (und die heutige Schutzmittelwertung stimmt hier mit Stahl überein) plötzlich alle Pflanzen ihrer „Schutzmittel“ (Stacheln, Geruch, Geschmack u. s. w.) entkleidet, so müsste konsequent zuerst die phytophage „omnivore“ Tierwelt einen mächtigen Aufschwung nehmen, dann müssten die Pflanzen ihr, zumindest teilweise, schutzlos erliegen, untergehen.

Meiner Überzeugung nach träte gerade das Gegenteil ein. Ungezählte Tausende von Tierarten, die heute an einem bestimmten Pflanzengeschmack angepasst sind, würden durch das Verschwinden desselben in ernste Existenzgefahr kommen.

Wie hoch ist also kosmisch ein „Schutz“ zu werten, der bei seinem Aufhören mehr Feinden das Leben kosten würde als Zeit seines Bestehens!

Die Frage, wie Stahl gerade von der unrechten Seite in die Schutzmittelfrage kam, ist leicht gelöst. Stahl war Botaniker. Gerade zu seiner Zeit nahmen ökologische Studien, nahm das Studium der Pflanzenschutzmittel gegen Klimaungunst mächtigen Aufschwung. Was lag der Botanik näher als den belebten Faktor der feindlichen Tierwelt in gleicher Weise zu behandeln, wie sie den unbelebten Faktor des feindlichen Klimas so ergebnisreich behandelt hatte. An der Pflanze mussten sich Schutzmittel gegen schädliche Klimaeinflüsse — durch Untergehen der „ungeschützten“ Formen — ausbilden. Viele dieser Klimaschutzmittel waren zweifellos zugleich auch gegen Tiere wirksam — die gleiche Basis für beide war scheinbar gegeben.

Dennoch aber müssen die Einflüsse der unbelebten Natur von denen der höherstehenden belebten prinzipiell scharf gesondert werden. Gegen Klimawirkung ist ein einseitiger Schutz möglich; das Klima ist ja keiner Gegenanpassung zur Überwindung des Schutzes fähig. Anders das Tier. Dessen Existenz ist an die Möglichkeit einer Gegenanpassung, einer Überwindung des Schutzes mit unerlässlicher Bedingung gebunden. Gegen das Klima gibt es demnach einseitigen Schutz; gegen die Tierwelt hingegen gibt es nur ein gegenseitiges Abfinden, ein großes, aber nie allzugroßes Tributzahlen, eine reziproke Anpassung, die sich automatisch nivelliert.

Dieses Grundprinzip übersahen die botanischen Forscher, als sie einseitig nach den Schutzmitteln der Pflanze fahndeten.

Sicher gibt es solche, aber ihre Rolle ist nie und nimmer jene, die man ihnen zuteilte.

#### V. Kritik der Grundlagen der Hungerhypothese. — Unzulänglichkeit der menschlichen Sinne bei Beurteilung des unendlich vielfältig differenzierten Phytophagengeschmackes.

Auf der neuen Basis werden sich etliche weitere, aus der Arbeit Stahl's entspringende Fragen leicht und klar lösen lassen.

Als erste: Wie kam Stahl zu der Annahme des allgemeinen, ewigen Hungers der gesamten „omnivoren“ — besser gesagt nicht-spezialisierten — Phytophagen?

Er fing unter (vom Schneckenstandpunkt) günstigen Umständen, an pflanzenreichen Wiesengraben u. dgl., omnivore Schnecken.

Zuhause angelangt, setzte er ihnen mancherlei vor. Leider fast nur Dinge, die ihnen in der Regel weder im pflanzenreichen Wiesengraben noch sonst irgendwo in der Natur frei zugänglich sind.

Weinbergschnecken erhielten Kartoffelscheiben, frische Wurzeln von Möhren.

*Helix hortensis* erhielten Möhrenwurzeln und Salatblätter, *Arion empiricorum* Kartoffelscheiben, *Limax agrestis* Scheiben von einem jungen Kürbis. Die Tiere verzehrten am ersten Tage auffällig viel davon, am folgenden unverhältnismäßig wenig. Das ist der Beweis für die Hungrigkeit in Freiheit, der Beweis für den permanenten Hunger der Omnivoren.

Stahl bemerkt indes selbst hierzu: „... So wird man denn auch ganz andere Resultate erhalten, wenn man die Schnecken nicht mit mildsaftigen, zarten Teilen von Kulturpflanzen (Möhren, Kartoffeln, Kürbis, Obst, Salat, Kohlblätter u. s. w.), sondern mit Pflanzen ihrer Heimatsstandorte füttert<sup>24)</sup>.“

Er zieht aber keinen Schluss aus dieser Erkenntnis. Er weicht der Tatsache, dass die Schnecken ja auch an ihrem Standorte ihnen

24) Stahl, S. 19.

zusagende Nahrung in Fülle haben müssen und es nur gilt, diese zu finden, aus.

Man gestatte mir ein triviales Gleichnis zu obigen Fraßproben. Ein Kind aus gutem Hause, das Hunger nie gekannt, wird in einen Konditorladen geführt mit der Erlaubnis, von den vorhandenen Süßigkeiten nach Lust unbeschränkt wählen zu dürfen. Wird es nicht im Normalfalle am ersten Tage eine unverhältnismäßige Quantität des Gebotenen zu sich nehmen, am zweiten aber zumeist auffällig wenig?

Man kann nun jedem Gleichnis vorwerfen, es linke. Aber auch Stahl hebt ganz ausdrücklich die große Vorliebe der Schnecken für süßschmeckende Pflanzenteile bezw. überhaupt für Süßigkeiten, die sie allen „Schutz“ der betreffenden Pflanzen überwinden lässt (vgl. die auf S. 30 und 31 seiner Arbeit verzeichneten Versuchsergebnisse mit *Mnium affine*, *Bryum roseum* u. s. w.) hervor. Bei der Schnecke wie beim Kind haben wir also ein Vorlegen ungewohnter „Süßigkeiten“, die, obgleich sie nicht die normale Nahrung darstellen, dennoch selbst noch bei ziemlich gesättigtem Zustande zu einem ausnahmsweisen Mehrgenuss verleiten. Hieraus aber auf wirklichen, durch Mangel verursachten Hunger und gar auf einen permanenten Hunger aller Omnivoren schließen zu wollen, ist unzulässig.

Von einem effektiven Hunger hätte sich Stahl nur dann überzeugen können, wenn er den gefangenen Schnecken ihre normale, natürliche Nahrung vorlegte und feststellte, dass sie unmittelbar nach dem Fange bedeutend größere Quantitäten von dieser zu sich nahmen, als bei allen späteren Mahlzeiten. Das geschah indes nicht.

Noch eine Frage tritt zur Erledigung heran: die nach der Geschmacksrichtung der Schnecken und nach der Möglichkeit, diese Geschmacksrichtung mit unseren Sinnen zu erforschen und richtig zu beurteilen.

Der Schwerpunkt der Versuche Stahl's liegt in dem Verfahren der „Auslaugung“ zur Feststellung der Wirksamkeit „chemischer Schutzmittel“. „Die Pflanzen oder Pflanzenteile wurden meist einige Zeit in Alkohol gekocht, darauf an der Luft bis zum Verschwinden jeder Spur des Alkoholgeruches getrocknet und nachher im Wasser zum Aufquellen gebracht. Bei den Versuchen wurden von jeder Tierart einige Exemplare zusammen in je eine mit einer Glasplatte zugedeckte Kristallisierschale gebracht und von den ausgelauten und frischen Pilzen“ — bei anderen Pflanzen befolgt Stahl den gleichen Vorgang — „gleich große Fragmente hineingelegt“.

Der Prozess der Auslaugung entfernt eine Anzahl von Stoffen aus dem Pflanzenkörper, die der Träger abwehrender Gerüche oder Geschmacksbesonderheiten, eben der sogen. „chemischen Schutz-

mittel“ der Pflanze, sind. Die Pflanze verändert Geschmack und Aussehen, ersterer wird indifferent, letzteres schlaff.

Sollen wir auf Grund einfacher Überlegung das Versuchsergebnis ohne weiteres prophezeien?

Wir werden sagen müssen: ein an den Geschmack der lebenden Pflanze angepasster Spezialist wird die so behandelte Pflanze ablehnen oder doch gegen die normale zurückstellen; ein anderer Nahrung angepasstes Tier wird beide Pflanzen nur im Hunger angehen und wird dann wahrscheinlich naturgemäß jener Pflanze den Vorzug geben, die in Konsistenz und Geschmack seiner Normalnahrung relativ noch am nächsten kommt, ihn zumindest nicht durch Gefühl, ungewohnten Geruch oder Geschmack abschreckt. Das dürfte nun nach unserer Kenntnis von der angestammten Schneckenahrung wohl zumeist die getötete, ausgelaugte, schlaffe, gekochte Pflanze sein. Einen besonderen Wert aber könnten wir auch einem gegenteiligen Versuchsergebnis kaum beimessen, da das Tier in der ausgelaugten Pflanze ja möglicherweise irgendeinen ihm widerwärtigen, durch den Prozess der Auslaugung entstandenen Faktor finden kann, der ihm noch stärkere Unlust einflößt als die Faktoren in der lebenden Pflanze; oder durch das Auskochen kann ein ihm zusagender anderer Faktor entfernt worden sein, während die abwehrenden blieben. Das Verfahren ist viel zu primitiv um einen Einblick zu gestatten; es zerlegt die Faktoren nicht.

Alle noch so sehr variierten Versuche nach dieser Richtung hin — und Stahl's Ausführungen bringen unleugbar eine Fülle des Interessanten aus dem Gebiete der Pflanzenmorphologie und Physiologie — werden unserer Erkenntnis kaum Neues anfügen. Die letzten Ursachen und die Wirkungsweise der chemischen Schutzmittel sind unserer Erkenntnis verschlossen, und was wir mit unseren plumpen, ganz anders gebauten Sinnen und darauf gegründeten Versuchen wahrzunehmen vermögen, berechtigt uns zu keinem Urteil. Denn es hat im Grunde nicht mehr Wert als jene einfachen Selbstverständlichkeiten, die wir bei der Abwehr des Großtiers und bei den mechanischen Schutzmitteln kennen gelernt haben: Alles, was dem für jede einzelne Tierart anderen individuellen Geschmacke entspricht (es mag für uns rauh, ekelhaft und giftig sein), wird angenommen, ja gefordert; alles was diesem für jede Tierart anderen Geschmacke nicht entspricht (es mag uns noch so verlockend dünken), wird abgelehnt.

Aus der Erfahrungstatsache, dass die „geschütztsten“ Pflanzen gerade so gut mit angepassten Tieren besetzt sind, wie die am wenigsten geschützten, aus der Tatsache der fast allgemein zum Ausdruck kommenden Spezialisierung ergibt sich unausweichlich auch die Tatsache krasserer Geschmacksverschiedenheiten in der Tierwelt. Müssen wir aber mit Tausenden von Individualgeschmacks-

richtungen, die tausendfach gegeneinanderlaufen, rechnen, so ergibt sich das Verfehltete einer einheitlichen Beurteilung aller Schutzmittel nach einem einzigen Geschmacks von selbst. Es wäre auch dann noch verfehlt, wenn dieser einzige Geschmack ein richtiger Phytophagengeschmack und nicht der diesem völlig fremde Menschen- geschmack wäre.

Es gibt eben infolge der überall vortretenden Spezialisierung überhaupt keinen einheitlichen Geschmack und damit auch keine einheitlichen, chemischen Abwehrmittel und keine einheitliche Erforschung solcher.

Was an den schönen Versuchen Stahl's in Erscheinung tritt, ist leider nichts als ein dunkles, undifferenziertes Bild etlicher Faktoren, die mutmaßlich mitwirken, um hungrigen Aphylophagen (Nicht-Krautfressern oder doch Nicht-diese-Kräuterfressern) das Verzehren ihrem Geschmacks fremder Pflanzen in höherem oder geringerem Grade zu verleiden.

Vielleicht sind diese Worte ein wenig hart. Vielleicht gehen sie ein wenig ins Extrem. Doch sind sie mir von den ineinandergreifenden Überlegungen so diktiert worden und sollen der Hochachtung vor dem verdienstvollen Forscher und seiner wertvollen Arbeit nicht den mindesten Eintrag tun. Vielleicht wird ein Späterer nachweisen, dass auch ich irgendwo im Irrtum bin.

Ein Blick auf jene wenigen Pflanzen, die Stahl in der Natur von Schnecken angegriffen fand, zeigt uns übrigens die Unwirksamkeit so manches „Schutzmittels“.

*Helix hortensis*<sup>25)</sup> (Stahl, S. 23) benagte im Freien *Galium aparine*, obgleich *Galium* die von Stahl so hoch bewerteten Rhabdiden führt (S. 98).

*Helix (Eulota) fruticum* hatte ein junges Grasblatt (geschützt durch Verkieselung der Zellhäute!) angegriffen.

*Helix pomatia* befraß dortselbst „*Achillaea millefolium*, *Galium aparine*, *Urtica dioeca* und besonders *Chaerophyllum temulum*“.

*Helix arbustorum* fraß an *Sisymbrium alliaria*, *Geum urbanum*, *Ballota nigra*, *Chaerophyllum temulum* und *Aegopodium podagraria*. Es ist leicht, an jeder dieser Pflanzen zumindest ein „Schutzmittel“ — zuweilen sogar mehrere, sehr hoch bewertete — nachzuweisen.

Allerdings bleibt hier, zumindest für manche Fälle, immer noch eine von Stahl übersehene Möglichkeit: das Benagen der genannten Pflanzen galt vielleicht gar nicht diesen, sondern darauf angesiedelten Pilzen.

*Helix pomatia* nimmt Brennesseln auch in Gefangenschaft gern; Lang verfüttert dürres Hopfenlaub an seine Helices und auch

25) Weiter oben ist diese Art (nach Lang) als überhaupt nicht blattfressend gekennzeichnet worden.

Simroth erwähnt den Hopfenfraß als Beleg für unwirksame Abwehr.

Die Beispiele ließen sich vermehren; ich möchte indes nur noch eines, durch die daraus gezogenen Schlussfolgerungen besonders interessantes, vorbringen.

*Helix arbustorum* und *Helix pomatia* (Stahl, S. 23) fraßen im Freien an *Chaerophyllum temulum*, einer borstig behaarten, scharfsaftigen Giftpflanze (S. 59, 62, 105). Dass letztere Pflanze auch in Gefangenschaft von einer Reihe Schneckenarten (*Limax agrestis*, *Ariou empiricorum*, *Helix pomatia*, *arbustorum*, *fruticum*, *hortensis*) angenommen wurde, wogegen etliche glatte Umbelliforenarten viel weniger Zuspruch fanden, veranlasst Stahl zu folgenden Erklärungsversuchen (S. 62): „... Aus allen diesen Versuchen können wir die wichtige Regel ableiten, dass Pflanzenteile, welche den Schnecken dank der glatten Oberfläche und weichen Beschaffenheit leicht zugänglich sind, diesen Tieren wegen der Beschaffenheit ihrer Säfte widerstehen und dass umgekehrt die Pflanzen, deren Geschmack den Schnecken zusagt, durch mechanische Schutzmittel diesen Tieren schwer zugänglich gemacht sind.“

Ohne diese Folgerungen von vornherein als auf allzu schwanker Basis beruhend abzulehnen, ergibt sich für uns ein schwerer sachlicher Einwand in dem Umstand, dass die scharfen Säfte der von Stahl genannten borstenhaarigen Umbelliferen *Heracleum sphondylium* und *Chaerophyllum temulum* kaum „besser“ schmecken als die der von ihm genannten glatten Arten, z. B. von *Bupleurum rotundifolium*.

Gezwungen, sich mit derartigen Tatsachen auseinanderzusetzen, gerät Stahl auf einen für seine ganze Theorie gefährlichen Ausweg.

(S. 62) „... Ist eine Pflanze gut mechanisch geschützt — etwa mit reichem Borstenüberzug versehen — so wird sie höchstwahrscheinlich der Beschaffenheit ihrer Säfte nach den Schnecken zusagen, wenn auch diese Säfte auf unserer Zunge eine unangenehme Geschmacksempfindung hervorrufen mögen, wie bei *Chaerophyllum temulum*, *Heracleum sphondylium*. Der Geschmack dieser Tiere fällt eben mit unserem nur teilweise zusammen.“

Hier gelangt Stahl von selbst auf jenen Punkt, den wir bereits oben berührten. Und wieder zieht er leider nicht die Konsequenzen.

Er hätte sagen sollen:

Wenn der Geschmack der Schnecken mit unserem nicht zusammenfällt, dann bricht ja die ganze auf menschlichen Geschmack und Beurteilungsvermögen allein auf-

gebaute Theorie der chemischen Schutzmittel in sich zusammen.

Wenn stark und schwach, scharf und mild, angenehm und widerwärtig in Geschmack und Geruch bei der Schnecke anders ist als bei uns, dann fehlt unseren Sinnen ja von vornherein der Maßstab für das, was auf eine Schnecke wirken könnte und wie es wirken könnte.

Und damit ist das nach menschlichen Sinnen beurteilte chemische Schutzmittel außer Gefecht gesetzt.

Doch bringen wir unsere Ausführungen zum Abschluss. Wir haben beleuchtet und mit Beispielen belegt, was uns verfehlt dünkte und überlassen das Urteil dem, der unseren Ausführungen folgte.

Die einseitige Fragestellung: Wodurch sind die Pflanzen vor der Vernichtung seitens der Tiere geschützt? — hat sich gerächt.

Sie hinderte Stahl — gegen seine eigene bessere Erkenntnis — die angestammte Ernährungsweise der Schnecken richtig in Rechnung zu stellen. Sie diktierte ihm am Schlusse seiner Ausführungen über den Pilz-, Algen-, Flechten- und Pflanzenmoderfraß der Schnecken die eigenartigen, in kühnen Trugschluss ausklingenden Worte:

(S. 26) „Man könnte aus der Tatsache, dass viele Schnecken sich ganz vorwiegend von abgestorbenen Pflanzenteilen ernähren und den lebenden Pflanzen keinen oder nur geringen Schaden zufügen, vielleicht folgern wollen, dass die weiter oben in den Vordergrund gestellte Wichtigkeit und Notwendigkeit des Schutzes der Pflanzen gegen Schneckenfraß mindestens stark übertrieben sei. Dem ist nun nicht so; im Gegenteil geht aus diesen Tatsachen die Notwendigkeit des Schutzes mit Evidenz hervor. Die schwächeren *Helices* verzehren tote Pflanzenreste mit Vorliebe, nicht etwa weil sie ihnen eine reichere Nahrung bieten, sondern weil gewisse Substanzen, welche ihnen die lebenden Teile ungenießbar oder schwer genießbar machten, aus den abgestorbenen Geweben entweder ganz verschwunden oder in denselben doch nur noch in geringeren Mengen enthalten sind<sup>26)</sup>.“

Aus diesen Überlegungen ergab sich dann von selbst die Irrlehre von dem ewigen Hunger der „Omnivoren“, denen in der Natur permanent die ihnen völlig zusagende Nahrung fehlen sollte.

## VI. Zusammenfassender Überblick.

Ich weiß nicht, ob es mir gelungen ist, trotz der ein wenig lang geratenen Erörterung in all das Gesagte jene durchsichtige Klarheit zu legen, die mir vorschwebte.

26) Sperrdruck von mir.

Für alle Fälle möchte ich kurz und übersichtlich die Hauptpunkte rekapitulieren.

1. Das Verhältnis der Pflanzenwelt zur Tierwelt ist kein einseitiges Schutzverhältnis, sondern eine ineinandergreifende, gegenseitige Anpassung und muss als solche betrachtet werden.

2. Die Frage: „Durch welche Mittel ist die Gesamtheit der Pflanzen vor der Zerstörung durch die Tierwelt geschützt?“ kann demnach in allgemeiner Form mit Berechtigung gar nicht gestellt werden. Wird sie gestellt, so lautet die einzige Antwort: durch das Gleichgewicht im Naturganzen, das durch gegenseitige Anpassung dauernd sich selbst reguliert, das jeder Pflanzenart soviel Opfer zudiktirt als sie ohne Bestandesgefahr leisten kann.

3. Die Einzelpflanze aber ist vor dem Angriffe der Phytophagen durch die Spezialisierung der letzteren geschützt. Sie entspricht nur dem Geschmacke einiger ihr angepasster Tiere, dem Geschmacke aller übrigen aber bleibt sie fremd und wird von ihnen freiwillig nicht angegriffen. Borsten, Geruch, Säuren u. dgl. haben mit diesem individuellen Tiergeschmack im Normalfall nichts zu tun. Die „geschütztsten“ Pflanzen ernähren durchschnittlich nicht weniger Spezialisten als die ungeschützten.

4. Schutzmittel treten demnach in bedingte Wirksamkeit erst dann, wenn ein Tier eine ihm nicht angepasste Pflanze zu befallen gezwungen ist, also im Ausnahmefall. Über die Wirkungsweise dieser Abwehrmittel und deren Wertung fehlt uns aber jedes sichere Urteil, da uns die Sinnesorgane und die Geschmacksabschätzung der Tiere fehlen. Eine einheitliche Beurteilung von Abwehrmitteln ist logisch auch schon darum nicht möglich, weil jedes Tier seinen besonderen Geschmack hat, daher ein und dieselbe Eigenschaft eine Anzahl Tiere abstößt, eine Anzahl anderer dagegen anlockt (Prinzip der Spezialisierung). Lediglich die Wirksamkeit einiger der größten Abwehrmittel der Pflanzen gegen umherschweifende, phytophage Großtiere ohne feiner differenzierte Geschmacksausbildung vermögen wir mit unseren Sinnen ungefähr zu beurteilen (Stacheln, Gifte u. s. w.); aber auch hier zeigen uns zahlreiche Ausnahmen die Unverlässlichkeit unserer Urteile.

5. Es ist unwahrscheinlich, dass es (unter den phytophagen Kleintieren) nichtauswählende Allesfresser gibt. Die Phytophagen der Jetztzeit tragen das Gepräge hoher Spezialisierung.

6. Eine permanente Unterernährung, ein ewiger Hunger aller (hypothetischen) „Omnivoren“ ist undenkbar. Diejenige Tierart, die in den langen Zeitläuften ihres Werdens und Bestehens keine ihr voll zusagende Pflanze hätte finden und sich ihr dauernd hätte anschließen (also spezialisieren) können, wäre längst untergegangen.

7. Die Schnecken sind keine typischen, erdgeschichtlich alten Krautfresser; sie eignen sich daher zu kritischen Phytophagiastudien (in unserem Sinne) überhaupt nicht.

Mögen die vorangehenden Ausführungen dazu beitragen, die weit überschätzte Schutzmittelfrage auf ihre wahre Bedeutung zu restringieren und eine neue Basis zu bieten für eine künftige, kritisch-experimentelle Erforschung der Geheimnisse der Phytophagie.

In dieser Erforschung werden die Schlagworte „Kampf ums Dasein“ und „Schutzmittel der Pflanze gegen Tierfraß“ durch die Begriffe „ständiger Tribut der Pflanzen an die Tierwelt“ und „Spezialisierung der Tierernährung“ zu ersetzen sein.

Noch ein Wort sei mir gestattet.

Vielleicht ist mir im Verfolge der Darlegungen eines oder das andere der Worte schärfer geraten als es meine Absicht war. Für diesen Fall möchte ich die Versicherung aussprechen, dass ich überhaupt nur mit aufrichtigem Bedauern die herostratische Hand an die Arbeit eines der verdienstvollsten Botaniker der Gegenwart legte, dass meine Kritik auf jeden Fall nur dem Grundgedanken dieser Arbeit, nicht aber der mustergültigen wissenschaftlichen Durchführung derselben und noch weniger der Persönlichkeit des des hochgeschätzten gelehrten Autors, eines der Bahnbrecher biologischer Wissenschaft, gelten kann.

Lediglich das Interesse dieser selben biologischen Wissenschaft hat mich bewogen, der weiteren Ausbreitung einer heute noch allgemein geteilten Anschauung, die meiner Überzeugung nach auf erkenntnisverhüllende Abwege führt und führen muss, hemmend gegenüberzutreten.

## Die Frage über den Ursprung der Arachnoideenlungen aus den Merostomenkiemen (Limulus-Theorie).

Kritische Zusammenstellung der älteren und neuesten Literatur.

Von Dr. Nicolai Kassianow, Moskau.

(Fortsetzung.)

### 2. Wie man sich theoretisch das Einsinken des Lungenbeines vorstellen kann.

Bis jetzt haben wir im Anschluss an Kingsley und Purcell die Frage erörtert, wie die Kiemenblätter zu den Lungenblättern der jetzigen Arachnoideen werden konnten. Wie können wir uns aber die Veränderungen klar machen, welche sich infolge dieser Umwandlung der Kiemen an der Extremität selbst vollzogen haben? Aus den embryologischen Untersuchungen von Morin, 1887, 1888, Kishinouye, 1891 und Purcell, 1909, wissen wir, dass sich die

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: [34](#)

Autor(en)/Author(s): Heikertinger Franz

Artikel/Article: [Über die beschränkte Wirksamkeit der natürlichen Schutzmittel der Pflanzen gegen Tierfraß. Eine Kritik von Stahl's biologischer Studie „Pflanzen und Schnecken“ im besonderen und ein zoologischer Ausblick auf die Frage im allgemeinen. 81-108](#)