

Das Fundamentalprinzip der Spezialisierung in der Tierernährung und seine Auswirkungen auf die großen Werdehypothesen der Biologie.

Von Franz Heikertinger, Wien.

Es hat in der Biologie eine Zeit gegeben, die man die „Periode der Anpassungen“ nennen könnte. Sie ist gekennzeichnet durch das Streben, die oft verblüffend erhaltungsmäßigen Einrichtungen am Tier- und Pflanzenkörper mechanistisch-kausal als „Anpassungen“ aufzuzeigen, wobei der Begriff „Anpassungen“ im Sinne des Dettoschen Begriffes der „Ökogenese“ gefaßt war, also nicht als Zustand des Angepaßtseins, sondern als Vorgang des Angepaßtwerdens, der allmählichen Herausbildung, dergestalt, daß alle diese Erscheinungen von vorneherein als das schließliche Ergebnis einer mechanischen Auslese des Bestausgestatteten im Darwinschen Sinne angesehen wurden.

Das war der Hintergrund aller oder doch fast aller Untersuchungen in jener Periode. Es war nicht üblich, die theoretischen Grundlagen zu überprüfen. Es galt nur, durch Auffindung möglichst vieler und hübscher Einzelbeispiele solcher „Anpassungen“ vermeintliche Beweise für die Richtigkeit dieser Grundannahmen beizubringen und allfällige Widersprüche gegenüber den Tatsachenerfahrungen mit Hilfsannahmen zu überbrücken.

Jene Zeitperiode ist untergegangen. Das Interesse für diese Dinge ist allmählich erloschen; andere Richtungen der biologischen Forschung haben sie abgelöst: genetische, ökologische, tiersoziologische, zoogeographische, tierpsychologische usw.

Aber die Grundeinstellung jener Zeitperiode ist, etwas gemildert zwar durch die Nachwirkungen einstiger Kritik, in so mancher Arbeit von heute noch deutlich erkennbar¹⁾. Und diese Tatsache läßt es geboten erscheinen, erneut auf gewisse überaus bedeutsame ökologisch-physiologische Grundfragen einzugehen, auf Tatsachen und Einsichten hinzuweisen, die geeignet sind, gewissen Forschungsarbeiten eine grundsätzlich andere Richtung zu geben.

Ein Kapitel aus jenem Zeitalter der „Anpassungen“ sind die natürlichen Schutzmittel der Pflanzen gegen Tierfraß. Der Hintergrund, von dem sich das Problem damals abhob, war folgender: Es tobt ein Daseinskampf, den nur die bestausgestatteten Formen durchzustehen vermögen. Auch Pflanze und Tier kämpfen ihn aus, und nur jene Pflanzen können ihn überleben, die die Angriffe der Tierwelt wirksam abzuwehren vermögen. Eine Pflanze ohne

¹⁾ Es ist nur von wissenschaftlichen Arbeiten die Rede. Die populäre und halbpopuläre Literatur plätschert heute noch wie eh und je sorglos in diesen Dingen.

Schutzmittel wäre längst im Daseinskampf untergegangen. Es ist daher Aufgabe der biologischen Forschung, die Schutzmittel der Pflanzen zu untersuchen und darzulegen. Auf dieser Basis wurde in den Jahrzehnten um die Jahrhundertwende eine Reihe von Arbeiten veröffentlicht.

Soviel zur Vorgeschichte des Problems. Ein Eingehen auf Einzelheiten verwehrt der beschränkte Raum. Wir wollen nun diese Richtung kurz verlassen und uns Tatsachenerfahrungen zuwenden, die diese Grundlagen in ein anderes Licht rücken.

Die Nährpflanzenwahl der Tiere.

Tiefere Einsichten in Grundprobleme müssen in vieljähriger Eigenarbeit auf engen Spezialgebieten errungen werden. Mit je weniger Vorurteilen, je unabhängiger diese Arbeit begonnen und durchgeführt wird, um so wertvoller wird ihr Ergebnis sein. Die auf solchen engen Spezialgebieten gewonnenen Grunderkenntnisse können aber einem Außenstehenden nur dann überzeugend vermittelt werden, wenn der Autor den Leser gleichsam an der Hand nimmt und ihn von Anfang an schrittweise durch alle jene Tatsachen und Einsichten führt, die den Autor selbst zu jenen Erkenntnissen hingezwungen haben. Denn jeder kommt seinen eigenen Weg, aus einer anderen Richtung, bepackt mit bewußten und unbewußten Vorurteilen und angelerntem Vorauswissen. Er ist weder geneigt noch vorbereitet, den andern ohneweiters zu verstehen. Die Notwendigkeit dieser persönlichen Führung mag es rechtfertigen, wenn im folgenden eigene Untersuchungen in den Vordergrund gestellt werden. Räumliche Beschränkung läßt weder ein Eingehen in die vorhandene Literatur noch ein reicheres Vorführen von Tatsachenbeweisen zu.

Das Problem der Nährpflanzenwahl der Tiere habe ich weder gesucht noch ist es mir zugewiesen worden. Ich lege Wert auf diese Feststellung. Tatsachen, auf ganz anderem Arbeitsgebiete gewonnen, haben mich zu ihm hingeführt, ohne Vorauswissen, ohne Vorurteil. Jahrelang ausgedehnte Vorarbeiten, insbesondere Freilanduntersuchungen, zu einer systematisch-klassifikatorischen Monographie der Schädlingsgruppe der Halticinen (*Coleoptera, Chrysomelidae*), begonnen im Jahre 1905, verschafften mir klare Einsicht in das Verhältnis dieser Käfergruppe zu den Pflanzen und damit die Erkenntnis: Die über die Nährpflanzen der Halticinen in der Literatur vorhandenen Angaben waren ein unentwirrbares Gemisch von Wahrem und Falschem, in der vorliegenden Form für ein sicheres wissenschaftliches Urteil unbrauchbar. Gewiß mochte die größere Hälfte der Angaben zutreffen, und für die Zwecke einer groben praktischen Orientierung mochte das hinreichen; aber zur Ermittlung eines wissenschaftlichen Prinzips der Tierernährung waren diese Literaturangaben unbrauchbar, ja irreführend, denn die vielen Fehlangaben täuschten für die einzelnen Arten einen weit größeren Nahrungskreis vor, als er ihnen in Wirklichkeit zukam.

Ich erinnere nur wieder an das Schulbeispiel der *Haltica oleracea*. Es gab kaum eine Kulturpflanze, von der sie nicht als Schädling genannt worden war: von Cruciferen so gut wie von Chenopodiaceen, Papilionaceen, Fagaceen,

Cannabaceen, Rosaceen, Linaceen, Solanaceen usw. Und als ich schließlich festgestellt hatte, daß sie ein Spezialist an Oenotheraceen ist, der außerdem nur an Pflanzen einiger weniger anderer Gruppen lebt, keinesfalls aber auch nur eine der oben genannten Pflanzen ernsthaft angeht, da hatte ich mich des Angriffs jener zu erwehren, die altvertraute Irrtümer gegen mich in Schutz nehmen zu müssen glaubten.

Als Grundprinzip der Halticinenernährung hob sich klar und scharf die enge Spezialisierung der einzelnen Arten auf bestimmte Pflanzenarten heraus. Die Spezialisierungsweite kann schwanken, nie aber verliert oder verwischt sich das Prinzip der Spezialisierung an sich.

Als Spezialisierungsbild der einheimischen Halticinen ergab sich nach jahrzehntelangen Untersuchungen in runden Zahlen ausgedrückt Folgendes: 40 Arten hatte ich auf nur je einer Pflanzenart angetroffen (Monophagie)¹⁾, 30 Arten auf Pflanzenarten nur einer einzigen Gattung (engere Oligophagie), 40 Arten auf Pflanzenarten verschiedener Gattungen, aber gleicher Familie (weiter gefaßte Oligophagie), doch nur 6 Arten, die von mir auf Pflanzen verschiedener Familienzugehörigkeit nachgewiesen werden konnten (Polyphagie, die aber immer auf ganz wenige Pflanzenfamilien beschränkt blieb, so daß sich auch diese Ausnahmefälle klar als Fälle einer erweiterten Spezialisierung darstellten). Etwas wie Pantophagie (Allesfressertum, Omnivorie, wenn auch nur hinsichtlich grüner Pflanzenblätter) gibt es unter den Halticinen nicht.

Was von den Halticinen gezeigt wurde, gilt auch von den übrigen Gruppen der Phytophagen. Klar tritt dies allerdings erst dann heraus, wenn das vorhandene Literaturbild durch Freilandbefahrungen streng kritisch gesichtet und korrigiert wird. Die Forderung nach „experimenteller“ Prüfung genügt hier nicht; Fütterungsversuche im Käfig sind nur sehr bedingt beweiskräftig. Allzu leicht nimmt das gekäftigte Tier aus Hunger oder sonstigen Beweggründen Stoffe auf, die es im Freileben nicht freiwillig als Nahrung wählen würde. Hiedurch wird der ermittelte Nahrungskreis weiter gezogen als es dem Freileben entspricht, das enge Spezialisierungsbild wird verfälscht. Genaue Feldforschungen liegen beispielsweise vor über die artenreichen Kleinrüsselkäfergruppen der Apioninen und Ceuthorrhynchinen²⁾. Sie zeigen Spezialisierung in engem Rahmen als feste Regel. Von den blattminierenden Insekten, die sich besonders aus den Ordnungen der Fliegen, Käfer und Kleinschmetterlinge rekrutieren, sagt M. Hering, die meisten Arten seien „monophag, d. h. daß sie nur an einer bestimmten Pflanzengattung, zuweilen sogar nur an einer Art dieser Gattung, vorkommen. Daneben gibt es eine ganze Anzahl von Arten, die mehrere Gattungen der gleichen Pflanzenfamilie befallen; sie bezeichnet man als oligophag. Endlich treten einige wenige Arten

¹⁾ Hinsichtlich der Monophagie strengen Wortsinns ist zu bemerken, daß hier insofern der Zufall eine Rolle spielen mag, als bei Vorhandensein einer reicheren Zahl von Pflanzenarten der gleichen Gattung am Standort manche Käferart vielleicht in die zweite Gruppe (engere Oligophagie) rücken würde.

²⁾ Arbeiten von Hans Wagner, Koleopt. Rundschau 26, 1941, 41—66; 28, 1942, 1—28, 125—141; 30, 1944, 125—142.

wahllos an den verschiedensten Pflanzenfamilien auf; man nennt sie polyphag“ (Hering 1935).

Bis auf einen kleinen Unterschied in der Bezeichnungsweise decken sich diese Feststellungen mit meinen Untersuchungen an Halticinen. Leider besteht hinsichtlich der Bezeichnungsweise der Stufen der Phagie keine Einheitlichkeit unter den Autoren. Als „Monophagie“ wird das eine Mal die Beschränkung auf nur eine Pflanzenart, das andere Mal die Beschränkung auf eine Pflanzengattung bezeichnet. Ganz besonders unsicher ist aber die Bezeichnung „Polyphagie“, die sowohl für das gebraucht worden ist, was oben als „engere Oligophagie“ (Beschränkung auf die Arten einer einzigen Gattung) bezeichnet worden ist, wie auch für das, was man klar als „Pantophagie“, Allesfressertum, bezeichnen müßte. Diese starke Verschiedenheit des Wortgebrauches ist wohl zu beachten, wenn aus vorhandenen Angaben richtige Schlüsse gezogen werden sollen. Um nur ein Beispiel anzuführen: In dem grundlegenden Werke von K. Escherich, Die Forstinsekten Mitteleuropas, Bd. V, wird der größte Teil der Schlupfwespen als „polyphag“ bezeichnet, was als ein Widerspruch gegen das hier aufgestellte allgemeine Spezialisationsprinzip in der Tierernährung gedeutet werden könnte. Es handelt sich jedoch nur um eine Verschiedenheit der Bezeichnungsweise, denn aus dem weiteren Text ergibt sich, daß unter dieses „polyphag“ auch die Spezialisierung auf Wirte aus nur einer einzigen Gattung oder einer einzigen Familie fällt und daß die meisten parasitischen Hymenopteren in diese Gruppe fallen, also eng und scharf auf bestimmte Wirtstiergruppen spezialisiert sind. Das gleiche Spezialisationsprinzip zeigt ein Blick in die Welt der gallenbildenden Insekten (Ross 1911).

Auf weitere Beispiele gleichsinniger Art hinzuweisen ist an dieser Stelle weder möglich noch erforderlich. Der Zoologe findet Belege dafür in allen hinsichtlich der Ernährungsweise tiefer durchgearbeiteten Tiergruppen, und zwar nicht nur in den phytophagen, sondern auch in den zoophagen. Ich erinnere nur an die engen Nahrungsspezialisierungen gewisser tierischer Parasiten, räuberischer Grabwespen usw. usw.

In dem übersichtlichen Werk von R. Hesse (1943), ist eine Fülle solcher Spezialisierungen vorgeführt, allerdings mit dem Ergebnis, daß hinter der Flut von Einzelheiten das Grundprinzip unbemerkt untertaucht und die zwingenden Schlußfolgerungen unterbleiben¹⁾.

Fälle engster Ernährungsspezialisierung sind somit zahllos und allbekannt. Nicht allbekannt aber und immer wieder unberücksichtigt gelassen ist die Erkenntnis, daß Spezialisierung das Grundprinzip der Tierernährung

¹⁾ Etliche Zitate aus Hesse, Tierbau und Tierleben (S. 319): „Von den Raupen der deutschen Großschmetterlinge... fressen:

Zahl der Nährpflanzen	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Zahl der Kostgänger	132	53	57	38	23	15	14	11	5	9	10	5

Von den Raupen von 136 Arten von Miniermotten (Coleophoridae) sind 99 an eine Art Nährpflanze gebunden, 35 an einige wenige und nur 2 sind weniger wählerisch.

Von den Schildläusen des Mittelmeergebietes:

Zahl der Nährpflanzen	1	2	3	4	5	6	7
Zahl der Kostgänger	139	32	25	6	15	2	4

überhaupt ist, die Basis, von der alle Beurteilungen in diesen Problemen primär auszugehen haben, eine Erkenntnis, die der gesamten Naturauffassung eine andere Richtung gibt.

Die Autoren des Zeitalters der Anpassungen sind vom Gegenteil, von der Omnivorie, ausgegangen. Die Bedrohung aller durch alle galt als Norm. Auf die gesamte Pflanzenwelt stürmte eine hungrige Tierwelt los, angreifend und überwältigend, was sich nicht wehrte. Spezialisierung, ja, das war auch da. Aber das waren Sonderfälle, „Anpassungen“, die mehr wie hübsche Merkwürdigkeiten besprochen wurden, die aber keinesfalls das Maß aller Dinge sein konnten. Auf dieser Grundauffassung ruht unvermerkt die Einstellung vieler derselben Bücher, in denen gleichzeitig eine erdrückende Fülle von Spezialisierungsbeispielen vorgeführt wurde.

Nur ein Beispiel hierfür. Mitten unter den vielen schönen Spezialisierungsbeispielen in Hesses Buch (II, 317) findet sich die Mitteilung, daß „sich die Larve des Erdflöhs *Aphthona pallida* auf Geranien beschränke“. Wie eine bemerkenswerte Besonderheit steht dies da, wie ein seltener Einzelfall. Und doch verhält sich der genannte Käfer nicht im geringsten anders als alle seine hundert Gattungsgenossen, von denen jeder eine ebenso klare Spezialisierung auf bestimmte Pflanzen aufweist. Und die Gattung *Aphthona* selbst verhält sich nicht anders als alle die Tausende von Halticinenarten der Erde, die sich nach genau dem gleichen Spezialisierungsprinzip ernähren. Die namentliche Anführung einzelner Arten führt zu einer völlig unrichtigen Anschauung über Umfang und Bedeutung des Spezialisierungsprinzips.

Der Laie mag vielleicht geneigt sein, die Geltung des Spezialisierungsprinzips für das gesamte Tierreich unter Hinweis auf eine Ernährungsweise in Zweifel zu ziehen, die ihm typisch „omnivor“ erscheint. Er wird auf Alltagserscheinungen, wie das Schwein, den Bären und eine Reihe anderer Tiere, schließlich auch auf den Menschen selbst, hinweisen. Aber auch das sind keine „Omnivoren“. Es sind Spezialisten auf eine Mischnahrung aus nährstoffreichen Naturprodukten, die zum Teil dem Pflanzenreich, zum Teil dem Tierreich entstammen: aus Früchten, Fleisch u. dgl. Diese Stoffe bilden zusammen eine verwandte Nahrungsgruppe, die wir durch das ganze Tierreich verfolgen können¹⁾. Daß die obengenannten Tiere keine „Omnivoren“ sind, wird sofort klar, wenn man einem dieser vermeintlichen „Omnivoren“ zumuten wollte, sich ausschließlich von Gras oder Baumblättern zu ernähren.

Die Schutzmittel der Pflanzen gegen Tierfraß.

Von der Einsicht in die Geschmacksspezialisierung der Halticinen aus führte mich nun eines Tages die zufällige Frage eines Fachbotanikers in das Problem der Schutzmittel der Pflanzen gegen Tierfraß. Er fragte, ob sich unter den Halticinennährpflanzen auch Umbelliferen befänden. Auf meine Verneinung meinte er, die seien eben durch ätherische Öle geschützt.

Damals — vor etwa 40 Jahren — hakte sich das Wort „geschützt“ in mein Denken ein. Bislang hatte ich die glaubhaften Dinge, die über die natür-

¹⁾ Ich erinnere nur an die Klasse der Vögel, in denen die auf Früchte- und Kleintiernahrung spezialisierten „Weichfresser“ den Körnerfressern gegenüberstehen.

lichen Schutzmittel der Pflanzen vorgebracht wurden, bedenkenlos zur Kenntnis genommen. Nun aber standen mir mit einemmal eigene Felderfahrungen störend im Wege. Waren es wirklich die „Schutzmittel“, die die Nahrungswahl der Tiere lenkten?

Gewiß, die Umbelliferen besaßen scharf riechende und schmeckende Stoffe. Aber fanden sich Stoffe von gleicher Wirksamkeit nicht auch in anderen Pflanzengruppen, in Cruciferen, Geraniaceen, Labiaten usw., die trotzdem eine reiche Halticinenfauna ernährten? Verfügt die Euphorbiaceen nicht über giftigen Milchsafte, die Solanaceen über giftige Alkaloide, und waren doch typische Halticinennährpflanzen? Konnte es ein abwehrender ausgestattetes Gewächs geben als beispielsweise *Hyoscyamus niger*, das Bilsenkraut? Drüsenhaarig schmierig, widerlich riechend, bitter schmeckend, narkotisch scharf giftig — eine Musterkarte von Tierabwehr. Und dennoch nährte es nicht nur Halticinenarten verschiedener Größe und Verwandtschaftszugehörigkeit, so *Epithrix*-Arten (*pubescens*, *atropae*) und *Psylliodes*-Arten (*affinis*, *hyoscyami*), es verfügte offenkundig sogar über Anziehungsmittel von solcher Stärke, daß sich die Art *Psylliodes hyoscyami* entschlossen hatte, diese Pflanze als ihre alleinige Nährpflanze zu wählen und monophag an ihr zu leben, und dies in ganz Europa, von Schweden bis Nordafrika, von Irland bis Sibirien.

Nun konnte man allerdings einwenden und hat es getan, es sei verfehlt, zu verlangen, ein Schutzmittel müsse gegen alle Feinde wirksam sein; es genüge vollauf, wenn es einen Teil der Feinde abwehrt, damit den Befall vermindert und der Pflanze die Lebensmöglichkeit sichert. Die Schutzmittellehre werde durch die Aufzählung etlicher nicht abgewehrter Feinde nicht widerlegt.

Es ist nicht zu bestreiten, daß diese allgemein gebräuchliche Argumentation etwas Einleuchtendes hat. Doch nur so lange, als wir an der Fiktion festhalten, eine ungezählte Schar von Feinden wolle die Pflanze fressen und könne es nicht. Die Sachlage ändert sich mit einem Schlage durch die Erkenntnis, daß nur eine beschränkte Zahl von Tieren die betreffende Pflanze fressen will, eben ihre Spezialisten, und daß sich alle übrigen um diese Pflanze überhaupt nicht kümmern, weil ihr Tisch bei anderen Pflanzen vollauf gedeckt ist. Sie greifen die Pflanze nicht an, nicht weil sie nicht können, sondern weil sie nicht wollen.

Wollten wir den Fall der *Psylliodes hyoscyami* mit dem Schutzmittelprinzip verstehen, so müßten wir annehmen, alle anderen Gewächse hätten dieses Tier mit Schutzmitteln wirksam abgewehrt, nur der *Hyoscyamus* hätte dies nicht vermocht.

Man hat versucht, das Spezialistentum mit Organisationsverschiedenheiten der Tiere zu erklären. Aber auch das bleibt aussichtslos, wie ein tieferer Einblick in die Spezialisationsweisen erweist. Die *Psylliodes hyoscyami* hat eine äußerst nahe, ungefähr gleich große Verwandte, die *Psylliodes dulcamarae*, und diese lebt monophag an einer anderen Solanacee, dem *Solanum dulcamara*. Beide Tierarten sind gleich organisiert, und doch greift die *Ps. hyoscyami* das *Solanum* nicht an, und die *Ps. dulcamarae* kümmert sich nicht um den *Hyoscyamus*. Noch mehr. Die *Ps. hyoscyami* hat eine Schwesterart,

die in manchen Formen äußerlich kaum von ihr zu unterscheiden ist, und diese lebt weder auf *Hyoscyamus* noch auf *Solanum* noch auf irgend einer Solanacee, sondern ausschließlich auf Kompositen der *Carduus*- und *Cirsium*-Verwandtschaft. Ursachen für solche Geschmacksverschiedenheiten in morphologischen Verschiedenheiten des Tierkörpers zu suchen, wäre widersinnig. Ebenso widersinnig aber wäre es auch, die Ursachen in Abwehrmitteln der Pflanze finden zu wollen. Wir stehen klärlich vor der für uns nicht weiter erforschbaren Ernährungsspezialisation der Tiere, deren Dasein wir feststellen, die wir aber ursächlich nicht erklären können.

Es erhellt nur klar: Alle die charakteristischen Eigenschaften einer Pflanze — Geruch, Geschmack, Säftebeschaffenheit, Konsistenz —, sie mögen uns Menschen angenehm oder widerwärtig erscheinen, bilden in ihrem Zusammenspiel die Annahmehbedingungen für den Spezialisten. Nehmen wir dem *Hyoscyamus* seine „Schutzmittel“, die *Psylliodes hyoscyami* würde nicht mehr von ihm angelockt¹⁾. So können wir — mit ganz geringem Vorbehalt — recht wohl behaupten: Die Dinge, die bisher als Schutzmittel bewundert wurden, sind in Wirklichkeit Anlockungsmittel. Anlockungsmittel für den Spezialisten. Spezialisten aber sind im Grundprinzip alle Tiere. Nicht Schutzmittel, sondern Anlockungsmittel regeln somit die Beziehungen zwischen Pflanze und Tier.

Nur in einem Sonderfall könnten diese Anlockungsmittel allenfalls als schützend wirksam hingestellt werden, dann nämlich, wenn ein Tier bei Fehlen seiner Spezialnahrung sich ausnahmsweise gezwungen sieht, andere, fremde Pflanzen anzugehen, um nicht Hungers zu sterben. Aber auch dann wird das Tier die Auswahl seiner Ersatznahrung nach völlig anderen Gesichtspunkten treffen als der Mensch mit seiner Schutzmittellehre. Es wird jene Pflanzen bevorzugen, die in den für das Tier wesentlichen Eigenschaften seiner Normalnahrung möglichst ähnlich sind. Der Gast einer bestimmten Solanaceeart beispielsweise wird wieder eine Solanacee als Notnährpflanze vorziehen, und deren typische Solanaceeigenschaften — Geruch, Geschmack, Behaarung, Giftigkeit usw. — werden auch hier kein Schutzmittel, sondern wieder nur ein Faktor der Anlockung sein.

So verkehrt sich auch in solchem Falle die Lehre von den Schutzmitteln in ihr Gegenteil, in die Lehre von der Anlockung des Spezialisten.

Die bisher gewonnenen Einsichten beantworten unmittelbar die große Grundfrage: Wie entgeht die Pflanzenwelt der Ausrottung durch die pflanzenverzehrenden Tiere? Die einfache Antwort lautet:

Jeder Pflanzenart ist von Natur aus nur ein beschränkter Kreis spezialisierter Gäste zugewiesen. Die Geschmackspezialisation der Tiere verteilt den Befall. Jeder Pflanzenart sind normal nicht mehr Gäste zugewiesen, als sie von dem Überschuß der erzeug-

¹⁾ Beweise für ein solches Verhalten in den weiter unten dargelegten Versuchen Stahls. Die von Stahl als Pilzspezialist bezeichnete große Nacktschnecke *Limax maximus* fraß frische Stücke des Pilzes *Peziza vesiculosa* begierig auf, ließ aber Stücke davon, die „ausgelaut“, d. h. durch Kochen in Alkohol ihrer charakteristischen Eigenschaften beraubt, dann getrocknet und in Wasser gequollen waren, ungenossen. Die „Auslaugung“ hatte die Anlockungsmittel entfernt.

ten Pflanzenmasse zu ernähren vermag, ohne in eigene Bestandesgefahr zu geraten. Sie zahlt einen **Tribut** an die ihr zugewiesenen Tiere; sie zahlt ihn von ihrem Überflusse, schutzlos, sie zahlt ihn mit Stoffen, die den Tieren munden, bei denen sie gedeihen. Von einem wirksamen „Schutz“ ist keine Rede; er ist weder nötig noch vorhanden.

An Stelle der Lehre vom tobenden Daseinskampf aller gegen alle mit seinen schützenden und doch nicht schützenden Mitteln, mit seinen abgewehrten und doch nicht abgewehrten Tierscharen tritt die Lehre vom friedlichen, still gezahlten erschwinglichen Tribut. Und mit ihr sind alle Schwierigkeiten und Widersprüche versunken, und das Problem ist gelöst.

Stahls Auffassung der „Spezialisten“.

Ich möchte mich nun der Arbeit dessen zuwenden, der der Fahnenträger der Lehre von den Pflanzenschutzmitteln in experimenteller Behandlung geworden ist. Ernst Stahl (1888) schreibt:

„Die augenfälligsten Verwüstungen werden in unseren Gegenden durch Insekten und deren Larven verursacht . . . und es ist sehr wahrscheinlich, daß die Vertreter dieser Tierklasse für sich allein mehr Pflanzensubstanz zerstören als alle anderen Tiere. Trotzdem glaube ich nicht, daß die Herbeizüchtung 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. Weder mechanische noch chemische Eigenschaften der Pflanzenteile sind imstande, der Zerstörung Einhalt zu tun . . . Alle diese Tiere gehören zu der biologischen Tiergruppe, die wir als Spezialisten bezeichnen wollen, weil sie auf eine Pflanze oder doch eine relativ geringe Anzahl von Pflanzen angewiesen sind, die sie mit Ausschluß aller anderen 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 . . .“

Stahl steht hier unmittelbar vor dem Tore der klaren, einfachen Lösung des gesamten Problems. Die Insekten sind die gefährlichsten Pflanzenfeinde. Die Pflanzen sind ihnen schutzlos ausgeliefert. Warum erliegen sie nicht? Weil die Spezialisierung den Angriff verteilt und weil auf jede Pflanzenart durchschnittlich nur so viel Tribut an die Tierwelt kommt, als sie von ihrem natürlichen Überschuß ohne Bestandesgefahr leisten kann. Die Insekten werden nicht abgewehrt, sie fressen freudig und ungehemmt — die Pflanze kann ihnen ruhig von ihrer Blattsubstanz, die sie im Herbst ohnehin abwirft, einen tüchtigen Anteil abgeben —, woher nehmen wir da den Begriff lebensnotwendiger „Schutzmittel“?

Wir nehmen ihn nicht aus der Erfahrung, denn die zeigt uns nichts dergleichen, wir nehmen ihn aus der Theorie. Aus der Theorie vom tobenden Daseinskampf aller gegen alle, von der Auslese des Bestausgestatteten, das bei einem rein passiven Organismus, wie es die Pflanze ist, natürlich nicht

in Angriffswaffen, sondern nur in Abwehrmitteln liegen kann. Wir haben die „Schutzmittel“ der Pflanze zum voraus in der Hand, als das Postulat einer Hypothese, und die Aufgabe lautet, hiezu nachträglich den Tatsachenbeweis beizubringen. Derartige Aufgaben lassen sich immer unschwer lösen.

Und so kam es, daß Stahl an der einfachen Lösung vorüberging und sich trotz der obigen Einsicht in die Spezialisierung der Hauptfeinde der Pflanzenwelt an den umständlichen Nachweis der „Schutzmittel“ machte. Die Insekten, die ihm hiebei im Wege standen, stellte er mit einer eigenartigen Argumentation seitwärts:

„So auffällig auch die durch Spezialisten aus der Klasse der Insekten hervorgerufenen Verwüstungen sind, so führen sie doch nur selten zur Vernichtung der 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 ... die Spezialisten außer Betracht zu lassen ...“

Der Zoologe, der Einblick in die Tatsachen besitzt, wird von dieser Argumentation nicht befriedigt sein. Sie gilt nur sehr bedingt, und so weit sie gilt, gilt sie gleicherweise für alle Pflanzenfresser.

Ein „Spezialist“ ist nach der Auffassung Stahls ein Tier, dessen Vorfahren vor geologischen Zeiträumen noch „Omnivoren“ waren, denen es aber in vergangenen Generationen gelungen ist, den Schutzwall, den jede Pflanze um sich gezogen hat, an einer Stelle zu durchbrechen. Von diesem Augenblicke an besaß diese Tierart einen speziell für sie gedeckten Tisch, war aller Nahrungssorgen für immer enthoben; es gab keine Schutzmittel mehr gegen sie. Sie war fortan die Glückliche.

Dem „Omnivoren“ war solches bislang nicht geglückt. Gegen ihn waren die Schutzmittel alle noch wirksam. Und so kam es, daß der „Allesfresser“ in Wirklichkeit keine einzige Pflanze besaß, die sein Stammtisch war, daß er hungrig von einem Gewächs zum andern wanderte, überall durch wirksame Schutzmittel zurückgewiesen, unter Widerwillen und Schmerz nur notdürftig seinen ewigen Hunger stillend. Durch Erdalter hindurch. Davon später mit Stahls eigenen Worten.

Welches sind nun diese „Omnivoren“, gegen die es „Schutzmittel“ geben mußte, die gegen die Insekten nicht nötig waren? Es blieben außer den Großtieren nicht viele Tiergruppen übrig, auf die der Allesfresserbegriff, auf Phytophagie eingeschränkt, einigermaßen glaubhaft zu passen schien. Stahl fand schließlich nur eine ihm zu Versuchen geeignet erscheinende Gruppe: die Schnecken.

In einer früheren Arbeit (1914) habe ich gezeigt, daß auch dies ein Miß-

griff war. Auch die Schnecken sind Spezialisten, die von der alten, primitiven Ernährungsweise des Pilz-, Algen- und Moderfraßes herkommen und die sich nur in wenigen höher entwickelten Formen auf weiche, zarte Pflanzenteile werfen und nur in Ausnahmen richtige grüne Laub- und Kräuternahrung annehmen. Auf keinen Fall sind es typische Phyllophagen und daher sind sie zu Versuchen, wie Stahl sie durchführte, grundsätzlich ungeeignet. Ich möchte dies kurz begründen.

Die Nahrungswahl der Schnecken.

Der von der Weichtierforschung ausgegangene Zoologe H. Simroth hat in seinem Buche über die Entstehung der Landtiere darauf hingewiesen, daß die Ernährung der älteren Landtierformen wohl von Pflanzenresten, von Moder, ausgegangen ist. Noch heute finden wir primitivere Tiergruppen mehr oder minder eng an diese Ernährungsweise gebunden; es sei nur erinnert an die Oligochaeten unter den Würmern, an die Isopoden unter den Crustaceen, an die Juliden unter den Myriopoden, an die Apterygoten unter den Insekten usw. usw.

Der Pflanzenmoder ist nun — ebenso wie die tierischen Fäulnisprodukte — von Bakterien reichlich durchsetzt, so daß der Moderfraß geradezu als Bakteriophagie bezeichnet werden darf. Von dieser Seite kommen auch die Schnecken her. An diese Ernährungsweise schließt sich der Fraß höherer Pilzformen, Ascomyceten, Schimmel- und Rostpilzen usw. bis zu den Hutpilzen, weiters zu den Algen und Flechten an. Die Moderpilze leiten einerseits über zum abgestorbenen und schließlich zum lebenden Holz, anderseits zu den tierischen Kadavern und Abfallstoffen, zu Aas- und Kotfressern, und von da zur räuberisch karnivoren Lebensweise. Tatsächlich fällt es geradezu auf, daß in vielen Tiergruppen Pilzfresser und Raubtiere im System einander äußerst nahe stehen, weit näher als die Pilzfresser den Gras- oder Laubfressern stehen. Von den Pilzen führt die Kette dann zu weichen, zarten Pflanzenteilen, Keimlingen, Blütenblättern, Früchten u. dgl., und erst von da zu den derben, härteren, zellulosereichen grünen Laubblättern, zur Herbivorie.

Und so fragt Simroth, nachdem er auf die Gewohnheit der Schnecken hingewiesen hat, mit Vorliebe Pflanzen — auch angeblich „geschützte“ — zu befressen, die von Rost-, Brand- oder Mehltaupilzen befallen sind, schließlich (S. 441): „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 sogenannten Testacelliden setzen sich aus sehr verschiedenen *Helix*-, *Pupa*-ähnlichen und anderen Gestalten zusammen) beweist, daß die meisten Krautfresser noch auf der alten Stufe des zur Sarkophagie neigenden Pilzgenusses stehengeblieben sind.“

Es fällt nicht in den Rahmen dieser Abhandlung, weiter auf die Normalnahrung der einzelnen Schneckenarten einzugehen. Nur darauf sei hingewiesen, daß auch ein Malakozoologe — E. Frömming (1934, 66ff.) — die Schutzmittel der Pflanzen gegen Schneckenfraß abgelehnt hat. Er hat durch

Versuche gezeigt, daß auch durch Behaarung angeblich bestgeschützte Pflanzenformen, wie *Urtica*, *Echium*, *Raphanus*, *Heracleum*, *Centaurea*, *Crepis*, *Artemisia* usw., von verschiedenen Gehäuseschnecken (*Helix pomatia*, *Cepaea nemoralis*, *Arianta arbustorum* usw.) gefressen wurden, daß die „Schutzmittel“ dieser als geschützt geltenden Gewächse also wirkungslos waren. Die Versuche wurden nicht mit abgeschnittenen Pflanzenteilen, sondern mit im Terrarium eingesetzten lebenden Pflanzen gemacht.

Der Verfasser stellt fest: „Zusammenfassend kann man also sagen, daß die Behaarung der Pflanzen kein Schutzmittel gegen Tierfraß — auch nicht »speziell gegen Schneckenfraß« — darstellt. Wird eine Pflanze nicht gefressen, so liegt das wahrscheinlich daran, daß sie nicht der Spezialgeschmacksrichtung (Heikertinger) des Tieres entspricht.“

Ob wir also die Gehäuseschnecken als ungeeignete oder als geeignete Versuchsobjekte betrachten, das Ergebnis ist in allen Fällen eine Ablehnung der „Schutzmittel“. Von meinem Standpunkt aus möchte ich allerdings trotz der Ergebnisse der Frömmingschen Versuche bis auf weiteres bezweifeln, ob die gefressenen grünen Pflanzenblätter tatsächlich eine typische Normal-Freilandnahrung der genannten Schneckenarten darstellen. Es wurde anscheinend nicht versucht, ihnen auch abgestorbene, verdorrte oder verfaulte, pilz- oder algenbesetzte Pflanzenteile, verpilzten Pflanzenmoder oder dgl. des Standortes anzubieten.

Der ewige Hungerzustand der „Omnivoren“.

Wir folgen weiter den Stahlschen Gedankengängen. Zunächst drängte sich ihm bei seinen Versuchen ein seltsamer Widerspruch auf: Schnecken gab es allenthalben, oft in großen Mengen auf engem Raum. Sobald sie aber eingezwängt wurden, stellte sich heraus, daß sie die von ihrem natürlichen Standort mitgenommenen grünen Pflanzenteile nicht oder nur mit sichtlichem Widerstreben annehmen wollten. Das hätte einen unvoreingenommenen Beobachter wohl auf den Gedanken bringen müssen, ob denn diese grünen Pflanzenblätter überhaupt die Normalnahrung dieser Tiere darstellten, und er wäre unmittelbar zur Einsicht geführt worden, daß dies nicht der Fall ist, daß diese Tiere wohl eine andere Normalnahrung haben müßten, die am Standort zu suchen wäre.

Aber mit der Schutzmittellehre in der Hand sah der Forscher die Sachlage anders. Das Widerstreben der Versuchstiere war ihm ein schöner Beweis für das tatsächliche Vorhandensein wirksamer Schutzmittel der Pflanzen. Die Tiere wurden wirklich abgewehrt. Und im weiteren Verfolge gelangte der Forscher zu Schlußfolgerungen allgemeiner Art, die die Ablehnung jedes unbefangenen Beurteilers erregen müssen.

Die Versuchstiere wollten die Pflanzenblätter nicht angehen; aber die Tatsache, daß sie ganz andere Stoffe, die ihnen am natürlichen Standorte gewiß nicht zugänglich waren — Kartoffelscheiben, Möhrenwurzeln, Obst u. dgl. — gierig annahmen, zeigte, daß sie hungrig waren. Das führte Stahl zu der Annahme eines ewigen Hungerzustandes der „Omnivoren“ im Freiland. Der „Omnivore“ — das Wort bezeichnete in dieser Naturauffassung nicht

den „Allesfresser“, sondern den „Allesfressenwollenden“ —, das war der Nichtspezialist, der die gesamte Pflanzenwelt bedrohte und demgegenüber sich die gesamte Pflanzenwelt auch zur Wehre setzen mußte. Sie tat es mit Erfolg. Überall, wohin sich der „Omnivore“ suchend wandte, starteten ihm wirksame Schutzmittel entgegen, wehrten ihn ab, verleiteten ihm den Fraß, zwangen ihn, seinen ewigen Hunger dauernd mit ihm nicht zusagenden Stoffen dürftig zu stillen. Um nicht des Mißverstehens gegenüber dem Forscher geziehen zu werden, muß ich hier den Autor selbst sprechen lassen.

„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 vertilgen . . .“

(Als „zusagende Speisen“ faßt der Autor die oberwähnten Kartoffelscheiben, Möhrenwurzeln, Obst u. dgl. auf, Dinge also, die den Schnecken im Freileben normal nicht zur Verfügung stehen.)

„Hiebei stellt sich fast immer heraus, daß die omnivoren Arten sich in einem mehr oder weniger ausgehungerten Zustand 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.“

(Der Autor stellt den Zusammenhang zwischen feuchter Witterung und Schneckenfraß her, aber dieser Zusammenhang führt ihn nicht auf die wahre Schneckenahrung. Für ihn besitzen die Schnecken an ihren natürlichen Standorten keine „geeignete Nahrung“.)

„Alle diese Tiere befanden sich also draußen in mehr oder weniger hungrigem Zustande, obwohl sie im Garten, an pflanzenreichen Wiesengraben 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 wildwachsenden Pflanzen in ihrem Bereich ihnen entweder nicht behagen wegen der Säftebeschaffenheit oder, entgegengesetzten Falles, aus mechanischen Ursachen ihnen schwer zugänglich sind.“

Der Zoologe von heute wird eine Naturauffassung, in der einer Tiergruppe ewiger Hungerzustand zudiktirt wird, bedingungslos ablehnen. Damals passierte sie anstandslos und die Stahlsche Arbeit hat bewundernde Zustimmung und viele Nachahmer gefunden. Das war nur möglich, weil die Hypothese vom Daseinskampf und seinen Schutzmitteln verhüllend vor den einfachen Tatsachen stand. Ewig hungernde Tiermassen kann es nicht geben; am wenigsten können solche Fabeltiere den Normaltypus der Tierernährung darstellen, der die „Schutzmittel“ der Pflanzenwelt selektiv herausgearbeitet haben könnte. Nichtsdestoweniger sind die Schnecken bis zum heutigen Tage das beliebteste, immer wieder vorgeführte Requisit der Schutzmittellehre geblieben. Es wäre an der Zeit, sie dieser Rolle zu entheben.

Vor Stahl hatten nur wenige dem Schutzmittelproblem ihre Aufmerksamkeit gewidmet. Nach ihm ist eine Reihe von Autoren in seinen Spuren gewandelt, zum Großteil Dissertanten, denen ein einschlägiges Spezialthema gegeben war und die damit gebundene Marschroute hatten. Einige von ihnen sind im angefügten Literaturverzeichnis genannt.

Einige Worte noch über Stahls Versuchstechnik und Schlußverfahren: Aus der Tatsache, daß viele Schnecken „ausgelaugte“ Blätter¹⁾ gegenüber frischen Blättern bevorzugten, schließt Stahl, durch die Auslaugung seien die Schutzmittel entfernt worden und die nunmehr schutzlos gewordenen Blätter seien die diesen Schnecken „zusagende“ Nahrung. Schon der Gedanke, daß es am Standort keine ausgelaugten Blätter gibt, nichtsdestoweniger aber dort für die Schneckenscharen eine andere Normalnahrung in hinreichender Fülle vorhanden sein muß, stempelt den Versuch zur Unnatürlichkeit. Das Bevorzugen ausgelaugter Blätter aber ist leicht zu verstehen, wenn wir bedenken, daß den Schnecken sowohl die Konsistenz wie auch Geruch und Geschmack der frischen Blätter fremd waren, sie vom Angriff zurückhielten, und daß sie sich im Hungerzwang immer noch eher an die ausgelaugten Blätter machten, weil diese die ihnen fremden Eigenschaften in geringerem Ausmaße besaßen, weil sie weich und wassergequollen waren und der Pilz- und Algennahrung immer noch näher kamen als die frischgrünen Pflanzenblätter.

Die nach gleichem Schema angelegten Arbeiten von Stahls Schülern erschöpfen sich in Erörterungen jener Eigenschaften der Pflanzen, die menschlichen Empfindungen nach als „Schutzmittel“ angesehen werden könnten. Sie kommen aber um die Einsicht nicht herum, daß jene Tiere, die ihrer Geschmacksrichtung nach diese Pflanzenteile fressen wollen, es auch können. Und sie stellen auch fest, daß manche als „Schutzmittel“ gedeutete Eigenschaften in Wirklichkeit Anlockungsmittel sind. So beispielsweise der Gerbsäuregehalt der Baumrinden, der die großen Huftiere erst zum „Schälen“ veranlaßt. Und so fragt W. Räuber, der die Rindenschutzmittel untersuchte, am Ende seiner Darlegungen (1910, 55): „Warum sind unsere Holzgewächse nicht im Besitze besserer Schutzmittel?“, und schließt: „... sie müssen also Einrichtungen besitzen, welche den Mangel an wirksamen Schutzmitteln ausgleichen.“ Er findet diese Einrichtungen in der „Fähigkeit der Bäume und Sträucher, durch Produktion zahlreicher Samen eine so große Nachkommenschaft zu erzeugen, daß selbst bei Vernichtung einer erheblichen Menge von Pflanzen die Existenzfähigkeit der betreffenden Holzart gesichert bleibt.“

Er hat somit klar das Prinzip der zureichenden Überproduktion und des erschwinglichen Tributs gesehen, aber er und seine Anreger haben nicht erkannt, daß damit die Diskussion über „Schutzmittel“ überflüssig geworden ist. Und zum gleichen Ergebnis ist W. Liebmann gelangt, dem die Schutzmittel der Samen und Früchte zugeteilt waren. Am Ende seiner — durch aufschließende Versuche übrigens sehr wertvollen — Untersuchungen kommt er (1910, 821) zu dem Schluß: „... sie (die Samen und Früchte) müssen massenhaft gebildet werden, damit eine genügende Anzahl am Leben bleibt.“

¹⁾ Das Auslaugen erfolgte durch Kochen in Alkohol, darauffolgendes Trocknen und späteres Aufquellenlassen in Wasser.

Der Wert mechanischer Schutzmittel.

Im vorangehenden, das in einigen herausgegriffenen Beispielen von den pflanzenfressenden Kleintieren handelte, war hauptsächlich von den sogenannten chemischen Schutzmitteln der Pflanzen — von Geruch, Geschmack, scharfen Säften, Giftigkeit usw. — die Rede. Kleintieren gegenüber treten die sogenannten „mechanischen“ Schutzmittel an Bedeutung zurück: Dornen und Stacheln vermögen kein Insekt am Fraß zu hindern, und Haare, selbst Brenohaare, bilden nachweislich kein Hindernis für reichlichen Insektenfraß.

Die populären und halbpopulären Darstellungen der Schutzmittellehre aber stützen sich mehr auf die mechanischen als auf die chemischen Schutzmittel. Über die Geschmacksrichtungen läßt sich streiten; daß aber Dorn und Stachel den Menschen schmerzhaft verletzen können und daher als wirksame Abwehrmittel angesehen werden müssen, leuchtet auch den Laien ein. Und da er die menschlichen Empfindungen unmittelbar auf die Großtiere überträgt, ist er von dem Dasein schärfster Pflanzenschutzmittel leicht zu überzeugen. Verlassen wir aber die anthropomorphistischen Vorstellungen, so treten die Verhältnisse in ein anderes Licht.

Kein Land der Erde ernährt eine reichere Huftierwelt als die ob ihrer Dornsträucher berühmte afrikanische Busch- und Baumgrassteppe. Wie ist dies möglich? — Konsequente Theoretiker haben auch hierin wieder einen schönen Beweis für die Richtigkeit der Schutzmittellehre gefunden: Gerade deshalb, weil die Gewächse dort von ungeheuren Tiermassen bedroht sind, müssen sie die schärfsten Abwehrmittel herausbilden, um nicht unterzugehen.

Dem Unbefangenen aber liegt doch die einfache Frage näher: Wovon leben denn diese Tiermassen? Es gibt zwei Möglichkeiten: Entweder sie leben von dieser Dornenflora, dann sind deren Dornen kein Schutzmittel. Oder aber sie leben von anderen, dort vorhandenen dornlosen Pflanzen, dann beweist die einfache Existenz dieser Pflanzen, die ohne Schutzmittel ungeheure Tierherden ernähren, daß Dornen gar nicht notwendig sind. Mit einer wirksam geschützten Pflanzenwelt aber die größten Huftierherden der Erde ernähren zu wollen, ist eine Naturauffassung, die nur auf eine verfehlte Theorie gepfropft werden konnte.

In der Tat erweist schon ein flüchtiger Blick ins Tierleben, daß Dorn und Stachel in Wirklichkeit ebensowenig gegen Großtiere wie gegen Kleintiere schützen. Etliche Belege aus Brehm (1883, 62):

„Wahrhaft wunderbar ist es, daß selbst die ärgsten Dornen und Stacheln das harte Maul des Kamels nicht verwunden. Mehr als hundertmal habe ich gesehen, daß Kamele Mimosenzweige, an denen Dornen an Dornen saßen, ohne weiteres hinunterwürgten. Nun muß man wissen, daß diese Mimosenadeln außerordentlich scharf sind und selbst das Sohlenleder durchdringen; dann versteht man erst, was dies sagen will. Mehrere Male haben wir uns bei der Jagd empfindlich verletzt, wenn wir auf solche Dornen traten; ich selbst habe mir einen von ihnen durch die Sohle des Schuhs, die große Zehe und auch noch durch das Oberleder des Schuhs gestochen: — und solche Dornen zermalmt das Tier mit der größten Seelenruhe!... Sie besitzen ein merkwürdiges Geschick, mit ihren Lippen die Zweige abzubrechen; dann aber

würgen sie dieselben hinunter, ganz unbekümmert, in welcher Richtung die Dornen vom Zweige abstehen.“

Hinsichtlich der Giraffe schreibt er (1883, 190): „Die Kameldorn- und „Wart-ein-bißen“-Mimosen bilden im Süden Afrikas den Hauptbestandteil ihres Futters; . . . gegen die nadelscharfen Dornen sind Lippen und Zunge ebenso unempfindlich wie die des Kameles.“

Ähnliches gilt von den Antilopen, soweit sie nicht typische Grasfresser sind; denn nach neueren Beobachtungen finden sich unter ihnen überraschende Ernährungsspezialisierungen. Von der gewiß zart gebauten Gazelle berichtet Brehm (1883, 206):

„Mimosenhaine und jene sandigen Gegenden, in denen . . . Mimosen überall sich finden . . ., sind ihre Lieblingsplätze, weil die Mimose als ihre eigentliche Nährpflanze angesehen werden muß.“

Weitere Belege für den Unwert der Dornen als Schutzmittel wird der kundige Zoologe mühelos finden.

In einer alten Dissertation von Conrad Delbrouck (Universität Bonn, 1873), betitelt „Über Stacheln und Dornen“, finde ich eine ungewohnt sachliche Beurteilung der Bedeutung dieser Gebilde:

„Wozu bedarf eine *Rosa*, ein *Crataegus*, ein *Rubus*, ein *Rhamnus* der Dornen und Stacheln, wo die neben ihm stehenden, oft ganz nahe verwandten Arten ohne dieselben ganz gut vegetieren können? Die blätterfressenden Säugetiere sind nicht zahlreich genug in unseren Wäldern, als daß dagegen ein solcher Apparat nötig erschiene; dazu hilft er gegen die meisten nicht einmal wesentlich und gegen die schlimmsten Pflanzenfeinde, die Insekten, ist er ganz bedeutungslos.“

Solche Einsichten sind später leider vielfach verlorengegangen.

Selbst unsere domestizierten Huftiere bieten Beispiele: daß der Esel geradezu eine Vorliebe für stachelige Gewächse hat, ist ein Kinderbuchwissen; und daß sich unsere Hausziege um die immerhin beachtlichen Dornen an Robinienzweigen nicht kümmert, konnte ich mehrfach selbst beobachten. Alle diese Dinge sind allgemein bekannt und vielerwähnt. Sie wurden bloß immer als mehr oder minder kuriose Ausnahmen hingestellt, hinter denen als Norm die von jenen Schutzmitteln wirksam abgewehrten „anderen“ Feinde standen. Jene anderen Feinde aber gibt es nicht; das heißt, jene anderen Tiere sind Spezialisten anderer Nahrungskreise, die sich um jene vermeintlich vor ihnen „geschützten“ Pflanzen normal überhaupt nicht zu kümmern brauchen und auch nicht kümmern.

Ein anderes oft erwähntes Beispiel mechanisch wirkender Schutzmittel sind die Einlagerungen von Siliziumdioxid, Kieselsäure, in Gramineen. Nun braucht man sich aber nur vorzustellen, daß unsere Wiesen zweimal im Jahre gründlich gemäht werden, also einer Pflanzenmasse beraubt werden, die auch die größten Huftierscharen niemals in so kurzer Zeit vertilgen könnten. Und dennoch steht die Wiese in der nächsten Vegetationsperiode wieder in alter Üppigkeit da. War Verkieselung der Zellhäute ihr Schutz?

Gewiß nicht. Sie hat nur einen üppigen Überschuß hergegeben, nachdem sie den Fortbestand der einjährigen Gewächse durch Samenabwurf und den

der mehrjährigen durch im Boden verbliebene Vegetationsorgane gesichert hatte. Das und nur das ist ihr „Schutz“, ihre Bestandessicherung.

Und was war der Erfolg der Verkieselung der Zellhäute gegenüber den Tieren? Das gemähte Gras war zu dürrer Heu getrocknet und damit gewiß nicht weicher und verlockender geworden — aber es ist trotz schützender Verkieselung von unseren domestizierten Huftieren — die sicher viel weichmäuliger sind als ihre wildlebenden Vorfahren — winters über mit offenkundigem Behagen und gedeihlich verzehrt worden. Ein „Schutzmittel“ ist weder nachweisbar noch nötig.

Gleiches besagen Erfahrungen mit Wildrindern. Ich zitiere wieder Brehm (1883, 461):

„Das Kamel, welches als ein Muster aller wenig beanspruchenden Geschöpfe gepriesen wird, der Esel, welcher in der Distel ein gutes Gericht erblickt, erreichen den Büffel nicht; denn dieser verschmäht geradezu saftige, anderen Rindern wohlchmeckende Kräuter und wählt dafür die dürrsten, härtesten und geschmacklosesten Pflanzenstoffe aus. Ein Büffel, welcher sich draußen im Sommer nach eigener Auswahl beköstigte, läßt, wenn ihm im Stalle saftiges Gras, Klee und Kraut vorgeworfen wird, alles liegen und sehnt sich nach einfacherer Kost. Sumpfräser und Sumpfpflanzen aller Art, junges Röhricht, Schilf und dergleichen, kurz Stoffe, welche jedes andere Geschöpf verschmäht, frißt er mit demselben Behagen, als ob er die leckerste Speise genieße.“

Alle diese Tatsachen sind nach dem Spezialisationsprinzip ohne jede Schwierigkeit zu verstehen, nach dem Schutzmittelprinzip aber unerklärliche Widersprüche.

Dem allfälligen Einwand, die Verkieselung sei vorwiegend gegenüber Kleintieren wirksam, entkräftet ein Blick auf die Tatsachen: die Gräser ernähren nicht weniger Insektenarten als irgendwelche andere Pflanzengruppe¹⁾.

Ein Wort noch über die Wirksamkeit chemischer Schutzmittel auf Großtiere. Vielfach wird auf Kerners (1890, 419) Beobachtung hingewiesen, daß der düngerreiche Boden um alpine Sennhütten herum eine ungemein üppige und begehrenswert erscheinende Flora aufweist, die dennoch von dem Weidevieh unangetastet stehengelassen wird. *Aconitum Napellus*, *Chenopodium Bonus Henricus*, *Urtica dioica*, *Cirsium spinosissimum* sind typisch hiefür.

Die Schutzmittellehre begründet dies mit Abwehrmitteln. (Es sei eingeschaltet, daß *Chenopodium Bonus Henricus* in der Zeit der Kriegsnot dem Menschen angelegentlich als eines der besten „Wildgemüse“ anempfohlen worden ist.) Die Lehre von der Ernährungsspezialisierung der Tierwelt erklärt dies einfacher und zwangloser. Die Rinder sind in erster Linie Grasfresser. (Vergl. das oben über den Büffel Gesagte.) Da auf den Alpenmatten ihr Tisch reichlich mit ihrer Lieblingsnahrung gedeckt ist, finden sie keine Nötigung, anderes als ihre Normalnährpflanzen anzugreifen. Sie nehmen im Vorübergehen wohl da und dort auch andere, niedrige Pflanzen mit; was aber

¹⁾ Vergl. z. B. J. H. Kaltenbach, Die Pflanzenfeinde aus der Klasse der Insekten. Stuttgart 1874. — F. Meyer, Die Nährpflanzen der in Europa lebenden Raupen der Großschmetterlinge. Frankfurt a. M. 1922.

hier ihre Auswahl — sofern eine solche stattfindet — lenkt, bleibt uns dunkel, da wir mit Menschensinnen den Spezialgeschmack grasfressender Weidetiere nicht zu beurteilen vermögen. Jedenfalls ist klar: Wenn die Normalnahrung der Rinder keiner Schutzmittel bedarf (und keine besitzt), so werden diese außerhalb der Normalnahrung stehenden fremden Gewächse erst recht keiner bedürfen. Ihre normale Überproduktion an Pflanzenmasse wird vollauf genügen, dem gelegentlichen Angriff anderswo spezialisierter Tierarten standzuhalten.

Bezüglich einer vermeintlichen Schutzwirkung der Giftigkeit usw. sei auch hier wieder auf Brehm (1883, 332) verwiesen, der mitteilt, daß beispielsweise die Hausziege Wolfsmilch, Schöllkraut, Seidelbast, Pfaffenhütchen, Eberwurz, scharfen Mauerpfeffer, Huflattich, Melisse, Salbei, Schierling, Hundspetersilie und ähnliches — auch Rauchtobak und Zigarrenstummeln — ohne Schaden verzehrt.

Ich selbst habe bei der Beobachtung weidender Kühe den Eindruck erhalten, daß die Wuchshöhe der Pflanzen großen Einfluß hat. Das Rind ist im allgemeinen Spezialist für niedriges Gras und ist kein Blütenfreund. Niedrig im Grase stehende Brennesseln wurden ohneweiters mitgenommen, hochwüchsige stengelgelassen; ebenso erging es niedrigen Blüten der Schafgarbe, die verzehrt, hohen, die unberührt gelassen wurden. Die im Grase stehenden Blätter des Huflattichs wurden mitgenommen; an einer freistehenden Huflattichgruppe aber ging die Kuh vorbei. Dafür aber verzehrte sie gemächlich und mit anscheinendem Behagen ein zufällig im Grase liegendes Stück Papier von der ungefähren Größe eines halben Bogens.

Wir müssen es bei diesen wenigen aus der Fülle herausgegriffenen und aphoristisch beleuchteten Einzelfällen bewenden lassen. Ein Eingehen auf die einschlägige Literatur ist an dieser Stelle nicht möglich. Es muß genügen, das zu Grunde liegende Prinzip klar herausgestellt zu haben.

Die im vorangehenden behandelten Probleme standen völlig auf dem Boden des Selektionismus; sie sind aus ihm hervorgegangen, nur auf ihm hatten sie Sinn. Der konsequente Selektionismus aber ist nicht mehr modern. Fragen, die noch vor einem halben Jahrhundert die Gemüter erregten, finden heute kaum noch Beachtung. Die zeitgemäße Forschung hat sich im allgemeinen auf die Formel zurückgezogen, die Selektion „schaffe nichts Neues“. Eine bequeme Fassung, die immer noch Raum genug läßt, der Naturlauslese ein in seiner Begrenzung unbestimmtes weiträumiges Wirkungsfeld offenzuhalten. Über dieses Wirkungsfeld aber irren auch heute noch unbehindert und unerkannt so manche Spukgestalten aus der Zeitperiode des konsequenten Selektionismus. Sie erkennen und ausmerzen zu helfen ist eines der Ziele dieser Abhandlung.

Zusammenfassung.

1. Untersuchungen an phytophagen Tiergruppen haben die Geschmacksspezialisierung der Tierarten erwiesen. In der Literatur kommt dies wenig klar zum Ausdruck, da zahlreiche unrichtige Angaben das wahre Spezialisationsbild verschleiern. Wo die Fehler kritisch ausgemerzt werden, ergibt sich

die Einsicht: Spezialisierung, enger oder weiter gefaßt, immer aber Spezialisierung, ist das allgemeine Grundprinzip der Tierernährung.

2. Auf dieser Grundeinsicht baut sich zwanglos folgende Naturauffassung auf: Die Ernährungsspezialisierung der Tiere verteilt den Befall. Jede Pflanzenart hat einen bestimmten Kreis tierischer Gäste — wir vermeiden das Wort „Feinde“ — zugewiesen. Diese Gäste leben ungehemmt von der Pflanze; sie besitzt ihnen gegenüber kein Schutzmittel; sie ist ihr Wirt. Und sie kann sie ohne eigene Bestandesgefährdung ernähren mit dem Überschuß an Pflanzenmasse, den sie laufend produziert. Sie zahlt einen erschwinglichen Tribut an die Tierwelt. Darauf beruht das Gleichgewicht im Naturleben.

3. Die spezifischen Eigenschaften einer Pflanze — Geruch, Geschmack, Säftebeschaffenheit, Struktur usw. — lösen den Angriff des Spezialisten aus. Bei Fehlen dieser Eigenschaften erfolgt kein Angriff. Es können daher die Dinge, die bisher als „Schutzmittel“ bezeichnet wurden, mit weit mehr Berechtigung „Anlockungsmittel“ genannt werden.

4. Die Lehre von den „Schutzmitteln“ ruht ausschließlich auf den Theorien des Selektionismus. Nach diesen tobt ein Daseinskampf aller gegen alle. Auch Tier und Pflanze kämpfen ihn gegeneinander aus. Nur das Bestgeschützte kann ihn siegreich bestehen. Eine Pflanze ohne wirksame Schutzmittel gibt es nicht; sie wäre längst im Daseinskampf untergegangen. Es ist Aufgabe der Wissenschaft, die Schutzmittel der Pflanzen aufzuzeigen.

5. Stahl leitete die experimentelle Erforschung ein. Er schloß die Insekten, als „Spezialisten“, gegen die es keine wirksamen Schutzmittel gibt, von den Untersuchungen aus. Er suchte Nichtspezialisten, „Omnivoren“, und glaubte sie schließlich in den Schnecken gefunden zu haben.

6. Versuche mit diesen schienen die Schutzmittellehre zu bestätigen. Aus der Tatsache, daß grüne Pflanzenteile vom Standort nicht oder nur widerwillig angenommen, standortsfremde weiche, saftreiche Pflanzenstoffe (Obst, Kartoffelscheiben, Möhrenwurzeln u. dgl.) jedoch gierig verzehrt wurden, schloß Stahl, daß diese Tiere im Freileben nur selten eine ihnen zusagende Nahrung fänden, daß sie, von allen Pflanzen wirksam abgewehrt, dauernd hungrig von einem Gewächs zum andern irrten. Er stellte die Lehre von dem ewigen Hungerzustand der „Omnivoren“ auf.

7. Stahl hatte es unterlassen, die Normalnahrung seiner Versuchstiere am natürlichen Standort zu ermitteln. Jedes Tier besitzt an seinem Standort eine gedeihliche Nahrung in hinreichender Menge; ewig hungernde Tiere gibt es nicht. Die Schnecken kommen von der alten Ernährungsweise des Pilz-, Algen- und Moderfraßes her, ziehen auch heute noch abgestorbene, pilzbesetzte Pflanzenteile vor, sind nur in einigen Arten zu einem sehr bedingten Fraß grüner Pflanzenteile übergegangen. Die ihnen vorgelegten Blätter fielen nicht in ihren natürlichen Nahrungskreis.

8. Neben chemischen Schutzmitteln der Pflanzen werden mechanische vorgeführt, insbesondere Stacheln und Dornen. Aber gerade die dornenreichsten Florengebiete weisen die größten Huftierherden auf, z. B. die Buschgrassteppen Afrikas. Leben diese Tiere von den Dornengewächsen, dann sind

Dornen kein Schutz; leben sie von dornelosen Pflanzen, dann ist durch die dauernde Existenz dieser Pflanzen die Unnötigkeit einer Bedornung erwiesen. Auf jeden Fall ist es ein Widerspruch, mit bestgeschützten Pflanzen jene Tiermassen ernähren zu wollen. Tatsächlich werden die Weidetiere jener Gebiete nicht durch Dornen abgewehrt.

9. Gramineen gelten als durch Verkieselung der Zellhäute geschützt. Nun werden unsere Wiesen zweimal jährlich gemäht und damit des größten Teiles ihrer oberirdischen Pflanzenmasse beraubt. Dennoch überstehen sie diese Beraubung, die in gleicher Stärke und Plötzlichkeit durch keine Tierscharen verursacht werden könnte, ohne Bestandesgefährdung. Sie haben nur ihren unbenötigten Überschuss abgegeben. Für den Fortbestand haben sie durch Samenabwurf und unterirdisch verbliebene Vegetationsorgane gesorgt.

10. Die gewonnenen Grundeinsichten haben nicht nur für die Frage nach den natürlichen Pflanzenschutzmitteln, sondern auch für eine Reihe verwandter Fragen des organischen Gestaltenwerdens richtunggebende Bedeutung. In ihnen liegt ein heuristisches Prinzip. Die Lehre vom Daseinskampf aller gegen alle wird abgelöst von der Lehre der Ernährungsspezialisierung der Tiere, die den Befall verteilt. Die Lehre von den Schutzmitteln wird abgelöst von der Lehre der zureichenden Überproduktion der Pflanzen und dem erschwinglichen Tribut, den jede Pflanzenart in ungeschützter, den Tieren wohlschmeckender Form an die ihr zugewiesenen Gäste zahlt.

Der Kampf — soweit es einen solchen gegeben hat — ist längst in friedliche Vereinbarungen ausgeklungen, in ungehemmten Genuß einerseits und in ein leicht tragbares Tributzahlen andererseits. Die Lehre von den „Schutzmitteln“ hat ihre Grundlage verloren.

Literatur.

(Zitierte Werke, nebst einer Auswahl weiterer Spezialarbeiten.)

- Brehm A. 1883, Tierleben. 2. Aufl. Leipzig.
Detto C. 1903, Über die Bedeutung der ätherischen Öle bei Xerophyten. Flora. (Dissert. Univ. Jena, angeregt von Stahl.)
— 1904, Die Theorie der direkten Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs- und Deszendenzproblem. Jena, Gust. Fischer.
Frömming E. 1934, Sind behaarte Pflanzen vor Schneckenfraß geschützt? Arch. Moluskenkunde 66; 66—85.
Heikertinger F. 1914, Über die beschränkte Wirksamkeit der natürlichen Schutzmittel der Pflanzen gegen Tierfraß. (Kritik von Stahls „Pflanzen und Schnecken.“) Biol. Centralbl. 34, 81—108.
— 1914, Gibt es natürliche Schutzmittel der Rinden unserer Holzgewächse gegen Tierfraß? (Kritik von Räubers Arbeit von 1910.) Naturw. Zeitschr. Forst- u. Landw. 12, 97—113.
— 1915, Gibt es einen „befugten“ und einen „unbefugten“ Tierfraß? I. c. 13, 273—288.
— 1915, Die Frage von den natürlichen Pflanzenschutzmitteln gegen Tierfraß und ihre Lösung. (Kritik von Liebmanns Arbeit von 1910/1913.) Biol. Centralbl. 35, 257—281.
— 1915, Das Geheimnis der Nährpflanzenwahl der Tiere. Entom. Blätt. 11, 171—180.
— 1916, Die Nahrungspflanzen der Käfergattung *Aphthona* und die natürlichen Pflanzenschutzmittel gegen Tierfraß. Zeitschr. wiss. Ins.-Biol. 12 (21), 64—69, 105—108.
— 1924/1926, Resultate fünfzehnjähriger Untersuchungen über die Nahrungspflanzen einheimischer Halticinen. Ent. Blätt. 20—22.

- Hering M. 1935, Die Blatt-Minen Mittel- und Nordeuropas. Neubrandenburg, S. 13.
- Hesse R. 1943, Tierbau und Tierleben. 2. Aufl., 2. Bd.
- Kerner A. 1876, Die Schutzmittel der Blüten gegen unberufene Gäste. Festschrift Zool.-bot. Ges. Wien.
- 1890, Pflanzenleben. Bd. I, Leipzig.
- Kniep H. 1905, Über die Bedeutung des Milchsaftes der Pflanzen. Flora.
- Kuntze O. 1877, Die Schutzmittel der Pflanzen gegen Tiere und Wetterungunst. Leipzig.
- Liebmann W. 1910, Die Schutzeinrichtungen der Samen und Früchte gegen unbefugten Vogelfraß. Jenaische Zeitschr. Naturwiss. 46, N. F. 39; 50, 1913. (Dissert. Univ. Jena, anger. v. Stahl.)
- 1914, Die Beziehungen der Früchte und Samen zur Tierwelt. Leipzig (Quelle & Meyer).
- Michaelis H. 1915, Biologische Studien über Schutzmittel gegen Tierfraß bei Süßwasseralgen. Schönberg (Mecklenburg). (Dissert. Univ. Jena, anger. v. Stahl.)
- Miller R. 1914, Schutzmittel der einheimischen Pflanzen gegen die Angriffe der Tiere. 41. Ber. Naturw. Ver. Schwaben (Augsb.), S. 27—95.
- Netolitzky F. 1933, Schutzmittel der Pflanzen. Handwörterbuch d. Naturw., 2. Aufl., Jena, 1112—1121.
- Räuber A. 1910, Die natürlichen Schutzmittel der Rinden unserer einheimischen Holzgewächse gegen Beschädigungen durch die im Walde lebenden Säugetiere. Jenaische Zeitschr. Naturwiss. 46, N. F. 39. (Dissert. Univ. Jena, anger. v. Stahl.)
- Ross H. 1911, Die Pflanzengallen Mittel- und Nordeuropas, Jena.
- Simroth H. 1885, Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken und ihrer europäischen Verwandten. Zeitschr. wiss. Zool. 42.
- ← 1891, Die Entstehung der Landtiere. Leipzig.
- Stahl E. 1888, Pflanzen und Schnecken. Jenaische Zeitschr. Naturwiss. 22, N. F. 15.
- 1904, Die Schutzmittel der Flechten gegen Tierfraß. Festschr. f. Haeckel, Jena;

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Früher: Verh. des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"](#)

Jahr/Year: 1951

Band/Volume: [92](#)

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

Artikel/Article: [Das Fundamentalprinzip der Spezialisierung in der Tiernahrung und seine Auswirkungen auf die großen Werdehypothesen der Biologie 36-55](#)