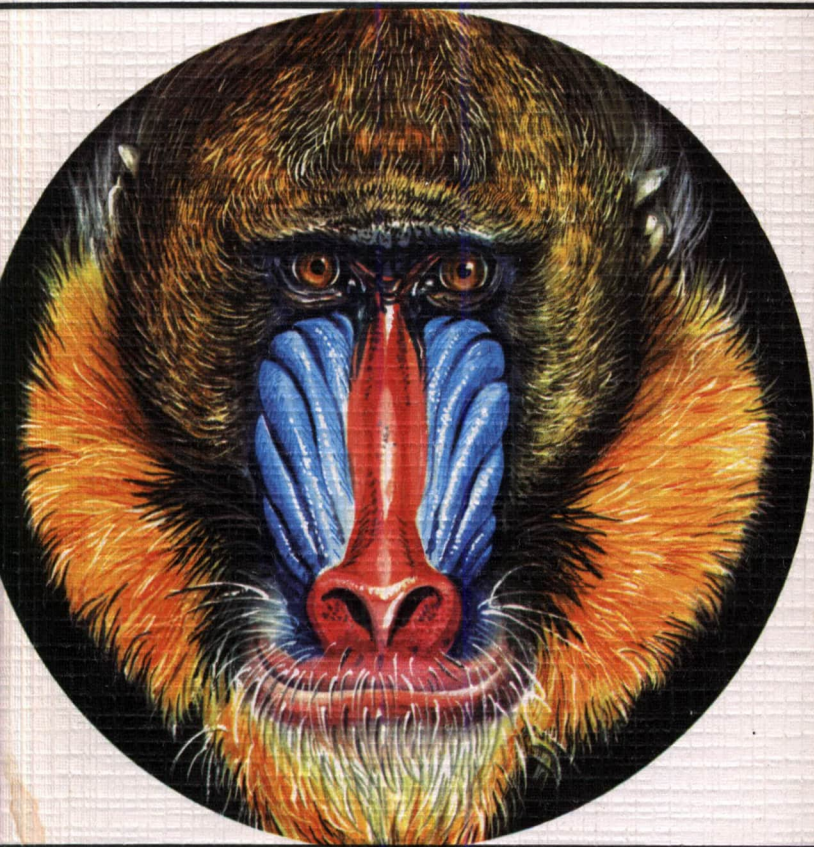


akzent

Erich Lange

Die Farben der Tiere





Erich Lange

Die Farben der Tiere

Urania -Verlag Leipzig Jena Berlin

Autor: Dipl.-Biol. Erich Lange, Bützow

Illustrationen: Reiner Zieger, Berlin

3., durchges. Auflage 1982

41.–60. Tausend. Alle Rechte vorbehalten

© *Urania-Verlag Leipzig/Jena/Berlin*

Verlag für populärwissenschaftliche Literatur, Leipzig 1979

VLN 212-475/84/82 LSV 1369

Lektoren: Brigitte Krumbiegel, Ingelore Naukkarinen

Einbandreihenentwurf: Helmut Selle

Typografie: Claus Ritter

Printed in the German Democratic Republic

Gesamtherstellung: INTERDRUCK Graphischer Großbetrieb

Leipzig – III/18/97

Best.-Nr.: 653 542 2

DDR 4,50 M

Inhalt

Farben und Formen im Tierreich 7

Von Evolutionsmechanismen 9

Wodurch erscheint ein Tier farbig? 14

Farben sind lebenswichtig 24

Färbung – Stoffwechsel – Vitalität 27

Gleiche Erbanlagen – zwei Farbtrachten 30

Schutztrachten 32

Evolution vor unseren Augen 48

Wie Darwin Farben und Schmuck deutete 51

Eine andere Deutung – Farben und Ornamente als
Mittel zum Drohen 61

Noch einmal: Die geschlechtliche Zuchtwahl 77

Farben im Familienleben der Tiere 90

Vorsicht vor bunten Farben! 96

So werden Angreifer irritiert, abgelenkt und abge-
schreckt 101

Mimikry und andere Täuschungsmanöver 104

Rätsel um unsere Bänderschnecken 117

Neues zu einem alten Problem: Nicht-Darwinsche
Evolution 123

Rückblick 126



Farben und Formen im Tierreich

Vieles auf unserer Erde erscheint den menschlichen Augen von bezaubernder Schönheit. Obgleich unsere Aufnahmebereitschaft hierfür im Laufe unseres Lebens allmählich abstumpft, fesselt uns stets von neuem der Anblick des Himmels, des Meeres und der Pflanzenwelt.

Auch die Tiere setzen uns immer wieder in Erstaunen, nicht nur durch ihre Behendigkeit und Eleganz, sondern oft auch durch ihre leuchtenden Farbkleider, ihre bizarren Formen und durch die Art und Weise, wie sie ihre körperlichen Vorzüge zur Schau stellen. Denken wir nur an das Rad eines balzenden Pfaus, die prächtigen Farben vieler tropischer Fische, die wir in unseren Aquarien bewundern können, oder an das glänzende Gefieder des Eisvogels, den man nicht zu Unrecht einen fliegenden Edelstein nennt. Aber auch die Welt der Insekten ist voller bunter, phantastisch geformter Gestalten, wenngleich sie für uns oft nicht so augenfällig sind wie die der Wirbeltiere.

Warum ist das alles so? Wir wollen uns hier auf das Problem der Herkunft der Schönheit im Tierreich, und zwar im Bereich des Optischen, beschränken. Doch wenden wir uns zunächst kurz dem Begriff „Schönheit“ zu, wie er im Zusammenhang mit den Ausführungen in diesem Buch zu verstehen und zu werten ist.

Die Dinge, die uns umgeben, unterscheiden sich dadurch, daß uns der Anblick einiger mit Freude erfüllt, andere uns gleichgültig lassen oder gar widerwärtig sind. Die ersteren

*Die Farbenpracht der Tierwelt ist von einer unermesslichen Vielfalt.
Von oben nach unten: Manilanektarvogel, Rüsselkäfer, Pinzett-
fisch, Seestern, Koralle*



Der Eisvogel (Alcedo atthis) ist der farbenprächtigste heimische Vogel.

bezeichnen wir als schön. Schön kann ein Gegenstand aber nur im Hinblick auf uns Menschen sein, denn es ist anzunehmen, daß vernunftbegabte Lebewesen anderer Welten, wenn es sie gäbe, einen ganz anderen Geschmack hätten als wir. Schönheit spielt im menschlichen Leben eine ganz wesentliche Rolle. Das zeigt sich am Aufwand, den wir mit Kleidung, Kosmetik und für die Ausgestaltung unserer Wohnungen treiben. Auch die Beschäftigung mit den Tieren hat über das rein Praktische hinausgehende oft ästhetische (also mit ihrer Schönheit zusammenhängende) Gründe. Nicht umsonst spricht man von »Zier«geflügel oder »Zier«fischen. Es ist daher sicher keine abwegige Frage, warum es auch oder gerade unter den Tieren so viele Formen gibt, die wir als schön empfinden.

Bis vor etwa zweihundert Jahren fragten sich die Menschen vielleicht: »Was mag sich der Schöpfer dabei

gedacht haben, als er alle diese Dinge in ihrer Vielfalt und Schönheit schuf?« Die Antworten waren dann natürlich ebenso willkürlich wie die Annahme eines Schöpfers der Welt. Doch die zu Beginn des 19. Jahrhunderts aufblühenden Naturwissenschaften hatten schon so viele Erscheinungen einer rationalen Erklärung zugänglich gemacht, daß sich weite Kreise der Bevölkerung ernsthaft und auf wissenschaftlicher Grundlage Gedanken über die Herkunft von Pflanzen und Tieren und damit auch über den Ursprung ihrer Farbtrachten und Ornamente machten.

Besonders die Entdeckung verschiedener fossiler Lebewesen, die mehr oder weniger von heute existierenden abwichen, führte allmählich zu der Erkenntnis, daß die heute lebende Tier- und Pflanzenwelt – und nicht zuletzt der Mensch – das Produkt eines allmählich fortschreitenden historischen Entwicklungsprozesses sind. In mühevoller Arbeit ist es der biologischen Forschung während der letzten 150 Jahre auch gelungen, mehr oder weniger gesicherte Vorstellungen darüber zu entwickeln, wodurch dieser Prozeß vorangetrieben wird.

Unsere Frage lautet also nun: »Wie war es möglich, daß die Evolutionsfaktoren, deren Wirken unsere heutige Organismenwelt hervorgebracht hat, auch alle diese bunten, leuchtenden Farben und Ornamente, diese harmonischen oder bizarren Formen und Gestalten entstehen ließen?«

Der Leser darf nun allerdings nicht erwarten, daß er hierauf und auf die vielen Probleme, die sich zu dieser Fragestellung ergeben, eine endgültige Antwort erhält. Vieles, was hier erläutert und diskutiert wird, ist wissenschaftlich gesichert; die Deutungen mancher Phänomene jedoch sind nur sehr wahrscheinliche Vermutungen, die sich zwar auf Beobachtungen stützen, deren exakter wissenschaftlicher Beweis aber noch aussteht.

Von Evolutionsmechanismen

Was wissen wir von diesen Evolutionsmechanismen? Den Schlüssel für das Verständnis der Evolution der Organismen liefert die Theorie von der natürlichen Auslese des

englischen Naturforschers Charles Darwin, die er 1859 in seinem berühmten Werk »Über die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl« der Öffentlichkeit vorlegte und durch die Zusammenstellung eines reichen Tatsachenmaterials ausführlich begründete.

Diese Theorie besagt, kurz gefaßt, folgendes: Befähigt eine besondere Eigenschaft ein Individuum, mehr geschlechtsreife Nachkommen hervorzubringen, als es der Durchschnitt seiner Artgenossen vermag, so wird diese Eigenschaft – vorausgesetzt, sie ist vererbbar – allmählich immer häufiger werden und früher oder später einmal bei jedem Tier der betreffenden Art vorhanden sein. Durch diesen Vorgang sollen sich die Arten nach und nach wandeln. Es liegt auf der Hand, daß sich auf diese Weise nur für die betreffenden Organismen nützliche Eigenschaften herausbilden können, denn nur sie vergrößern die Chance, sich erfolgreich fortzupflanzen. Kaum ein Merkmal kann sich diesem Vorgang entziehen: Körpergröße und -farbe, Anzahl der gelegten Eier oder der geborenen Jungen, Widerstandsfähigkeit gegen Krankheiten, Leistungsfähigkeit der Sinnesorgane usw. haben einen Einfluß auf die Anzahl der Nachkommen, mit der ein Organismus an der Zusammensetzung der kommenden Generation beiträgt. Diese Faktoren sind somit der natürlichen Auslese unterworfen.

Die Theorie von der natürlichen Zuchtwahl wurde Darwin durch die Praxis der Tier- und Pflanzenzüchter nahegelegt. Sie erzielten ja bekanntlich ihre neuen Rassen im wesentlichen dadurch, daß sie bevorzugt solche Exemplare zur Zucht verwenden, die die erwünschten Eigenschaften am deutlichsten aufweisen, und alle übrigen von der Fortpflanzung ausschließen. Die Züchter betreiben also eine künstliche Zuchtwahl. Darwin wußte noch nichts darüber, woher die zahlreichen erblichen Unterschiede stammen, die wir zwischen den Angehörigen jeder Art beobachten können und die sozusagen das Rohmaterial bilden, an dem seine natürliche Zuchtwahl ansetzt.

Die Vererbungsforschung unseres Jahrhunderts hat diese Frage gelöst. Das Erbmaterial, das die Organismen durch die Keimzellen an ihre Nachkommen weitergeben, bewirkt zwar einerseits, daß die Nachkommen ihren Eltern

wieder im wesentlichen gleichen. In ihm treten jedoch andererseits von Zeit zu Zeit in gesetzmäßig bestimmter Häufigkeit zufällige Abänderungen auf, in deren Folge sich die Jungen in irgendeiner Weise von ihren Eltern unterscheiden, oft sogar durch ein für die betreffende Art völlig untypisches Merkmal.

Diese sprunghaften Änderungen im Erbgut nennt man Mutationen. Vereinfacht kann man sagen, daß sie völlig richtungslos erfolgen und keine Beziehungen zu den Erfordernissen der Organismen erkennen lassen, in denen sie auftreten. Benötigen etwa die Angehörigen einer Art ein dichteres Fell, weil sich das Klima in ihrer Umgebung verschlechtert hat, so treten Mutationen, die eine Vermehrung der Haare zur Folge haben, bei ihnen keineswegs häufiger auf als z. B. bei Tieren tropischer Steppen.

Es soll hier noch erwähnt werden, daß die Kernschleifen oder Chromosomen der Zellkerne Träger der Erbanlagen (Gene) sind. Jedes Gen – auch das ist sehr vereinfacht gesagt – beeinflußt eine oder mehrere besondere Eigenschaften des Lebewesens. So gibt es Gene, die für die Augen- und Körperfarbe, die Länge von Haaren, Federn und Borsten, die Anzahl der gelegten Eier usw. »verantwortlich« sind.

Die moderne Evolutionsforschung hat eine Fülle von Tatsachen und Ergebnissen theoretischer Überlegungen zusammengetragen, die uns verstehen lassen, in welcher Weise Mutation und Selektion (Auslese) bei der Evolution zusammenwirken. Sie hat herausgefunden, daß neben diesen beiden Prozessen noch weitere an der Herausbildung der Welt der Organismen, wie wir sie heute vorfinden, beteiligt waren.

Sehr wichtig waren und sind bei evolutionären Vorgängen Neukombinationen von Erbfaktoren bei der geschlechtlichen Fortpflanzung. Durch sie entsteht eine Fülle verschiedener und immer wieder neuer Erbkombinationen, deren Lebenstauglichkeit sich dann durch die natürliche Auslese erweist.

Wesentlich ist auch die zumindest zeitweise Isolierung von Trägern günstiger Erbmerkmale von der Masse ihrer Artangehörigen. Das mag vielleicht überraschen. Aber auch zukunftsträchtiges Neues benötigt zu seiner Festi-

gung oft eine gewisse Abschirmung vom allgemein Üblichen.

Weil die natürliche Zuchtwahl als wesentlicher Faktor an der Entstehung der heutigen Lebewesen beteiligt war, müßten eigentlich alle Eigenschaften der Tiere, also auch Farben und Formen, ihren Trägern nützlich oder auch nur als Folge einer anderen mit ihnen verknüpften nützlichen Eigenschaft vorhanden sein.

Darwin blieb es selbstverständlich nicht verborgen, daß es zahlreiche Erscheinungen im Tierreich gibt, die anscheinend im Lebenskampf nur schädlich sein können. Es ist auf den ersten Blick nur schwer einzusehen, welchen Nutzen ein Pfauhahn von seinen zwar sehr schönen, aber sonst recht unbrauchbaren, vielleicht sogar hinderlichen Schwanzdeckfedern haben soll oder welchen Vorteil eine Schmetterlingsraupe von ihren bunten Farben hat.

Für viele dieser Fälle versuchte Darwin durch seine 1871 publizierte Theorie von der geschlechtlichen Zuchtwahl, auf die später noch eingegangen werden wird, eine Erklärung zu geben.

Ist nun aber für jede stammesgeschichtliche Veränderung die Mitwirkung von Auslese – sei es natürliche oder geschlechtliche – notwendig? Die Biologen kennen schon seit langem einen weiteren Evolutionsmechanismus, die sogenannte genetische Drift. Es ist möglich, daß sich bestimmte Eigenschaften – sogar schädliche – rein zufällig ungewöhnlich stark ausbreiten und andere verdrängen. Daß dieser Vorgang stattfindet, ist sicher. Unklar sind seine evolutionären Konsequenzen. Zweifellos werden ungünstige Eigenschaften nur sehr selten in das Erscheinungsbild einer Art eingebaut. Aber könnte es nicht sein, daß es neben nützlichen und schädlichen auch selektiv neutrale Merkmale gibt? Müssen wir z. B. annehmen, daß das Farbkleid eines Tieres grundsätzlich immer eine Bedeutung für seine Lebensfähigkeit hat? Oder ist es nicht vielleicht oft gleich, ob beispielsweise ein Käfer rote, blaue, gelbe, schwarze oder sonstwie gefärbte Flügeldecken hat?

Die moderne Biologie vermag hierauf noch keine eindeutige Antwort zu geben. Es stehen sich oft recht extreme Standpunkte gegenüber. So meinte der bekannte Verhal-

tensforscher Konrad Lorenz in einem 1964 gehaltenen Vortrag: »Im übrigen wüßte ich kein Merkmal einer höheren undomestizierten Tierart zu nennen, dessen Ausbildung ganz dem Zufall überlassen bleibt und demgegenüber die Frage ›Wozu?‹ sinnlos wäre . . . Richtiggestellt, ist diese Frage meiner Überzeugung nach prinzipiell immer beantwortbar.«

Für den entgegengesetzten Standpunkt sei eine Äußerung des sowjetischen Evolutionsforschers Sergej Sergejewitsch Tschetwerikow angeführt, die er schon 1926 in einem Artikel formulierte: »Die Systematiker kennen Tausende von Beispielen, wo Arten nicht durch adaptive, sondern vielmehr (im biologischen Sinn) neutrale Charaktere voneinander unterschieden sind. Zu versuchen, ihnen allen adaptive Bedeutung zuzuschreiben, ist eine wenig produktive und fruchtlose Tätigkeit, bei der man oft nicht weiß, worüber man mehr erstaunt sein soll, über die ungehemmte Phantasie der Autoren selbst oder über ihren Glauben an die grenzenlose Naivität ihrer Leser.«

Die Bedeutung dieses Problems wird uns klar, wenn wir einmal eine große Schmetterlingssammlung betrachten. Stehen wir auf dem Standpunkt von K. Lorenz, so muß es für jedes einzelne dieser unendlich vielen Farbmuster eine ganz bestimmte Entstehungsursache geben, die im Zusammenhang mit der Lebensweise des betreffenden Falters oder seiner Vorfahren steht. Jeder Streifen oder Farbkleck muß einen besonderen »Sinn«, eine Funktion im Leben des Schmetterlings haben oder durch genetische Kopplung mit einer solchen Funktion vorhanden sein.

Es ist offensichtlich, daß die Biologie, will sie diese Ansicht anerkennen, vor einer Sisyphusarbeit steht, denn es erscheint ziemlich hoffnungslos, für jede kleine Besonderheit eine Erklärung zu finden. Noch schwieriger wird dann der Nachweis zu erbringen sein, daß diese Erklärung auch wirklich die richtige ist.

Akzeptieren wir dagegen die Auffassung Tschetwerikows, so entfällt diese Aufgabe. Der Grund für eine bestimmte Zeichnung ist nach seiner Interpretation in vielen Fällen einfach der Zufall. Wir werden im Abschnitt über die sogenannte »Nicht-Darwinsche Evolution« noch einmal auf diese Frage zurückkommen.

Die moderne Verhaltensforschung hat jedoch gezeigt, daß es für viele Besonderheiten der Färbung möglich ist, ihre Bedeutung im Leben der Tiere zuverlässig zu ermitteln. Man könnte z. B. annehmen, daß der rote Fleck auf dem Schnabel einer Silbermöwe nur eine »Laune der Natur« sei, denn viele andere Möwenarten kommen offensichtlich auch ohne einen solchen Fleck ganz gut aus. Und doch spielt dieser Farbtupfer eine ganz wesentliche Rolle für die Arterhaltung dieser Vögel: Er veranlaßt die Möwenküken zu Bettelbewegungen, die die Altvögel animieren, ihre Jungen zu füttern.

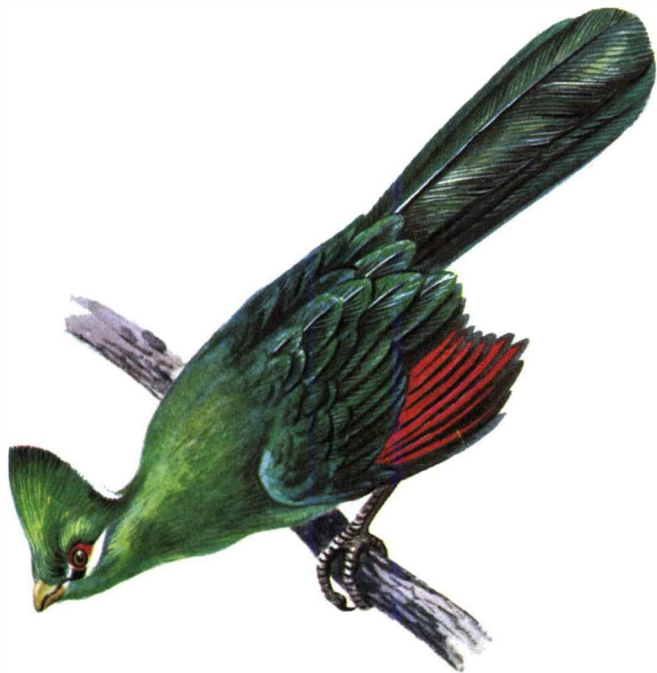
Wären wir besser darüber unterrichtet, welche Faktoren für das Leben vieler Tierarten eine Bedeutung haben, würden wir sicher auch bei vielen anderen Formen wissen, warum sie gerade so und nicht anders gefärbt oder geschmückt sind. Aber es ist wohl verfehlt, grundsätzlich hinter jedem Zeichnungsmerkmal oder jeder Struktur eine besondere Bedeutung sehen zu wollen.

Wodurch erscheint ein Tier farbig?

Bevor wir uns näher mit der Wirkung der Evolutionsfaktoren bei der Herausbildung von Farbtrachten befassen, sollten wir uns erst einmal vergegenwärtigen, wodurch die Färbung eines Tieres hervorgerufen wird.

Oft ist diese Färbung einfach durch die Substanzen bedingt, die die Körperhülle eines Tieres bilden. Beispielsweise ist die Grundfarbe vieler Insekten ein gelbliches Braun, denn das ist die Eigenfarbe ihres Außenskeletts, ihres Panzers, der aus Chitin und Eiweißen besteht, die durch Chinone gegerbt sind. So läßt sich die Frage, warum diese Struktur eine braune Farbe hat, mit dem rein biochemischen Vorgang der Gerbung erklären.

Häufig ist die Körperhülle aber mehr oder weniger farblos und durchsichtig, so daß das Aussehen des Tieres durch die Farbe seiner inneren Organe oder durch sein Blut bestimmt wird. So tragen die Gonaden (Keimdrüsen), die durch den gallertartigen Körper vieler Medusen hindurchschimmern, wesentlich zur zarten Schönheit dieser Meerestiere bei. Die Larven unserer heimischen Zuckmücken



Das Gefieder des afrikanischen Federhelmturakos (Tauraco persa corytaix) erhält seinen grünen, dem Charakter seiner Umgebung angepaßten Farbton durch das kupferhaltige Turacoverdin, das nur bei ihm und seinen engsten Verwandten auftritt.

(*Chironomus plumosus*), die jedem Aquarianer als »rote Mückenlarven« bekannt sind, erhalten ihr Aussehen durch das Hämoglobin ihrer Leibeshöhlenflüssigkeit.

Farbigkeit durch Pigmente

Meistens wird aber das Äußere der Tiere durch Farbstoffe (Pigmente) bestimmt, die in ihre Panzer, Schuppen, Haare, Federn oder die Zellen ihrer Haut eingelagert sind.

Nur recht selten sind diese Pigmente chemische Verwandte der roten Blutfarbstoffe (Hämoglobine), die Eisen in ihrem Molekül enthalten und ähnlich gebaut sind wie das Blattgrün (Chlorophyll) der Pflanzen. Echtes Blattgrün kommt in tierischen Geweben nicht vor. Abbauprodukte

des Hämoglobins sind die Gallenfarbstoffe, denen das Grün in den Zellen der Haut der Laubheuschrecken (*Tettigoniidae*) nahesteht. Einige dem Hämoglobin verwandte Farbstoffe enthalten Kupfer statt Eisen; so das rotviolette Turacin in den Flügelfedern einiger afrikanischer Bananenfresser (*Musophaga*-Arten) und das grüne Turacoverdin des Riesenturakos (*Corythaeola cristata*).

Weit verbreitet im Tierreich sind die Melanine. Das sind gelbbraune bis schwarze Farbstoffe, die meistens als Körnchen vorkommen.

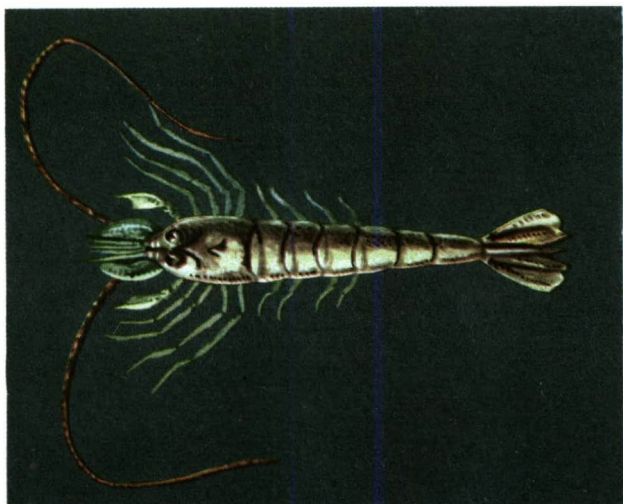
Melanine sind im Panzer vieler Insekten und in manchen Schuppen von Schmetterlingsflügeln vorhanden, ebenso in der Ober- und Unterhaut vieler Wirbeltiere, in den Haaren der Säuger und den Federn der Vögel. Seltsamerweise fehlen sie bei den Pflanzen fast völlig. Daher kennen wir auch keine schwarzen Blüten.

Häufig treten auch Pterine als weiße, gelbe oder rote Farbstoffe, z. B. in den Flügelschuppen von Kohlweißling (*Pieris brassicae*) und Zitronenfalter (*Gonepteryx rhamni*), auf.

Der silbrige Glanz vieler Fischeschuppen rührt von einem Nukleinsäurebaustein, dem Guanin, her, das in weißen Farbzellen, den sogenannten Guanophoren, vorhanden ist.

Alle diese Farbstoffe sind entweder innerhalb von normalen Oberhautzellen zu finden oder in besonderen Farbzellen, den Chromatophoren, die meistens in der Unterhaut liegen. In der Regel enthält eine Chromatophore nur das Pigment eines Typs. So kennen wir die schon erwähnten Guanophoren, schwarze Melanophoren, rote Erythrophoren und gelbe Xanthophoren. Es können aber auch verschiedene Pigmente in einer einzigen Chromatophore liegen. Die Sandgarnele (*Crangon crangon*) besitzt neben monochromatischen Farbzellen noch dichromatische mit schwarzem und gelbem Pigment, trichromatische mit braunen, gelben und roten, ja sogar tetrachromatische Chromatophoren mit schwarzen, roten, weißen und gelben Farbstoffen.

Die Chromatophoren sind häufig sehr verzweigte Zellen, die die Fähigkeit haben, ihren Farbstoff unterschiedlich in ihrem Zelleib zu verteilen. Strömt er in die Ausläufer, so



Die Sandgarnele (Crangon crangon) verfügt über Farbzellen (Chromatophoren) mit zwei oder mehreren verschiedenen Pigmenten.

tritt er im äußeren Erscheinungsbild des Tieres deutlicher hervor, konzentriert er sich um den Zellkern, so verschwindet die entsprechende Farbe mehr oder weniger. Durch diese Vorgänge ist es vielen Tieren möglich, ihre Farbe je nach Untergrund, Beleuchtung oder psychischem Zustand zu variieren.

Physikalische Prinzipien, die Farben bewirken

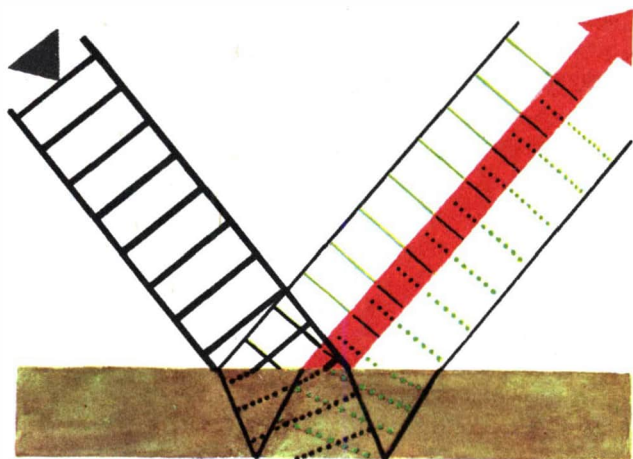
Neben der Farbgebung durch Pigmente wird das Äußere vieler Tiere durch sogenannte Strukturfarben bunt gestaltet. Ihre Entstehung beruht vor allem auf zwei physikalischen Phänomenen: Entweder sind es »Farben dünner Blättchen«, wie wir sie von bunten Seifenblasen her kennen, oder sie entstehen durch Beugung und Interferenz des Lichtes an feinen Gittern.

Für die Farbgebung fester Körper nach dem letzteren Prinzip kennen wir keinen Fall aus der unbelebten Natur, jedenfalls nicht für den Bereich des sichtbaren Lichtes.

Erst im Größenbereich der Moleküle sind viele anorganische Stoffe so regelmäßig gebaut, daß Röntgenstrahlen in geordneter Weise durch sie interferieren. Um so erstaunlicher ist es, daß bei Lebewesen, auch in der Größenordnung, in der Lichtwellen zur Interferenz veranlaßt werden können, Gitter mit der nötigen Präzision entwickelt sind, so daß ein einheitlicher Farbeindruck entsteht.

Die Farben kommen in beiden Fällen dadurch zustande, daß von diesen Strukturen reflektierte Lichtwellen unterschiedlicher Schwingungsphase aufeinandertreffen und miteinander interferieren, das heißt, sich entweder gegenseitig abschwächen oder gar auslöschen. Trifft ein Wellental auf einen Wellenberg, so neutralisieren sich beide, in gleicher Phase aufeinandertreffende Wellen verstärken sich. Es wird immer nur eine Farbe des sichtbaren Spektrums ausgelöscht, und das reflektierte Licht hat dann den Ton der Komplementärfarbe (statt Rot Grün). An dünnen Blättchen entsteht der erforderliche Gangunterschied des Lichtes durch Reflexion an der Ober- und Unterseite der feinen Schichten, an den Gittern entsteht er dadurch.

Reflexion und Farbentstehung an einem dünnen Blättchen. Der grüne Anteil des Lichts wird ausgelöscht, der reflektierte Strahl erscheint rot.





*Die Schillerfarben des bunten Gefieders der Trogoniden Quetzal (*Pharomachrus mocino*) und des Zitronengelben Trogons (*Trogon citreolus*) kommen durch rein physikalische Effekte zustande.*

daß das Licht von sehr dicht hintereinanderliegenden Gitterpunkten reflektiert wird.

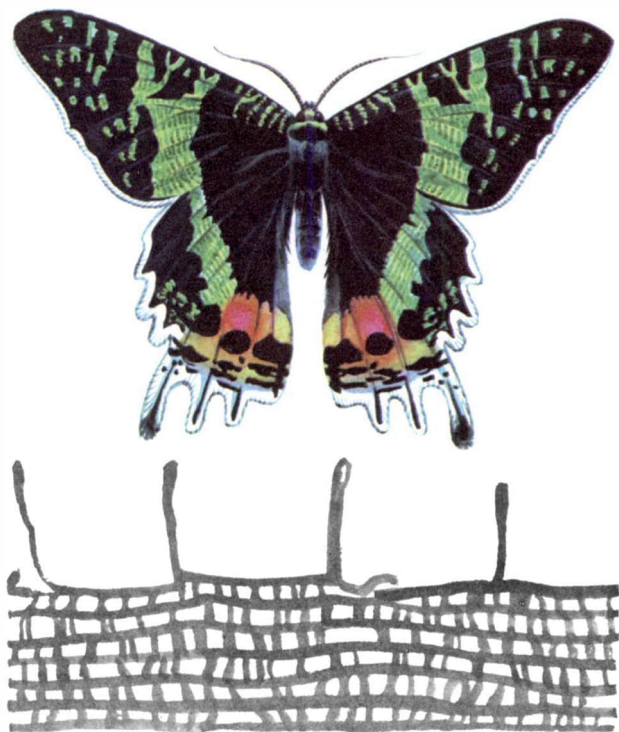
Welche Farbe erscheint, hängt bei den Blättchenfarben von der Dicke der Schichten, von dem Unterschied in ihrem Lichtbrechungsvermögen und von dem Winkel ab, in dem das Licht einfällt. Für die Gitterfarben ist vor allem der Abstand der Gitterpunkte in der Richtung des Lichteinfalls ausschlaggebend.

*Die prachtvollen schillernden Farben tropischer Schmetterlinge, hier der Männchen von *Morpho portis* (links) und *Urania ripheus* (rechts), entstehen nach dem Prinzip der »Farben dünner Blättchen«. Die Blättchen werden aber bei beiden Faltern durch völlig verschiedene Mittel hervorgebracht: Die Flügelschuppen von *Morpho* haben tannenbaumartige Auswüchse, bei *Urania* hingegen zeigt das Elektronenmikroskop eine Schichtung innerhalb der Schuppe.*



Ein dunkler Untergrund verstärkt durch die Beseitigung von störendem Nebenlicht die Leuchtkraft dieser Farben. Derartige Strukturfarben glänzen metallisch. Ihr Ton ändert sich oft stark mit dem Blickwinkel, unter dem man sie betrachtet.

Die dünnen Blättchen oder Gitter sind nun in den unterschiedlichsten Formen vorhanden. Selbst da, wo man vermuten könnte, daß eine ähnliche Grundlage für verschiedene Farben vorliegt, sind die Strukturen, die sie hervorbringen, oft von ganz unterschiedlicher Art. Die Flügel vieler tropischer Schmetterlinge prunken mit prachtvollen Schillerfarben. Während aber bei der Gattung *Urania* dieser Effekt durch eine feine, nur im Elektronenmikroskop nachweisbare Schichtung innerhalb der die Flügel bedeckenden Schuppen entsteht, sind bei der Gattung



Morpho kleine, parallelziehende Leisten auf ihren Flügelschuppen ausgebildet. Von diesen Leisten gehen beiderseits dicht übereinanderliegende feine Lamellen aus, so daß sie im Querschnitt etwa wie Tannenbäumchen aussehen.

Der bunte Schiller der Vogelfedern kommt häufig durch Mitwirkung von Melaninkörnchen zustande und entsteht in den Radian der Federn. Radian sind winzige Strahlen, die die Federäste (Rami) durch ihre Haken miteinander zu einer festen Federfahne verbinden. Bei schillernden Federn sind die Radian in die Federebene gedreht, verbreitert und auch verlängert. Die dazu führenden Entwicklungsvorgänge werden mit großer Wahrscheinlichkeit durch die Einlagerung von Melanin gefördert; denn bei Albinos stehen die Radian senkrecht zur Ebene der Federfahne und sind viel schmaler und kürzer als bei den Federn bunter Vögel der gleichen Art.

Man nimmt heute – im Gegensatz zu älteren Auffassungen – an, daß das farberzeugende Blättchen meistens nicht die äußere pigmentfreie Hornschicht der Feder ist, denn ein einzelnes Blättchen kann nicht Farben mit der bei vielen Vögeln vorhandenen Intensität hervorbringen, sondern daß hierfür die Melaninkörner in den Radian verantwortlich sind.

Auch bei den Federn gibt es erstaunlich verschiedene Mittel, wodurch die Farben entstehen. Selbst innerhalb einer Gruppe nahe verwandter Vögel gibt es Unterschiede: In der Familie der Trogoniden werden beim mittelamerikanischen Quetzal (*Pharomachrus mocino*) und beim Pfautrogon (*Pharomachrus pavoninus*) aus Ekuador die Blättchen durch flache, luftgefüllte Melaninscheibchen gebildet, in den Radian der Federn der Gattung *Trogon* liegen zahlreiche Schichten von hohlen, luftgefüllten Melaninröhrchen.

Der Anteil der verschiedenen Schichten (Horn, Melanin oder Luft) an der Farberzeugung ist bei den einzelnen Bautypen unterschiedlich.

Die herrlichen Farben der Pfauenfeder bilden sich nach dem Prinzip der Interferenz an einem Gitter. Das Gitter der Melaninkörnchen in den Radian muß mit einer Genauigkeit von mindestens 0,00001 mm erzeugt werden, um einen



Bartgeier (Gypaetus barbatus). Die rostrote Farbe des sitzenden Vogels rührt vom eisenoxidhaltigen Untergrund her, mit dem er wiederholt in Berührung gekommen ist. Der fliegende Geier zeigt das natürliche Grauweiß des Rumpfgefieders.

einheitlichen Farbeindruck hervorzurufen! Die unterschiedlichen Farben der Augenzeichnung kommen durch verschiedenen Abstand der Schichten des Gitters zustande.

Alle diese Tatsachen zeigen deutlich, daß die Strukturfarben kein zufälliges Beiprodukt der stammesgeschichtlichen Entwicklung sein können. Sie müssen im Leben dieser Tiere eine wesentliche Aufgabe haben, denn sonst hätten diese verschiedenartigen, sinnvollen, in jedem Individuum immer wieder mit höchster Präzision hervorgebrachten Vorkehrungen zu ihrer Erzeugung nicht entstehen können.

Erwähnt soll noch werden, daß im Tierreich Farben auch noch nach einem weiteren physikalischen Prinzip entstehen: Wird ein trübes Medium von einem dunklen Körper hinterlagert, so entsteht durch die Beugung des Lichtes ein blauer Farbton. Hierauf beruht die blaue Farbe verschiedener Libellen. Es ist das gleiche Phänomen, durch das uns der Himmel blau erscheint.

Gelegentlich wird die Färbung von Tieren durch Symbiose mit Pflanzen erzeugt. Die grüne Farbe unserer Süßwasserpolypen (*Chlorohydra*) z. B. rührt von zahlreichen Algen der Gattung *Chlorella* her, die in ihren Körperzellen leben.

Farben sind lebenswichtig

Die Entstehung eines Farbmerkmals wird uns grundsätzlich verständlich, wenn wir den Selektionsvorteil erkennen, der sich aus ihm ergibt. Wir werden also versuchen müssen, den Nutzen der Farben für ihre Besitzer herauszufinden.

Das Vorhandensein der Blutfarbstoffe erklärt sich aus ihrer Aufgabe bei der Atmung. Das rote Hämoglobin ist in der Lage, Sauerstoff aufzunehmen, zum Verbrauchsort zu transportieren und dort wieder abzugeben. Die gleiche Aufgabe haben das ebenfalls eisenhaltige, grüne Chlorocruorin einiger Meeresringelwürmer und das Haemozyanin der Krebse und Weichtiere. Haemozyanin enthält Kupfer in seinem Molekül und ist, mit Sauerstoff beladen, blau gefärbt, nach dessen Abgabe aber farblos.

Auch unschädliche Stoffwechselendprodukte können Farbstoffe sein. Viele Stoffe werden, besonders wenn ihre Konzentration stark ansteigt, giftig. Kann der Körper sie nicht sofort ausscheiden, wandelt er sie zunächst in unschädliche Verbindungen um, die oft farbig sind. Das Hämoglobin, das aus den regelmäßig zerfallenden roten Blutkörperchen frei wird, ist für die Zellen des tierischen Organismus schädlich und wird daher zu harmlosen Gallenfarbstoffen umgebildet. Eine wesentliche Bedeutung hat die Pigmentierung der äußeren Körperhülle für den Schutz gegen die Sonnenstrahlung, besonders gegen deren ultravioletten Anteil. Tiere, auf die kein Licht einwirkt, sind oft farblos, wie z. B. viele ständige Bewohner dunkler Höhlen oder Parasiten, die im Körperinneren ihrer Wirte leben.

Die Pigmente der Körperhülle können aber auch für die Ausnutzung der Sonnenwärme eine Bedeutung haben. Ein stark pigmentierter Körper speichert mehr Sonnenwärme als ein durchsichtiger. So konnte man unter dem weitgehend durchsichtigen, 10 cm dicken Gallertschirm einer Wurzelmundqualle (*Rhizostoma pulmo*) nach einiger Zeit die gleiche Wassertemperatur messen wie unmittelbar neben dem Tier; aber unter dem nur 1,5 cm dicken, blauen Glockenrand war das Wasser um 1 bis 1,5°C kälter als in der Umgebung. Daß in diesem Falle die Farblosigkeit des Schirms lebenswichtig ist, ergab sich aus einem weiteren Versuch: Medusen, die einen roten Farbstoff aufgenommen hatten, vermochten zwar im Dunkeln zu leben, gingen aber bei Lichteinwirkung zugrunde.

Sicher spielt auch bei lichtundurchlässigen Tieren die Körperfarbe eine Rolle für den Wärmehaushalt, denn helle Körperoberflächen reflektieren mehr Sonnenstrahlen als dunkle. Bei Insekten ist der Beitrag der Wärmeproduktion des eigenen Stoffwechsels zu ihrer Körpertemperatur in der Regel unbedeutend. Sie wird vielmehr weitgehend durch die Umgebungstemperatur und die Sonneneinstrahlung bestimmt. Deshalb sind die Frühjahrsformen des nordamerikanischen Falters *Colias eurytheme* dunkel, die Sommerformen dagegen hell gefärbt.

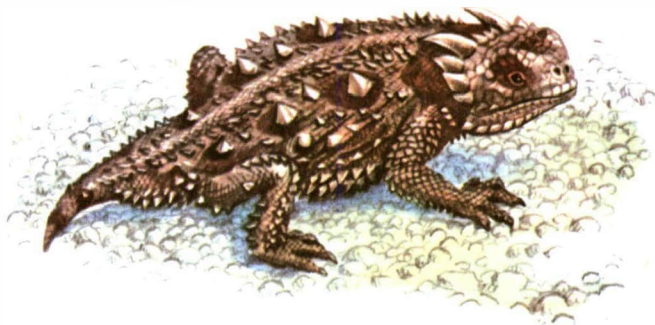
Vermutlich ist der physiologische Farbwechsel der Krötenechsen (*Phrynosoma*) aus dem Hochland von

Mexiko ähnlich zu verstehen. Diese kleinen Leguane sind morgens und abends dunkel, mittags und nachts dagegen hell. Sie können daher in den kühlen Tageszeiten mehr Sonnenwärme aufnehmen als mittags, wo es auch in dem dortigen rauen Klima sehr warm wird. Eine Dunkelfärbung zur Nachtzeit wäre sinnlos, weil keine Strahlung vorhanden ist, die absorbiert werden könnte.

Für das zuverlässige Funktionieren der Augen vieler Tierarten ist es wichtig, daß das Licht nur aus einer ganz bestimmten Richtung auf die Sinneszellen trifft. Licht aus anderen Richtungen wird durch Pigmente abgeschirmt. Diese Aufgabe erfüllt z. B. das Pigmentepithel der Netzhaut des Wirbeltierauges. Vielleicht ist das auch die Aufgabe der kleinen roten oder schwarzen Stigmen (Augenflecke) vieler Einzeller. Möglicherweise handelt es sich bei den Farbstoffen der Stigmen aber schon um lichtempfindliche Substanzen, ähnlich dem Sehpurpur (Rhodopsin), der bei der Reizaufnahme in den Sehnervenzellen der höheren Tiere mitwirkt.

Zusammenfassend können wir sagen: Es gibt zwar für verschiedene Farbstoffe lebensnotwendige Funktionen, aber diejenigen Pigmente, die in der Regel den äußeren Gesamteindruck der Tiere bestimmen, haben nur zwei physiologische Aufgaben für ihre Träger, den Schutz des Körpers gegen Sonnenstrahlung und damit eine günstige Wirkung auf seinen Wärmehaushalt.

Durch physiologischen Farbwechsel kann die mexikanische Krötenechse (Phrynosoma) in der kühleren Tageszeit mehr Sonnenwärme aufnehmen.



Färbung — Stoffwechsel — Vitalität

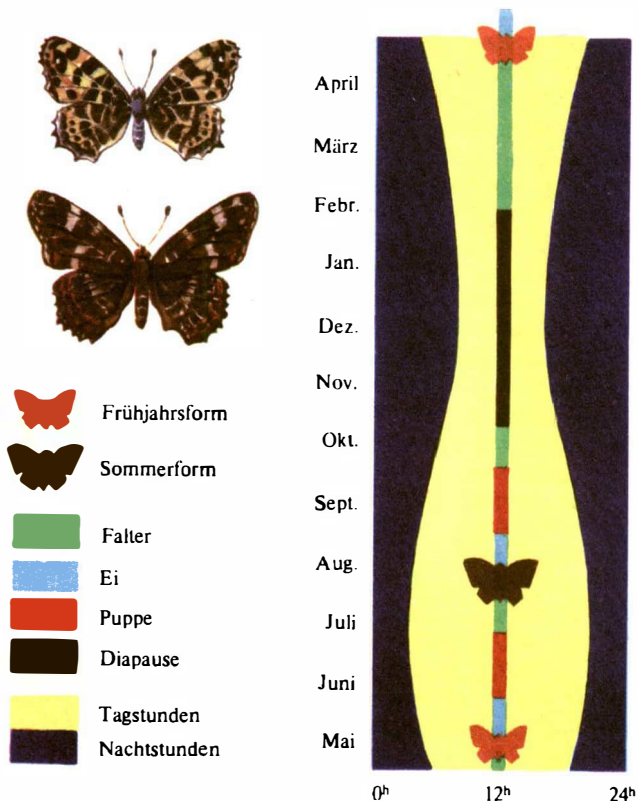
Obwohl die Farbe der Körperhülle den Stoffwechsel meistens wenig oder nicht beeinflußt, besteht doch nicht selten ein auffälliger Zusammenhang zwischen beiden Faktoren. Bei wohl fast allen Tierarten treten hin und wieder abweichende Farbschläge auf. Wir kennen von der grauen Hausmaus nicht nur weiße (albinotische), sondern auch gelbe und schwarze Varianten, und unter den vielen tausend Vögeln der häufig auftretenden Arten kann mitunter ein abweichend weiß gefärbtes Exemplar oder ein Vogel mit einigen weißen Federn in seinem sonst bunten Kleid vorkommen.

Warum sind diese Tiere so selten? Das kann verschiedene Ursachen haben. Vielleicht sind sie — besonders wenn es sich um Albinos handelt — zu auffällig, so daß sie leichter als ihre normalfarbigen Artgenossen von Verfolgern entdeckt werden; möglicherweise sind sie auch benachteiligt, weil sie wegen ihrer Farbe von ihren Artgenossen als Geschlechtspartner abgelehnt werden. Von den Pinguinen berichtet man, daß sie in ihren großen Brutkolonien auf albinotische Jungtiere, die gelegentlich vorkommen, einhacken und sie zu töten versuchen.

Bei Tieren, die vom Menschen gehalten werden, scheiden diese Faktoren weitgehend aus, und so sind bei Haustieren und bei anderen von ihm gepflegten Arten viele verschiedene Farbschläge als Rassen gezüchtet worden.

Es hat sich aber herausgestellt, daß solche vom Wildtyp abweichenden Formen oft verhältnismäßig schwer zu züchten sind. Häufig sind sie weniger fruchtbar als ihre normalfarbenen Artgenossen, wachsen langsamer und sind anfälliger gegen Krankheiten. Das rührt daher, daß albinotische, flavistische (gelbe), melanistische (schwarze) oder anders abweichend gefärbte Organismen durch Änderungen des Erbmaterials (Mutationen) in den Keimzellen ihrer Vorfahren entstanden sind, die meistens erbliche Defekte darstellen, denn nur sehr selten führt einmal eine Mutation zu einer genetischen Verbesserung.

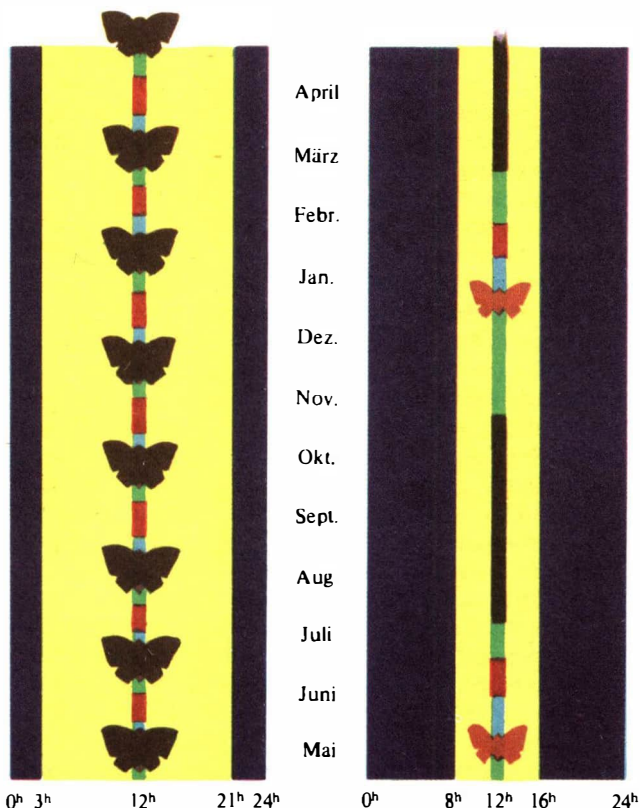
Weiß gefärbte Individuen entstehen durch Mutationen, die die Funktionstüchtigkeit eines Enzyms, das für die Farbentstehung unbedingt nötig ist, herabsetzen oder des-



*Die Entstehung der Saisonformen des Landkärtchensalters (*Araschnia levana*) unter natürlichen Bedingungen (links), bei dauerndem künstlichem Langtag (Mitte) und dauerndem künstlichem Kurztag (rechts)*

sen Bildung verhindern. Gelbe Tiere entwickeln sich oft dann, wenn ein Enzym für die Melaninsynthese fehlt, so daß nun das sonst verdeckte Gelb hervortreten kann.

Die Lebensschwäche vieler abweichend gefärbter Tiere erklärt sich also daraus, daß ihre farbliche Besonderheit häufig durch eine erbliche Veränderung im Enzymsystem entsteht. Da diese Enzyme nicht nur bei der Bildung von Farbstoffen eine Rolle spielen, ist es verständlich, warum solche Tiere ihren normalgefärbten Artgenossen oft unterlegen sind.



Es kommt mitunter aber auch vor, daß die seltenere Form die lebensstüchtigere ist. Von einem weitverbreiteten europäischen Schmetterling, dem Birkenspanner (*Biston betularia*), kennen wir zwei Formen: die schwarz-weiße, ihrer natürlichen Umgebung recht ähnliche *forma typica*, und die schwarze *forma carbonaria*, die über *typica* dominant ist. Das heißt, wenn ein Tier die Anlagen für beide Färbungen in sich trägt, so wird es schwarz. Diese heterozygoten, schwarzen Falter sind offensichtlich vitaler als die hellen, schwarz-weiß gesprenkelten der *forma typica*. Damit hängt es möglicherweise zusammen, daß sich die schwarze Form immer mehr ausbreitet.

Ein anderes Beispiel: Bei der brasilianischen Taufliche *Drosophila polymorpha* können drei verschieden ge-

zeichnete Hinterleiber auftreten. Die hellste Form ist die lebensuntüchtigste, die Fliegen mit einem mittelstark pigmentierten Hinterleib sind die vitalsten und wieder die Heterozygoten. Die erhöhte Vitalität dieser Fliegen hat nun aber sicher nichts mit der Zeichnung zu tun, sondern beruht auf Gründen, aus denen heraus auch bei anderen Arten viele heterozygote Formen besonders lebensstüchtig sind.

Auf diese Erscheinungen soll hier nicht näher eingegangen werden. Etwas sollte uns aber klarwerden: Die besondere Farbe einer Tierart muß nicht unbedingt darum vorhanden sein, weil sie den Tieren nützt. Sie kann der Art oft deshalb ihr Gepräge geben, weil die Faktoren, die sie hervorbringen, anderweitig eine nützliche Funktion haben! Die Verbindung eines Farbmerkmals mit einer anderen Eigenschaft kann schon genetisch festgelegt sein. Liegt ein »Farbgen« im Chromosom sehr dicht neben einem Gen, das ein anderes wichtiges Merkmal des Tieres beeinflußt, so werden beide fast immer zusammen vererbt. Die Genetiker sagen, beide Gene sind eng gekoppelt.

Diese Überlegungen sollten uns bei allen folgenden Erörterungen gegenwärtig sein, wenn wir auch nicht wieder ausdrücklich auf sie zurückkommen werden.

Gleiche Erbanlagen — zwei Farbtrachten

Im allgemeinen beruhen verschiedene Färbungen auf erblichen Unterschieden. Das ist aber nicht immer so. Ein auch bei uns vorkommender Edelfalter, der Landkärtchenfalter (*Araschnia levana*), existiert in zwei Farbformen, die so verschieden aussehen, daß sie ursprünglich als zwei selbständige Arten beschrieben wurden. Die Frühjahrsform (*forma levana*) ist braunrot mit schwarzen Flecken, während die Sommerform (*forma prorsa*) dunkle, fast schwarze Flügel hat, die mit einer weißen Bindenzeichnung versehen sind.

1954 gelang es H. J. Müller, den auslösenden Faktor für diesen Saisondimorphismus zu finden. Ob die *prorsa*- oder die *levana*-Form entsteht, hängt davon ab, ob die Puppen eine Entwicklungsruhe (Diapause) durchmachen oder

nicht. Die aus den Eiern der Sommerform hervorgehenden Puppen entwickeln sich im späten Herbst und im frühen Winter nicht weiter. Das bewirkt, daß im April die braunrote Frühjahrsform schlüpft. In den Puppen aus den Eiern dieser Generation geht die Verwandlung zum Schmetterling sehr schnell vonstatten, so daß schon im Juli die dunkle Sommerform die Puppe verläßt. Der Umweltfaktor, der darüber entscheidet, ob eine Diapause stattfindet oder nicht, und damit das Farbkleid des Falters bestimmt, ist die Tageslänge während des Raupenstadiums. Kurztag (nicht über 14 Stunden Tageslicht) veranlaßt die Auslösung einer Diapause. Langtag (nicht weniger als 18 Stunden Licht), wie er im Mai und Anfang Juni herrscht, unterdrückt sie. H. J. Müller konnte durch das Schaffen künstlicher Langtage im Laufe eines Jahres acht *levana*-Formen hintereinander erzielen.

Die Festlegung der Entwicklungsrichtung durch die Tageslänge in eine der beiden Falterformen erscheint in diesem Fall sehr sinnvoll. Alle anderen Umweltfaktoren, die noch dafür in Frage kämen, wie Temperatur, Luftfeuchtigkeit und Nahrungsangebot, sind auch zu einer bestimmten, engbegrenzten Jahreszeit sehr großen Schwankungen unterworfen. Die Tageslänge nimmt hingegen in jedem Jahr in ständig gleichem Rhythmus zu und ab. Sie ist daher der denkbar zuverlässigste Auslöser.

Über den Anpassungswert der beiden Falterformen an die Lebensbedingungen während der Jahreszeiten, in denen sie auftreten, ist nichts bekannt. Beide Formen von *Araschnia levana* haben die gleichen Erbanlagen, und doch bewirkt ein einziger Umweltfaktor, daß sich zwei vollkommen verschieden aussehende Falter entwickeln. Bei anderen Schmetterlingen ist es durch für die betreffenden Arten ungewöhnliche Temperatureinflüsse auf die Puppen möglich, in der Färbung recht abweichende Exemplare zu erzielen.

Schutztrachten

Schutz durch physiologischen und morphologischen Farbwechsel

Wer einmal Gelegenheit hat, in einem großen Aquarium mit verschieden geformtem und gefärbtem Untergrund einen Schwarm Schollen (*Pleuronectes platessa*) oder Flundern (*Pleuronectes flesus*) zu beobachten, wird von diesem Schauspiel tief beeindruckt sein: Im scheinbar leeren Becken löst sich plötzlich ein grauer Fisch von einem ebenso einfarbig schiefergrauen Felsen. Und dann geschieht etwas Merkwürdiges. Der Fisch hat sich inzwischen auf dem groben Kies des Beckenbodens niedergelassen. Anfänglich war er dort als ein einfarbig grauer Fleck deutlich sichtbar, nach wenigen Minuten beginnt er sich jedoch aufzuhellen. In kurzer Zeit hat er sich völlig der Farbe des Untergrundes angepaßt, nicht nur durch seine hellere Farbe, sondern auch durch seine Körperzeichnung, die die Granulierung des Kiesel bis ins kleinste nachahmt.

Man fragt sich, wie das möglich ist. Nun, es geht alles mit natürlichen Dingen zu. Der Fisch nimmt durch seine Augen die Färbung seiner Umwelt wahr und gibt über das Nervensystem den Chromatophoren seiner Haut die entsprechenden Signale, ihre Farbstoffe entweder auszubreiten oder zu konzentrieren – bei geeigneter Organisation seines Nervensystems also kein »Wunder«. Dieser physiologische Farbwechsel der Scholle ist ein besonders anschauliches Beispiel dafür, welche Leistungen lebende Organismen ständig vollbringen. Er zeigt uns damit in eindringlicher Form, was die Evolutionstheorie, die ja die Entstehung aller dieser Dinge verständlich zu machen hat, leisten muß. Das Problem besteht nicht so sehr darin, zu verstehen, wie »die Maschine« gebaut ist, die diese Leistung vollbringt – unsere Techniker wären sicher in der

Reich ist die Farbenpracht der Tagfalter aller Kontinente. Auffallend gefärbt sind jedoch meist nur die Oberseiten ihrer Flügel; die beim sitzenden Falter hochgeschlagenen Unterseiten sind dagegen oft unscheinbar. Von oben nach unten: Blutfleck (links), Tagpfauenauge (rechts), Mesosemia croesus, Schwalbenschwanz, Dukatenfalter, Blattfalter.



Lage, einen Apparat zu konstruieren, der seine Farbe genauso gut an seine Umgebung anpassen kann wie die Scholle –, sondern die Frage lautet vielmehr: Wie konnte das entstehen?

Nach unserem heutigen Wissen um diese Vorgänge muß sich die Fähigkeit, sich dem Untergrund anzupassen, Schritt für Schritt entwickelt haben, indem nacheinander die verschiedenen Chromatophorentypen entstanden und sich die Koordination dieser Farbzellen mit dem Nervensystem und den Sinnesorganen allmählich verbesserte. Obwohl diese Merkmale richtungslos variierten, wurden doch diejenigen erblichen Abänderungen, die eine gewisse, und sei es auch noch so geringe Verbesserung des Anpassungsvorganges mit sich brachten, im »struggle for life« (»Kampf ums Dasein«) durch natürliche Auslese allmählich angereichert. Schwer vorstellbar? Sicher, aber dafür stand auch unvorstellbar lange Zeit zur Verfügung. Der Vorteil dieser Anpassungsfähigkeit liegt auf der Hand: besserer Schutz vor Feinden, Tarnung vor Beutetieren.

Wir haben hier ein überzeugendes Beispiel für Schutzfärbung vor uns: Diese ist aber nur recht selten – wie in diesem Fall – mit einem physiologischen oder temporären Farbwechsel verbunden. Man findet ihn – außer bei Schollen – noch bei verschiedenen höheren Krebsen, wie den Garnelen. Hier wird allerdings die Bewegung der Pigmente der Chromatophoren nicht durch Nerven reguliert, sondern durch Hormone. Diese werden zwar auch im Nervensystem gebildet, jedoch in die Leibeshöhlenflüssigkeit ausgeschieden, mit der sie dann zu den Chromatophoren gelangen. Daß der Farbwechsel aber nicht immer im Dienst der Anpassung an den Untergrund steht, wurde schon in anderem Zusammenhang beim physiologischen Farbwechsel der mexikanischen Krötenechsen erwähnt.

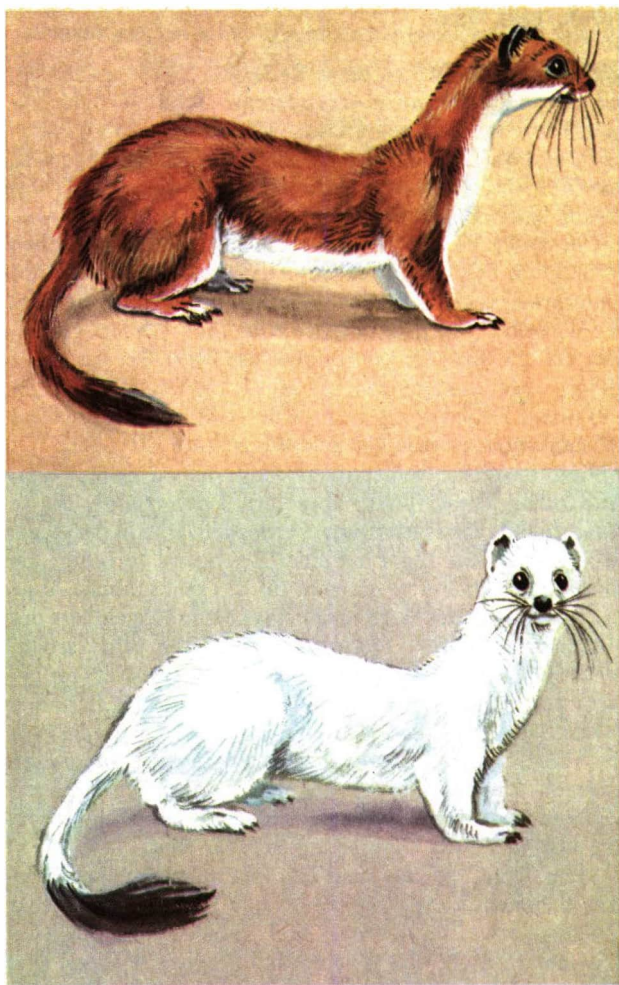
Die Biologen kennen neben dem physiologischen noch den morphologischen oder permanenten Farbwechsel. Dabei wird nicht die Verteilung der Pigmente, sondern deren Menge verändert; und so kann z. B. bei vielen Schmetterlingen die Farbanpassung der Puppen an ihren Untergrund verbessert werden. Der Farbton der Puppe wird durch die Färbung der Umgebung beeinflusst, in der die Raupe kurz vor der Verpuppung lebt.

Wohl jeder könnte eine ganze Reihe von Tieren aufzählen, die eine einfache, nicht veränderbare Schutzfärbung tragen. Viele unserer heimischen Säugetiere sind »wildfarben« und damit dem Farbton ihrer Umgebung angepaßt, wie Reh und Rothirsch während des größten Teils des Jahres oder Wildschwein, Hase und Kaninchen. Aber schon unser Eichhörnchen macht mit seinem hübschen rotbraunen Fell eine deutliche Ausnahme. Der Farbe des Untergrundes ähnlich ist auch das Kleid der Gänse und das der Weibchen fast aller unserer Wildenten. Anders verhält sich nur die Brandgans (*Tadorna tadorna*), bei der beide Geschlechter ein auffallend buntes Kleid tragen. Sie ist im Gegensatz zu den übrigen Enten und Gänsen aber auch ein Höhlenbrüter, ebenso der schon erwähnte Eisvogel.

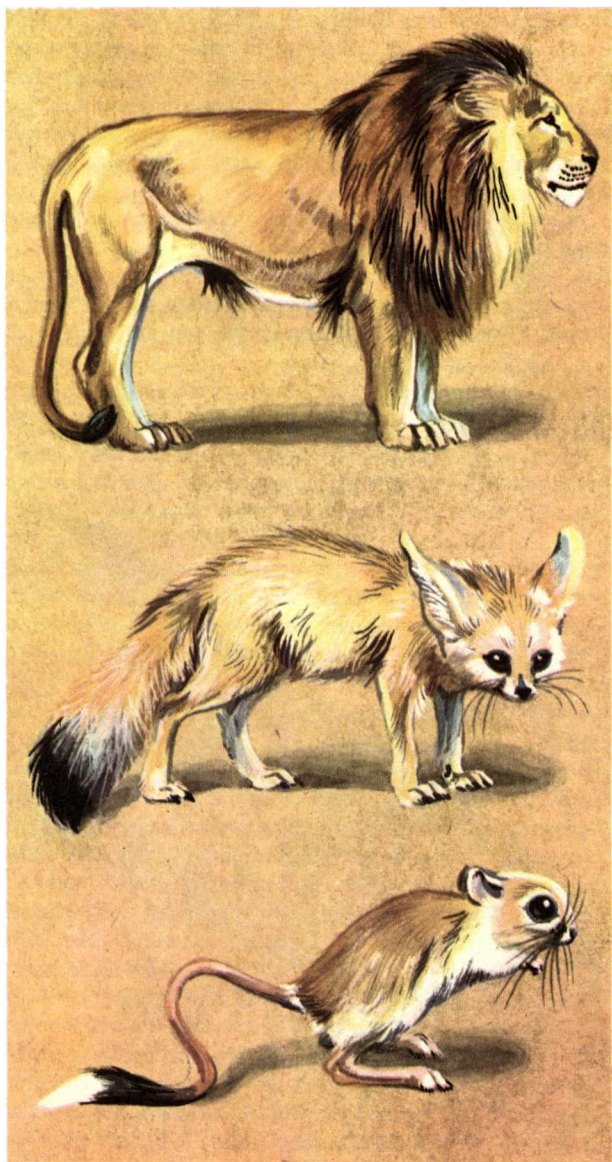
Viele unserer Nachschmetterlinge haben zwar leuchtend bunte Hinterflügel, aber ihre Vorderflügel, die in Ruhestellung die Hinterflügel verdecken, sind in der Regel unscheinbar oder sogar mit einer Zeichnung versehen, die sie auf der Rinde von Bäumen für das menschliche Auge fast unsichtbar macht. Hingegen sind beide Flügelpaare der Tagfalter auf ihrer Oberseite nicht selten sehr farbenprächtig. Ihre Unterseite dagegen ist oft unauffälliger gefärbt und häufig wie beim indischen Blattfalter (*Kallima inachis*) einem welken Blatt ähnlich. Das ist verständlich, denn beim Sitzen, besonders, wenn sie längere Ruhepausen einlegen, klappen diese Falter ihre Flügel nach oben zusammen, so daß nur die unscheinbaren, der pflanzlichen Umwelt ähnlichen Unterseiten sichtbar sind.

Viele Tiere, die aus dem eis- und schneereichen Norden stammen, tragen blendendweiße Kleider, wie Eisbär (*Thalassarctos maritimus*) und Schnee-Eule (*Nyctea scandiaca*). Tiere aus Wüsten und Steppen dagegen sind oft gelblich oder gelbbraun gefärbt, z. B. Löwe (*Panthera leo*), Wüstenfuchs, Kamel und viele Antilopenarten.

Leuchtend grüne Farben finden wir fast nur bei Tieren, die in Wäldern, besonders in tropischen Urwäldern, leben. Viele Papageien und verschiedene Turakos sind grün, auch einige Spechte. Grün gefärbte Schlangen kommen ebenfalls nur in Urwäldern vor. Von unseren heimischen



Das Fell des Hermelins oder Großen Wiesels (*Mustela erminea*) wechselt im Herbst die Farbe vom Sommerbraun zum Winterweiß – eine gute Anpassung an den Farbcharakter der Umgebung. Fennek (*Cania zerda*), der bekannteste und kleinste Wüstenfuchs, der Löwe (*Panthera leo*) und die Wüstenspringmaus (*Jaculus jaculus*) tragen, wie viele andere Tiere der Wüsten und Steppen, ein gelbliches Kleid.



Fröschen zeigt der Laubfrosch (*Hyla arborea*) das kräftigste Grün. Manche Schmetterlingsraupen sehen wegen ihrer durchschimmernden Leibeshöhlenflüssigkeit ebenfalls grün aus. Diese Farbe ist zwar weitgehend auf Tiere beschränkt, die auch in grüner Umgebung leben, aber die Mehrzahl der Tiere der Wälder zeigt doch einen anderen Farbton.

Manche Arten bilden Rassen, die sich in ihrer Färbung dem Untergrund anpassen. Besonders eindrucksvoll ist das, wenn verschieden gefärbte Rassen unmittelbar aneinander grenzen. Das ist aber nur möglich, wenn zwischen diesen Formen eine Barriere vorhanden ist, da sich die

*Wie viele in vorwiegend grüner Umgebung lebende Reptilien trägt auch der Rotkehlanolis (*Anolis carolinensis*) ein grünes Schuppenkleid.*



Angehörigen verschiedener Rassen einer Art miteinander kreuzen. Ohne eine äußere Schranke würde deshalb jeder Ansatz zu einer regionalen Anpassung immer wieder zerstört.

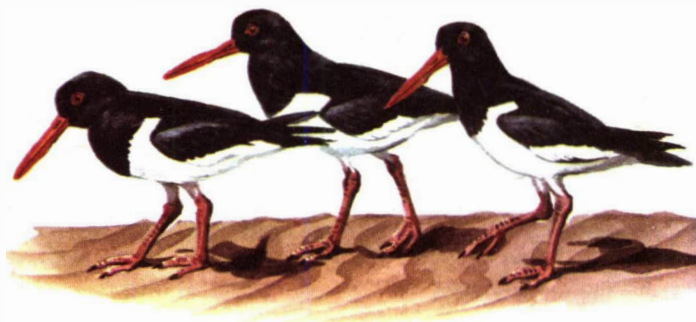
Beispielsweise sind auf einer sandigen Halbinsel in Nordkalifornien die Hirsch- oder Weißfußmäuse (*Peromyscus maniculatus*) so stark von ihren Artangehörigen auf dem Festland isoliert, daß sich eine ungewöhnlich helle Form herausbilden konnte. Ähnliches wird von einem isolierten, sandigen Riff an der Küste Nordwest-Floridas berichtet. Hier lebt eine besonders helle Rasse einer anderen Maus (*Peromyscus polionotus*).

Mit der Anpassung an die Umgebung mag auch die Tatsache zusammenhängen, daß nördliche Vertreter verschiedener Wirbeltierarten relativ melaninarm sind. Die südlichen Formen sind hingegen oft viel dunkler. In feuchtwarmen Gebieten überwiegen mehr schwarze, in warmen, trockenen Regionen mehr bräunliche Farbtöne. Dieses Phänomen wird als Glogersche Regel bezeichnet.

Trotz zahlreicher Ausnahmen kommt eine mehr oder weniger vollkommene Übereinstimmung der Farbe der Tiere mit ihrer Umgebung so häufig vor, daß wir ihre Bedeutung als Tarnung für gesichert ansehen können; auch dann, wenn wir nicht die erstaunlichen Farbanpassungen durch physiologischen Farbwechsel kennen würden.

Das Verhalten vieler Tiere mit Schutztracht scheint das ebenfalls zu bestätigen. Sie sind im allgemeinen wenig scheu und vertrauen ihrer Tarnung. Dagegen ist der wohl auffälligste Vogel unserer Küsten, der mit seinem schwarz-weißen Gefieder, seinem roten Schnabel und seinen ebenso gefärbten Füßen nicht zu übersehende Austernfischer (*Haematopus ostralegus*), auch einer der furchtsamsten. Er verläßt bei Annäherung eines Menschen – im Gegensatz zu den im gleichen Lebensraum wohnenden schutzfarbenen Regenpfeifern (*Charadriidae*) und Strandläufern (*Scolopacidae*) – sofort sein Nest und flieht.

Manche Tiere nehmen eine Ruhestellung ein, durch die die Schutztracht noch wirksamer wird. Die Rohrdommeln (*Botaurus*, *Ixobrychus*) recken sich lang auf und richten Kopf und Schnabel nach oben, so daß sie zwischen den Schilfhalmen wenig auffallen. Die afrikanische Gi-



Der Austernfischer (Haematopus ostralegus) unserer Küsten ist viel auffälliger gefärbt als die im gleichen Gebiet lebenden schutzfarbenen Regenpfeiferarten.

raffengazelle (*Litocranius walleri*) soll sich ähnlich verhalten. Auch sie nimmt gelegentlich eine solche »Pfahlstellung« ein: Hals und Kopf sind hochgereckt, die Ohren hängen herab. Im Zoo wurde das bei einem frisch gefangenen Tier beobachtet, das sich noch nicht an die Besucher gewöhnt hatte. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Tiere in dieser Stellung in der mit Bäumen bewachsenen Savanne ihrer Heimat leicht übersehen werden.

Bei Gefahr werden auffällige Strukturen verborgen. Von einem eindrucksvollen Beispiel berichtet der englische Forscher Cott: Er wollte einen Goldregenpfeifer (*Charadrius hiaticula*) am Nest fotografieren, baute zu diesem Zweck eine getarnte Plattenkamera in dessen unmittelbarer Nähe auf und löste sie mit Hilfe eines langen Drahtes von einem entfernteren Versteck her aus. Als er die Platte wechselte und der Vogel nicht aufflog, nahm Cott an, er wäre bereits unbemerkt weggeflogen. Doch beim intensiven Betrachten des Nestes sah er schließlich den Regenpfeifer, der durch Vorweisen seiner bräunlichen Rückseite fast unsichtbar geworden war. Beim Entwickeln der Platte stellte Cott dann fest, daß der Vogel, solange er ungestört war, seine weiße Brust deutlich sehen ließ.

Welche bedeutende Rolle die Ähnlichkeit der Tiere mit ihrer Umgebung für ihre Existenz spielen muß, sieht man auch daran, daß es Tiere gibt, deren Farbkleid sich mit der Jahreszeit, parallel zum Farbcharakter ihrer Umwelt,



ändert. Das Große Wiesel, das Hermelin (*Mustela erminea*), trägt im Sommer ein rotbraunes, im Winter jedoch ein bis auf die schwarze Schwanzspitze weißes Haarkleid. Ebenso verhält sich das Mauswiesel (*Mustela vulgaris*). Aber in Südeuropa sollen auch im Winter, da in diesen Breiten kaum eine Schneedecke entsteht, braune Exemplare vorkommen. Bekannt für sein weißes Winterkleid ist auch der Schneehase (*Lepus timidus*) in Skandinavien und in den Alpen.

Neben der Nachahmung der Farbe der Umgebung gibt es noch verschiedene andere Methoden der Farbgebung, mit deren Hilfe die Tiere »unsichtbar« werden. Viele Gegenstände, die sonst wegen guter farblicher Übereinstimmung mit ihrer Umgebung kaum auffallen würden, werden durch die Schatten verraten, die sich an ihrer Oberfläche bilden. Eine Färbung, die dazu beiträgt, diese Schatten verschwinden zu lassen, kann deshalb die Unauffälligkeit eines Tieres wesentlich erhöhen. Solche Muster kommen außerordentlich häufig vor. Das war schon am Ende des vergangenen Jahrhunderts dem englischen Maler und Amateurzoologen A. H. Thayer aufgefallen. Man spricht daher von Thayers Prinzip der Gegenschattierung. Am deutlichsten ist diese Erscheinung bei Fischen ausgeprägt. Wohl jeder kennt eine Reihe von Arten, die einen verhältnismäßig dunkel gefärbten Rücken und einen hellen Bauch haben. Das hat zur Folge, daß sie, von oben betrachtet, gegen den meist dunklen Untergrund schwer sichtbar sind und sich vor allem auch von unten gegen die helle Wasseroberfläche nur wenig abheben. Aber

auch von der Seite gesehen, sind diese Fische unauffällig, weil die natürliche Verteilung von Licht und Schatten auf ihrer Körperoberfläche nur undeutlich erkennbar ist. Die Aufhellung des Rückens durch das Oberlicht wird durch seine dunkle Färbung unterdrückt, ebenso der Schatten auf der Unterseite durch deren helle Pigmentierung. Dieses Prinzip wirkt nicht nur bei Fischen, sondern auch bei vielen Landtieren, deren Rücken ja ebenfalls häufig dunkler gefärbt ist als ihre Unterseite.

Nicht selten werden Tiere durch eine Zeichnung unauf-

*Bei zahlreichen und verschiedenartigen Tieren zieht sich ein dunkler Strich über das Auge, der es wahrscheinlich unauffälliger machen soll: Korallenfisch (*Chaetodon falcula*) (oben), Krokodilwächter (*Pluvianus aegypticus*) (Mitte), Laubfrosch (*Hyla arborea*) (unten).*

*Springfrosch (*Rana dalmatina*). Die dunklen Streifen auf seinen Hinterbeinen sind so angeordnet, daß sie sich bei sitzender Stellung des Tieres ineinander fortsetzen und der Eindruck von Bändern entsteht.*





fällig, die das Bild ihres Körpers in mehrere sich scharf gegeneinander abhebende Flächen auflöst. Das kann einen menschlichen Beobachter verwirren, täuscht aber sicher auch oft tierische Verfolger oder Beute. Besonders wirksam ist diese Zeichnung, wenn die Farbe einer dieser Flächen gut zur Färbung des Untergrundes paßt.

In bemerkenswerter Weise wirkt dieses Prinzip bei einem afrikanischen Frosch (*Megalixis formasini*) aus dem Sambesital. Das Tier ist braun gefärbt, hat aber an beiden Seiten des Rückens je einen breiten Silberstreifen, die beide an der Schnauzenspitze zusammenlaufen. Auch auf der Oberseite der Hinterbeine, zwischen Knie und Fußgelenk, verläuft solch ein heller Streifen. Bei der Haltung, die dieser Frosch am häufigsten einnimmt, verschmelzen die Streifen des Rückens und der Unterschenkel zu zwei durchgängigen breiten Bändern. Die dunklen Unterseiten der Vorderbeine verstärken das braune Band der Körperseiten. Ein Beobachter kann hier zwar leicht die hellen Streifen bemerken, jedoch erst bei näherem Hinsehen den Frosch erkennen.

Viele Frösche, so auch unsere europäischen Wasser- und Springfrösche (*Rana esculenta*, *Rana dalmatina*), haben eine dunkle Querstreifung auf den Hinterbeinen, die in der Ruhestellung zweifach gewinkelt sind. Alle diese Streifen setzen sich beim Sitzen mehr oder weniger genau in die des jeweils danebenliegenden Beinabschnittes fort, so daß der Eindruck von einheitlichen Bändern entsteht.

Das besonders Interessante dieser Zeichnungen ist, daß Farbflecke, die völlig unabhängig über den Körper verteilt sind, an einem einheitlichen Gesamteindruck mitwirken. Die bei Ruhestellung des Frosches sichtbar werdenden »Bänder« sind, genau genommen, nicht wirklich vorhanden, sondern werden als »optische Täuschung« durch das Auge des Beobachters wahrgenommen.

Wie alle kreis- oder kugelförmigen Strukturen sind die Augen der meisten Tiere sehr auffallend. Einige Forscher vermuten, daß der dunkle Strich, der sich bei vielen Tieren über das Auge zieht, dazu dient, sie zu verbergen. erinnert sei hier nur an den dunklen Fleck an den Kopfseiten des Grasfrosches (*Rana temporaria*), die dunklen Längsstreifen beim Wasserfrosch (*Rana esculenta*), den seitlichen

„Zügel« zahlreicher Vögel wie den des Neuntöters (*Lanius collurio*).

Es gibt einige Versuche, die die Wirksamkeit von Schutztrachten gegenüber potentiellen Feinden nachweisen. Der amerikanische Forscher Sumner setzte hell- und dunkelangepaßte Exemplare des Lebendgebärenden Zahnkarpfens (*Gambusia patruelis*) in einem Becken mit hellem und in einem Becken mit schwarzem Untergrund der Jagd zweier Galapagos-Pinguine (*Spheniscus mendiculus*) aus. Im weißen Becken waren nach Beendigung des Versuchs 61 % schwarze, 38 % helle sowie 1 % zweifelhafte Fische gefressen worden, im schwarzen Becken 27 % schwarze und 73 % helle. Insgesamt wurden für dieses Experiment 1046 Fische benutzt. Hiervon wurde etwa die Hälfte – genau 544 – gefressen, und zwar aus beiden Behältern die annähernd gleiche Anzahl (270 bzw. 274).

Dieses Ergebnis zeigt deutlich, daß Tiere durch ihre Färbung zwar keinen absoluten, jedoch einen relativen Schutz gegenüber Feinden genießen. Einem Tier, das in seiner Umgebung weniger auffällt als seine Artgenossen, ist damit ein Selektionsvorteil gegeben. Man kann deshalb berechtigt annehmen, daß auf diese Weise die Schutztracht herausgezüchtet worden ist.

Die alternative Erklärung, daß die Umgebung durch unmittelbaren Einfluß diese Ähnlichkeit hervorgerufen hat, ist von der modernen Biologie verworfen worden. Es wäre ja denkbar und ist auch von vielen Zoologen immer wieder behauptet worden, daß Temperatur, Licht, Feuchtigkeit oder andere Faktoren die Färbung der in einem bestimmten Gebiet lebenden Tiere in charakteristischer Weise abändern, etwa so, wie das Sonnenlicht unsere menschliche Haut bräunt. Es ist aber eine bewiesene Tatsache, daß sich derartige Veränderungen, die hin und wieder vorkommen, nicht vererben. Jede Abänderung, die so entsteht, geht also mit der nächsten Generation verloren, und eine dauernde Umgestaltung einer Art ist deshalb auf diese Weise nicht möglich. Die häufig anzutreffende allgemeine Ähnlichkeit von Tieren mit ihrer Umgebung muß daher als das Produkt der natürlichen Auslese angesehen werden und »dient« dazu, sie entweder vor Feinden oder ihrer Beute zu verbergen.

Ungeklärt sind immer noch Ursprung und Bedeutung der Ähnlichkeit von Tieren mit ganz bestimmten Gegenständen ihres Lebensraumes. Dieses Phänomen bezeichnet man in der Zoologie als Mimese. Die verbreiterten Hüften der Vorderbeine der afrikanischen Fangschrecke (*Idolum diabolicum*) imitieren z. B. eine weiß-violette Blüte. Nicht selten fliegen andere Insekten, besonders Fliegen, auf diese Blüte zu und können dann ohne Schwierigkeiten von der Schrecke gefangen werden. Noch phantastischer ist die in Malaysia vorkommende Fangschrecke (*Hymenopus bicornis*) umgebildet: Sie ist rot gefärbt und wie eine der ebenfalls roten Blüten der Orchidee *Melastoma polyanthum* geformt, auf deren Blütenständen sie sitzt. Auch ihr nützt diese »Verkleidung« bei der Jagd nach Nahrung. Bekannte mimetische Tiere sind auch einige blattähnliche Fische, die Stabheuschrecken (*Carausius*, *Bacillus*), die sogenannten Wandelnden Blätter (*Phyllium*) – beides Vertreter der Gespenstheuschrecken (*Phasmida*) – sowie die tropischen Blattschmetterlinge der Gattung *Kallima*.

Die indischen Stabheuschrecken (*Carausius morosus*) sind nächtlich aktiv und sitzen tagsüber starr und bewegungslos im Gebüsch. Ihre langgestreckten, braungrünen Körper ähneln weitgehend trockenen, blattlosen Stengeln. Ihre Unauffälligkeit wird durch physiologischen Farbwechsel unterstützt. Die wandelnden Blätter Südostasiens ähneln in ihrer Körperform, vor allem durch ihre grünen oder rötlichbraunen Vorderflügel, täuschend Blättern; sogar das Geäder des Blattes ist angedeutet. Einige Kallimen sind in Ruhestellung einem trockenen Blatt verblüffend ähnlich. Nicht nur die Äderung ist da, auch Schimmelflecke und Löcher sind angedeutet. Die Vorderflügel sind zu einer »Blattspitze« ausgezogen, die Hinterflügel zum »Stiel«.

Diese täuschende Blattähnlichkeit kommt jedoch nur bei wenigen Kallimen vor. Bei anderen sind zwar die gleichen Elemente vorhanden, allerdings in einer solchen Kombination, daß von einer Blattähnlichkeit kaum die Rede sein kann. Das deutet darauf hin, daß die Ähnlichkeit mit Blättern auch rein zufälliger Natur sein könnte.



Das Wandelnde Blatt (*Phyllium siccifolium*) aus Südostasien (oben). Die Blattähnlichkeit wird nicht nur durch die Vorderflügel hervorgerufen, sondern auch durch pendende Schwingungen, die das Tier bei Beunruhigung ausführt und die die Wirkung des Windes auf ein Blatt nachahmen. Form und Färbung dieser süd-amerikanischen Laubheuschrecke (Gattung *Roxelana*) täuschen ein Laubblatt vor (unten).

Evolution vor unseren Augen

Eng mit dem Problem der Schutzfärbung hängt der Vorgang zusammen, der sich unter den Nachtfaltern der Industrieländer der nördlichen Hemisphäre vollzieht und als Industriemelanismus bezeichnet wird. Doch bevor wir auf dieses Thema eingehen, einiges über den natürlichen Melanismus. Man versteht darunter eine Verdunkelung der Grundfarbe eines Tieres durch Anreicherung von Melanin in der Kutikula. Besonders Falterarten, die in reinen, ursprünglichen Nadelwäldern leben, aber auch Nachtschmetterlinge, die in etwa 60° nördlicher Breite vorkommen, zeigen oft einen hohen Prozentsatz dunkler Tiere. In den Nadelwäldern sind die schwarzen Formen auf der dunklen Rinde der Koniferen unauffälliger. In den nördlichen Gebieten müssen die Nachtfalter wegen der kurzen Sommernächte auch in der Dämmerung fliegen. Dabei kann eine dunkle Tracht ebenfalls nützlich sein.

Wie man durch alte Sammlungen und Berichte weiß, waren noch um 1850 schwarze Tiere bei der Mehrzahl der Nachtfalterarten Nordwesteuropas ungemein selten. Von diesem Zeitpunkt an bis in die Gegenwart nahm dann bei etwa 100 Arten die Anzahl der schwarzen Schmetterlinge ständig zu. In einigen Populationen wurde die helle Normalform sogar völlig verdrängt. Es handelt sich hierbei ausnahmslos um schutzfarbene Schmetterlingsarten, besonders Eulen und Spanner. Die schwarzen Falter findet man besonders häufig in unmittelbarer Nähe von Industriegebieten. Auch östlich davon sind sie anzutreffen, offensichtlich deshalb, weil durch die vorherrschenden Westwinde der Fabrikrauch oft weit in diese Gebiete hineingetrieben wird.

Im Osten Nordamerikas vollzieht sich ein ähnlicher Vorgang. Er setzte dort allerdings — entsprechend der gegenüber Europa verzögerten industriellen Entwicklung — etwa ein halbes Jahrhundert später ein.

Wie wichtig diese Dunkelfärbung für das Überleben der Falter in den Industriegebieten offenbar ist, zeigt sich daran, daß der hell gefärbte Schmetterling *Miana literosa* in der durch Industrie schwer geschädigten Umgebung von Sheffield schon ausgestorben war, diese Gegend aber um

1940 herum wieder besiedelte. Jetzt erschien hier aber nicht seine helle *forma typica*, sondern die schwarze Phase *forma aethalodes*. Interessant ist, daß in den letzten Jahren mit dem Wirksamwerden von Maßnahmen zum Umweltschutz in einigen Gebieten Englands der Prozentsatz melanistischer Formen beim Birkenspanner (*Biston betularia*) wieder zurückgeht.

Die Biologen betrachten die Entwicklung dieses sogenannten Industriemelanismus als den bemerkenswertesten Evolutionsvorgang, der sich unter unseren Augen vollzieht, und sehen in ihm deshalb eine ungemein günstige Gelegenheit, die Ursachen der Evolution zu studieren.

Noch um die Jahrhundertwende führte man die Ursache der Schwärzung darauf zurück, daß die Verunreinigungen die Entwicklung der Falter direkt beeinflussen. Man glaubte, in Versuchen nachgewiesen zu haben, daß das Ergebnis dieses Einflusses sich vererben kann. Derartige Ergebnisse ließen sich jedoch nicht bestätigen. Alle moderneren Untersuchungen dieses Phänomens gingen daher von der Selektionstheorie aus. Worin liegt nun der Selektionsvorteil der dunklen Schmetterlinge?

Die meisten Nachtfalterarten sitzen tagsüber ruhig an Baumstämmen, Telegraphenmasten oder sonst einem Untergrund, der ihrer eigenen Färbung ähnlich ist. In der ungeschädigten Natur sind viele Baumstämme von Flechten bewachsen, und die Zeichnung der Vorderflügel der Falter hebt sich kaum von ihnen ab. Sie sind daher der Aufmerksamkeit tierischer Verfolger weitgehend entzogen. Schon bei geringem Rauchschaden stirbt der Flechtenbewuchs der Baumstämme ab, so daß die Rinde erheblich dunkler erscheint. Die Schwärzung der Falter ist als Anpassung an diesen Vorgang zu betrachten. Diese Theorie ließ sich durch systematische Versuche stützen, die B. Kettlewell in einem stark industriell geschädigten Wald bei Birmingham an einer natürlichen Population des Birkenspanners (*Biston betularia*) durchführte. Er stellte fest, daß die Vögel dieses Waldes stets zuerst die hellere *forma typica* finden, obgleich die dunkleren Formen (*forma insularia* und *forma carbonaria*) in gleicher Häufigkeit auftreten. Untersuchungen in einem nichtgeschädigten, flechtenreichen Laubwald in Dorset im Südwesten Eng-

lands ergaben, daß hier die dunkle Form (*forma carbonaria*) von den Vögeln stärker dezimiert wurde als die helle Form (*forma typica*).

Daraus folgt, daß der Selektionsvorteil der dunklen Falter darin besteht, daß in den Industriegebieten das schwarze Kleid eine bessere Schutzfärbung darstellt als das helle, den Flechten und der natürlichen Rinde ähnliche Kleid der typischen Formen.

Allerdings ergaben neuere Zuchtversuche, daß heterozygote, schwarze Falter, also die Tiere, in denen helle und dunkle Farbanlagen vorhanden sind, auch robuster sind als homozygote, helle Schmetterlinge, jedenfalls im Larvenstadium. In Kreuzungsexperimenten werden immer verhältnismäßig mehr schwarze Falter aufgezogen, als nach den Mendelschen Regeln zu erwarten ist. Bei der Aufzucht überleben also mehr schwarze als helle Tiere. Offensichtlich hat sich dieser Vorteil erst allmählich herausgebildet, denn aus Zuchtberichten früherer Jahrzehnte geht hervor, daß man damals zu wenig schwarze Falter erhielt.

Wie erklärt die Selektionstheorie diesen Vorgang? Bedingt durch ihre bessere Tarnungsmöglichkeit, stieg die Zahl der schwarzen Falter an. Nun konnte auch eine Selektion hinsichtlich besserer Lebenstüchtigkeit einsetzen, die früher einfach deshalb nicht möglich war, weil eben nur sehr selten einmal ein schwarzes Tier auftrat.

Die heutigen dunklen Formen des Birkenspanners (*Biston betularia forma carbonaria*) sind, im Gegensatz zu jenen aus dem 19. Jahrhundert, dunkler. Das kann zwei Gründe haben: Vielleicht ist jetzt ein »kräftiger wirkendes« carbonaria-Allel (Erbanlage für Schwarz) vorhanden als früher, oder der übrige Genotyp – die Gesamtheit der in den Genen verschlüsselten Eigenschaften – der Falter hat sich jetzt so gewandelt, daß das alte carbonaria-Allel in ihm heute zu einer stärkeren Schwärzung der Birkenspanner führt. Vor allem die Heterozygoten sind viel dunkler geworden. Das stimmt sehr gut mit der berühmten, aber umstrittenen Dominanztheorie von R. A. Fisher überein. Nach Fisher sollen die günstigen Wildallele, die zum ständigen Bestand der Arten gehören, deshalb meistens gegenüber den selteneren Anlagen dominant sein, weil in

der Vergangenheit diejenigen Heterozygoten, in denen sie sich verhältnismäßig gut durchsetzten, einen Selektionsvorteil gegenüber solchen hatten, in denen die Wirkung der heute seltenen, unvorteilhaften Allele überwog.

Im großen und ganzen wird also durch das Phänomen des Industriemelanismus die Selektionstheorie sehr gut gestützt, ebenso die Theorie von den Schutzfärbungen. Allerdings bleiben auch noch Fragen offen, z. B. warum auch ein warnfarbenes Insekt, der Marienkäfer (*Adalia bipunctata*), der sowohl in roten als auch in schwarzen Formen auftritt, in Industriegebieten besonders häufig schwarz ist.

Wie Darwin Farbenpracht und Schmuck deutete

Längst nicht alle Tiere tragen eine Schutztracht. Viele Vertreter fast aller Klassen sind leuchtend bunt gefärbt, so, als wollten sie durch ihre Farben direkt auf sich aufmerksam machen.

Das beginnt schon bei noch ganz primitiv organisierten Wirbellosen. Viele Korallenriffe der tropischen Meere, überbieten alle anderen Landschaften unserer Erde an Farbigkeit! Diese Kalkriffe sind von einer Schicht kleiner Polypen überzogen, die dort in zahlreichen verschiedenen Arten nebeneinander vorkommen. Die Polypen scheiden ein Stützskelett aus Kalziumkarbonat ab und bilden so bizarr geformte Stöcke, aus denen im Laufe der Jahrtausende die Riffe entstanden sind. Diese Polypen sind häufig sehr bunt gefärbt und bezaubern das menschliche Auge oft durch den Farbkontrast von Körper und Fangarmen. Im Bereich der Riffe lebt eine reiche Tierwelt, die ebenfalls sehr farbenprächtig ist. Sie besteht unter anderem aus Seeigeln, Seesternen, Muscheln, Schnecken und Krebsen. Auch viele der dort lebenden Fische zeichnen sich durch ungewöhnlich leuchtende und klare Farben aus.

Einzellebende Korallen, die keine Skelette bilden und recht groß werden können, kommen auch in nördlichen Meeren vor. Wir können sie in den Aquarien unserer zoologischen Gärten als Seerosen, Seenelken oder Seeanemonen bewundern. Auch sie sind meistens alles andere als

schutzfarben und lassen uns bei ihrem Anblick sofort verstehen, warum die Zoologen sie *Anthozoa*, Blumentiere, genannt haben. Die ihnen verwandten Quallen sind ebenfalls oft farbenfroh, obgleich ihr Körper ja weitgehend durchsichtig ist und sie daher im großen und ganzen als schutz»farben« anzusehen sind. Auch einige Meeres-schnecken sind sehr schön gefärbt, und die Farbe und Zeichnung der Gehäuse unserer Bänderschnecken dienen sicher nicht zum Verbergen der Tiere.

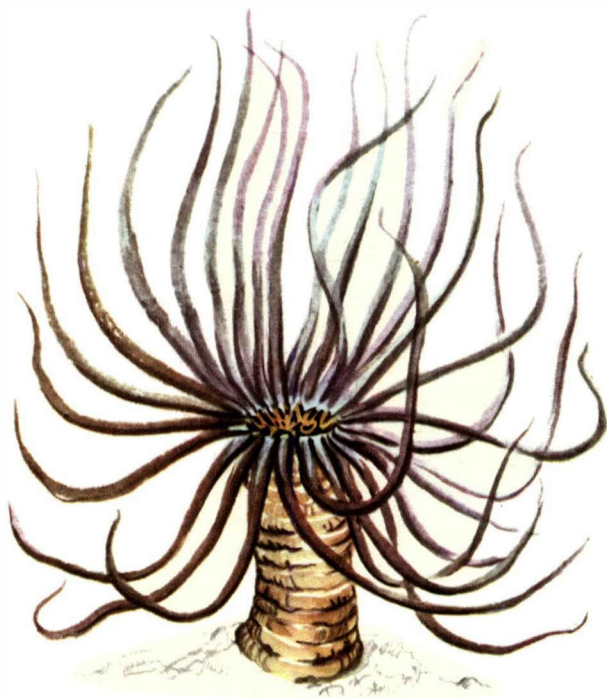
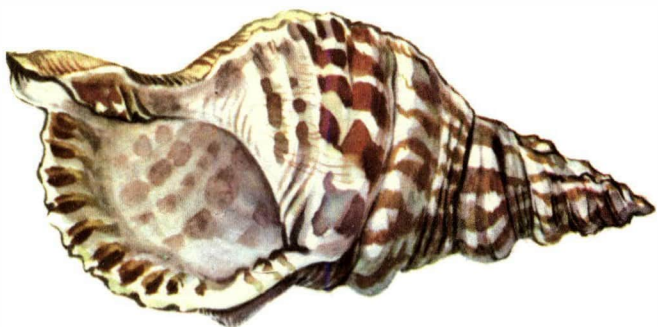
In der Welt der Insekten wimmelt es von bunten und bizarren Gestalten. Erinnert sei nur an unsere Schmetterlinge, die von ihren Verwandten in den Tropen an Artenzahl und Farbenpracht noch in den Schatten gestellt werden. Nicht nur Falter zeichnen sich durch ihre Buntheit aus, auch die Raupen sind häufig auffallend gemustert.

Obgleich in der heimischen Fauna verschiedene Fische bunt gefärbt sind, kann wohl nur das Männchen des Stichlings mit den farbigen Arten konkurrieren, die in tropischen Flüssen und Seen vorkommen. So leuchtende, »plakatarbene« Fische, wie sie die Korallenriffe bevölkern, fehlen in nördlichen Breiten.

Die europäischen Amphibien sind zumeist schutzfarben, jedoch auch unter ihnen gibt es einige Arten, deren Männchen zur Paarungszeit auffallend gefärbt sind, wie z. B. der Kammolch (*Triturus cristatus*) und der Bergmolch (*Triturus alpestris*). Das gelb-schwarze Kleid des Feuersalamanders (*Salamandra salamandra*) hat sicher nicht die Aufgabe, seinen Träger vor Feinden zu verbergen.

Die Reptilien tragen in ihrer überwiegenden Mehrzahl ebenfalls Schutztrachten, aber einige Arten sind doch recht bunt gefärbt. Erinnert sei beispielsweise nur an die auffällige Kopf- und Schildzeichnung der amerikanischen Schmuckschildkröten, an die kleinen bunten Flugdrachen (*Draco volans*) in den Ländern Südasiens und das Chamäleon. Auch einige Schlangen sind sehr farbenprächtig, wie die schwarz-rot-gelben Korallenschlangen Brasiliens.

Säugetiere dagegen sind, im Gegensatz zur Farbenpracht der Vögel, meist recht unscheinbar gefärbt. Es gibt in der europäischen Tierwelt keine ausgesprochen bunten Formen, und die kräftig rote und blaue Gesichtsfärbung des Mandrills (*Mandrillus sphinx*) bildet auch in



Das Tritonshorn (*Charonia nodifera*) ist eine räuberische Faßschnecke, die vorwiegend von Muscheln und Stachelhäutern lebt (oben). Auffallend in Form und Farbigkeit sind viele Meerestiere, wie die Zylinderrose (*Cerianthus membranaceus*), eine einzeln lebende, festsitzende Koralle (unten).

tropischen Ländern eine Ausnahme. Allerdings gibt es gerade bei den Affen aus der Familie der Tieraffen (*Cercopithecidae*) sehr farbenfrohe Arten, vor allem unter den Meerkatzen; viele Tieraffen haben darüber hinaus auffallend rote Gesäßschwien. Aber auch Antilopen und Rinder sind oft relativ lebhaft in ihrer Färbung.

Der Mangel an Farbenpracht wird bei dieser Tierklasse jedoch häufig durch anderen »Zierat« ausgeglichen: durch Mähnen, Bärte, Haarpinsel an Ohren und Schwanzspitzen sowie durch die Entwicklung von Hörnern, Geweihen oder ungewöhnlich ausgebildeten Zähnen, wie diejenigen der Keiler verschiedener Schweinearten, der Elefanten und Walrosse sowie der Zahn des Narwals (*Monodon monoceros*).

Vom Geschlechtsdimorphismus

Was ist der Grund dafür, daß so viele Tiere bunt gefärbt oder »verziert« sind? Wären eine unscheinbare Schutztracht und ein Verzicht auf anderen Zierat nicht auch für sie vorteilhafter?

Es fällt auf, daß oft nur ein Geschlecht leuchtend bunt gefärbt ist, während das andere unauffällig tarnfarben bleibt — denken wir nur an unsere Stockenten. Wie in diesem Fall, so sind auch sonst meistens die Männchen die Träger des bunten Kleides. Die mit der Aufzucht der Jungen betrauten Weibchen und die Jungtiere selbst sind viel unscheinbarer. Der wohl prachtvollste Vogel Mitteleuropas, der Eisvogel (*Alcedo atthis*), zeigt aber, daß auch beide Geschlechter auffallend gefärbt sein können. Allerdings brütet das Weibchen des Eisvogels — unsichtbar für Jäger — in einer Höhle. Sehr selten sind die Vogelweibchen bunter als die Männchen, so z. B. bei zwei kleinen Wasservögeln der nördlichen Hemisphäre, dem Rostroten Wassertreter (*Phalaropus fulicarius*) und bei Wilsons Wassertreter (*Phalaropus tricolor*). Die blaurote Färbung der Halshaut des Kasuars, eines straußenähnlichen Vogels, der in den Regenwäldern Irians und der benachbarten Inseln lebt, ist beim Weibchen viel kräftiger ausgeprägt als beim Männchen.

Unter den Säugetieren, denen es im allgemeinen an prunkenden Farben mangelt, sind die Männchen – wenn die Geschlechter verschieden gefärbt sind – zuweilen dunkler als die meist bräunlichen, wildfarbenen Weibchen. Denken wir nur an das dunkelaschgraue Fell der indischen Nilgauantilope (*Baselaphus tragocamelus*). Ihre Weibchen sind dagegen graubraun gefärbt. Die alten Männchen der indischen Hirschziegenantilope (*Antilope cervicapra*) haben einen prächtig schwarzbraunen Rücken, das Hellbraun der Weibchen und der jungen Männchen ist viel

Männlicher Mandrill (Mandrillus sphinx), eines der farbigsten Säugetiere. Auffallend bunte Zeichnungen kommen unter den Säugern fast nur bei den Affen vor.



weniger markant. Daß es auch umgekehrt sein kann, zeigt sich beim Roten Riesenkänguruh (*Macropus rufus*), dessen Männchen rötlich, dessen Weibchen aber blaugrau gefärbt ist. Bei anderen Känguruharten besteht wiederum gar kein Farbunterschied zwischen den Geschlechtern.

Man kann also feststellen, daß sich die Geschlechter der Säugetiere nur recht selten durch ihre Grundfärbung unterscheiden. Häufiger besteht ein Unterschied in der Ausbildung von Hörnern, Geweihen und Stoßzähnen. Geweihe tragen – wenn wir vom Ren (*Rangifer tarandus*) absehen – nur die Männchen der Hirsche. Auch Hörner sind oft nur den männlichen Tieren vorbehalten oder doch bei den Weibchen schwächer entwickelt. Nur der Bock der schon erwähnten Hirschziegenantilope trägt geringelte und schraubig gedrehte Hörner. Ebenso verhält es sich bei den Kudus (*Tragelaphus*), während bei einer großen Zahl von Antilopenarten und auch bei Wildschafen und -ziegen zwar beide Geschlechter Hörner besitzen, die der Weibchen aber meist kleiner sind.

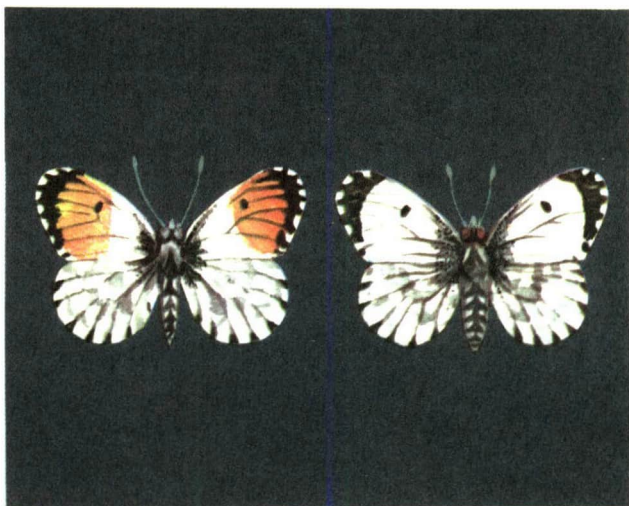
Mitunter haben die Männchen der Säugetiere Mähnen oder Bärte, die bei den Weibchen fehlen oder schwächer entwickelt sind. Man denke an die Mähne des Löwen, die »Umhänge« der männlichen Paviane, den Bart des Steinbocks oder des männlichen Orang-Utans.

Reptilien und Amphibien zeigen meistens nur geringe Geschlechtsunterschiede, obwohl auch hier die Männchen durch auffallende Farbmerkmale ausgezeichnet sein können.

Anders die Fische. Bei ihnen besteht häufig ein ausgeprägter Sexualdimorphismus, und fast immer sind die Männchen auffallend bunter. So ist z. B. das Weibchen des Guppys unscheinbar, die Männchen prangen dagegen in allen Farben. Sind die Farbunterschiede gering, so haben die Männchen meist die schöner geformten und größeren Flossen, wie die Makropoden und Schwertträger unserer Aquarien.

Der Mangel an Farbenpracht wird bei Säugetieren oft durch prächtige Mähnen, Bärte, Gehörne und Geweihe ausgeglichen. Von oben nach unten: Bock der Astorschraubenziege (Capra falconeri), Rothirsch (Cervus elephus) und Kudu-Bock (Tragelaphus strepsiceros).





*Nur bei sehr wenigen heimischen Schmetterlingen besteht Geschlechtsdimorphismus, so z. B. beim Aurorafalter (*Anthocaris cardamines*), dessen Weibchen (rechts) und Männchen sich deutlich in ihrer Zeichnung unterscheiden.*

Auch bei den Wirbellosen sind die Männchen häufig bunter als die Weibchen. Betrachten wir die Schmetterlinge: Beide Geschlechter der Mehrzahl unserer Falter tragen das gleiche Kleid. Es kommt aber auch hier vor, daß die Männchen farbiger sind. Der männliche Aurorafalter hat auf dem Vorderflügel einen großen, orange gefärbten Fleck, der dem Weibchen fehlt. Die Männchen des Zitronenfalters sind kräftig gelb, während die Weibchen nur ein gelbliches Weiß zeigen, und nur die Männchen des Schillerfalters (*Apatura iris*) haben den auffälligen blauen Schiller auf ihren Flügeln. Auch bei verschiedenen Arten der Bläulinge, z. B. *Polyommatus icarus*, zeigen meist nur die Männchen das hervorstechende Blau, während die Weibchen unscheinbar bräunlich sind. Hingegen ist beim großen Eisvogel (*Limenitis populi*) das Weibchen nicht nur das größere, sondern durch seine weiße Fleckenbinde auch das auffallendere und für menschliche Begriffe schönere Tier.

Die Theorie von der geschlechtlichen Zuchtwahl

Die Beobachtung, daß leuchtende Farben und kunstvolle Ornamente oft auf ein Geschlecht – meist das männliche – beschränkt sind, führte Darwin dazu, seine Theorie von der geschlechtlichen Zuchtwahl zu entwickeln, die er 1871 in seinem Buch »Die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl« publizierte. Er vermutete einen Zusammenhang zwischen der Entstehung dieser Farben und Ornamente und der Fortpflanzung. Diese Deutung lag um so näher, weil ja Farben und Verzierungen zur Fortpflanzungszeit oft besonders hervortreten. Viele Vogel Männchen erhalten nach der Mauser ihr »Hochzeitskleid«. Bei der Balz werden die besonders prächtigen Bereiche des Gefieders zur Schau gestellt: Der Pfau schlägt sein Rad, der Hahn der Großtrappe (*Otis tarda*) zeigt seine weißen Federn, die sonst verborgen sind, viele Fische erglühen zur Laichzeit in ungewöhnlich leuchtenden Farben, während der Brunst ist das Geweih der Hirsche voll entwickelt.

Ausgehend von der Annahme, daß die Weibchen die »schöneren« Männchen bevorzugen, sollen nach Darwin die prachtvoller verzierten Männchen mehr Nachkommen erzeugen als die unscheinbareren. Die Besitzer besser entwickelter Geweihe und Hörner konnten ihre weniger gut ausgestatteten Mitbewerber im Kampf um die Weibchen immer wieder besiegen, so daß sich diese Eigenschaften mehr und mehr unter den Männchen solcher Arten ausbreiteten, bei denen es üblich ist, um die Weibchen zu kämpfen. Diese Vorgänge sollen im Laufe von Jahrmillionen allmählich so wunderbare Gebilde wie die Schwanzdeckfedern des Pfaus, das Federkleid der männlichen Paradiesvögel oder das Geweih der Hirsche herausgezüchtet haben.

Warum ist nicht auch der umgekehrte Prozeß eingetreten? Eine Bevorzugung der auffallenderen Weibchen durch die Männchen hätte doch auch zu einer »Verschönerung« der Weibchen führen müssen? Daß das recht selten der Fall ist, erklärt Darwin folgendermaßen: Die Weibchen pflegen die Jungen oder brüten die Eier aus. Eine unscheinbare Schutztracht ist also für sie viel wichtiger als

für die Männchen. Oder genauer, die Aussicht der Weibchen, viele Nachkommen aufziehen zu können, wird größer, wenn sie eine unauffällige Färbung vor Feinden schützt, als dadurch, daß sie in einer betont auffälligen Tracht ihren männlichen Artgenossen besonders gefallen. Darwin nahm an, daß der Konkurrenzkampf der Männchen um die Weibchen viel größer ist als der der Weibchen untereinander und daß auch aus diesem Grund die geschlechtliche Zuchtwahl bei den Männchen wirksamer sei. Die größere Konkurrenz der Männchen soll dadurch zustande kommen, daß sie meistens viel zahlreicher als die Weibchen sind. Ist das nicht der Fall, soll durch die Neigung der Männchen, Harems zu bilden — man denke nur an unseren Rothirsch —, ebenfalls ein erheblicher Wettbewerb entstehen, der dazu führt, daß immer zahlreiche Männchen von der Fortpflanzung ausgeschlossen werden.

Darwin versuchte, dieses Argument durch Sammeln von umfangreichem Zahlenmaterial zu stützen. Natürlich mußten seine Daten zur damaligen Zeit fragmentarisch und heterogen bleiben. Er benutzte Angaben von Jägern, Fischern, Viehzüchtern und Sammlern. Interessant ist seine Auswertung der Preisliste eines Händlers, der präparierte Schmetterlinge anbot. Bei 114 Tagschmetterlingsarten des Katalogs differierten die Preise zwischen Männchen und Weibchen, und zwar waren, von einem einzigen Fall abgesehen, die Männchen immer billiger. Im Durchschnitt verhielt sich bei diesen 113 Arten der Preis der Männchen zu dem der Weibchen wie 100:149. Ähnlich war es auch bei den in der Liste aufgeführten Nachtfaltern. Dieser Preisunterschied läßt vermuten, daß die Männchen zahlreicher als die Weibchen, daher leichter zu fangen und deshalb billiger sind. Bezeichnend für Darwins Gewissenhaftigkeit und Objektivität ist, daß er verschiedene Entomologen nach ihrer Ansicht über diesen Preisunterschied befragte und dann in seiner Darstellung auch andere Deutungsmöglichkeiten nicht verschwieg.

Den Sachverhalt, daß Weibchen ebenfalls oft bunte Trachten tragen, erklärte Darwin damit, daß die Farben oder Muster zwar zuerst bei den Männchen entstanden sind, aber dann auch auf die Weibchen vererbt wurden, obgleich sie ja für diese nutzlos oder gar schädlich sind.

Diesen Vorgang gibt es in umgekehrter Folge ja offensichtlich auch bei uns Menschen; denn woher hätten wohl sonst die Männer ihre völlig überflüssigen Brustwarzen?

Darwin wies auch schon darauf hin, daß auffallendbunte Weibchen oft besonders geschützt sind, wie die weiblichen Eisvögel und Brandgänse, die beide in Höhlen brüten.

Diese vor reichlich 100 Jahren entwickelte Theorie von der geschlechtlichen Zuchtwahl ist nicht unwidersprochen geblieben. Es wurde immer wieder behauptet, daß die Weibchen gar nicht »wählen«, und vor allem darauf hingewiesen, daß diese Theorie einen hochentwickelten Schönheitssinn auch bei niederen Tieren voraussetzt. Aber ist das wirklich so? Denken wir nur einmal an unsere Blumen. Es wird wohl von niemandem bezweifelt, daß sie nur deshalb so farbenprächtig sind, um Insekten zur Bestäubung anzulocken, denn diejenigen Blüten, die durch den Wind bestäubt werden, sind absolut unscheinbar, wie wir das an den Blütenständen oder Ähren unserer Getreidearten sehen. Wenn schon die unvollkommenen Augen und Gehirne der Insekten die ganze farbenfrohe Welt der Blumen entstehen ließen, so erscheint es durchaus nicht unglaublich, daß die viel vollkommeneren Augen, Ohren und Gehirne der Vogelweibchen bei der Entstehung der bunten Kleider ihrer Männchen sowie deren Tänzen und Liedern mitgewirkt haben.

Eine andere Deutung — Farben und Ornamente als Mittel zum Drohen

Für diese Erscheinungen gibt es aber auch eine ganz andere Erklärung. Buntes Gefieder der Vogel Männchen, Gesang und Balz sollen weniger mit Hochzeitskleidern, Liebesliedern und Werbetänzen vergleichbar sein, sondern besser mit Kriegsbemalung, Schlachtruf und Kriegstanz.

Der singende Buchfink lockt nicht nur die Weibchen herbei, sondern zeigt vor allem den anderen Männchen an, daß sein Revier besetzt ist. Es ist auffallend, daß viele Vogel Männchen ihre »Hochzeitskleider« nur selten den Weibchen präsentieren, aber sehr häufig anderen Männchen der gleichen Art.

Rangordnung und Begrenzung der Populationsdichte

Die Balz der Birkhähne (*Lyrurus tetrix*) findet zwischen Männchen statt. Sie zeichnen sich im Gegensatz zu ihren grauen, tarnfarbenen Hennen durch glänzend schwarzes Gefieder aus, ihre fleischigen Scheitelkämme sind rot, über die Flügel zieht sich ein weißer Streifen. Der Schwanz hat die bekannte Leierform, die Unterschwanzfedern sind leuchtend weiß und werden bei der Balz hochgeschlagen, die Flügel gesenkt, so daß sie fast den Boden berühren. Der Hals wird aufgebläht, die Kopfkämme schwellen an. Die Hähne laufen aufeinander zu und verharren in dieser Pose, oder sie hüpfen und vibrieren mit ihren gesenkten Flügeln. Dabei stoßen sie ihre Rufe aus. Es findet kein echter, sondern nur ein stilisierter, ritualisierter Kampf statt. Der Sinn dieser bizarren Vorgänge ist offenbar ein Wettbewerb um einen der beschränkten Plätze auf dem Balzplatz. Unter den Birkhähnen, die sich eine dieser Stellen erobert haben, geht es um eine möglichst hohe Stufe in einer Rangordnung. Erst die Stellung in dieser Rangordnung entscheidet dann darüber, welche Männchen die zur Begattung auf den Balzplatz kommenden Weibchen treten können. Die Balz der Birkhähne wird während der ge-

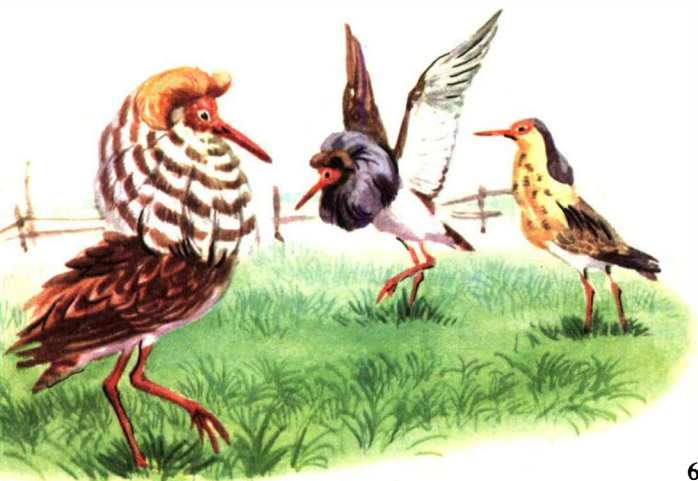
Kämpfende Kampfläufer (Philomachus pugnax). Die bunten Federohren und Halskrausen, die die Männchen im Frühjahr tragen, werden vor anderen Geschlechtsgenossen zur Schau gestellt und nicht etwa den Weibchen präsentiert.



samten Brutzeit fortgesetzt. Die Hennen müssen also ihre Jungen allein aufziehen.

Der britische Zoologe Wynne-Edwards gibt diesen Vorgängen eine interessante Deutung innerhalb seiner Theorie über die innerartliche Regulation der Populationsdichte durch tierisches Verhalten, die er 1962 in einem umfangreichen Werk dargelegt hat.

Sicher werden durch den Wettbewerb auf dem Balzplatz viele Männchen von der Fortpflanzung ausgeschlossen, denn zur Begattung kommen nur sehr wenige, in der Rangordnung obestehende Hähne. Wynne-Edwards nimmt an, daß ein Birkhahn in einer Brutzeit nur eine sehr begrenzte Zahl von Hennen befruchten kann. Damit wäre die Balz ein wirksames Mittel, um die Nachkommenzahl der Birkhühner zu regeln, denn es ist so möglich, daß immer ein gewisser Teil der Vögel von der Fortpflanzung ausgeschlossen wird. Dadurch ist ständig eine Reserve von fortpflanzungsfähigen Birkhähnen und -hennen vorhanden. Normalerweise ist es für die jeweilige Population nicht erforderlich, daß sich diese »Reserve«vögel vermehren, denn der Bestand kann von den wenigen erfolgreichen Birkhühnern aufrechterhalten werden. Pflanzten sich die ausgeschlossenen Tiere ebenfalls fort, so wäre das unter Umständen sogar ein schwerwiegender Nachteil: Die Nahrungsreserven könnten so knapp werden, daß alle



Küken hungern müßten und überhaupt keine Nachkommen hochgebracht würden. Andererseits ist die Reserve von Alttieren dann vorteilhaft, wenn der Bestand stark dezimiert wird und dadurch gefährdet ist.

Die gleiche Rolle spielen vielleicht auch die berühmten »Kämpfe« der Kampffläuer (*Philomachus pugnax*). Die Männchen dieser im nördlichen Europa und in Asien vorkommenden Vögel sammeln sich nach ihrer Rückkehr aus den Winterquartieren im März oder April an bestimmten Turnierplätzen. Während die Männchen außerhalb der Brutzeit genauso unscheinbar aussehen wie die Weibchen, tragen sie jetzt prächtig bunte Halskrausen und Federohren. Diese Zierden sind bei jedem Vogel verschieden, so daß man wohl kaum zwei gleichgefärbte Kampffläuer finden kann. Auf ihren Kampfplätzen stehen die Vögel bewegungslos oder vibrieren am ganzen Körper; sie treten und tanzen auf der Stelle oder kämpfen miteinander. Jedoch, so gefährlich das auch aussehen mag, es wird selten oder nie eine Feder dabei verloren. Die Weibchen nehmen an diesem Schauspiel anfänglich gar keinen Anteil, sondern sind mit ihrem Nestbau beschäftigt. Erst ab Mai kommen sie zur Begattung durch die dominierenden Männchen auf den Kampfplatz. Die individuelle Ausgestaltung der Halskrausen und Federohren könnte den Sinn haben, das gegenseitige Erkennen der verschiedenen Vögel zu erleichtern, was ja für die Herausbildung einer Rangordnung notwendig ist.

Diese und eine Fülle anderer Formen tierischen Verhaltens von den Einzellern bis zu den Primaten deutet Wynne-Edwards im Sinne seiner Theorie. Daß ein innerartlicher Mechanismus zur Regelung der Populationsdichte bestehen muß, folgert er aus einer ganz einfachen Überlegung: Wenn sich die Tierarten völlig ungehindert vermehren könnten, würden sie bald ihre Nahrungsquellen erschöpfen und damit ihren eigenen Fortbestand gefährden. Offenbar sind aber auch solche Tiere, die selbst keine oder nur sehr wenige Feinde haben, in freier Natur gewöhnlich recht gut genährt. Das Nahrungsangebot ist also sicher nicht der direkte, unmittelbar begrenzende Faktor ihrer Populationsdichte, denn dann müßte man sehr häufig freilebende Tiere finden, die dem Hungertode nahe sind.

Der daraus zu vermutende Regulationsmechanismus soll bei höheren Tieren allgemein in der Herausbildung einer Rangordnung bestehen, die dann bei den verschiedenen Tieren in unterschiedlicher Weise dafür sorgen soll, daß nötigenfalls die Zahl der Nachkommen in irgendeiner Form eingeschränkt wird. Diese Rangordnung wird nur sehr selten durch blutige Kämpfe ermittelt, sondern gewöhnlich in einer weniger verlustreichen Form durch ritualisierte Verhaltensweisen. Es wird nicht gebissen, gestoßen oder geschlagen, sondern nur gedroht und eingeschüchtert, und zwar nicht selten durch Vorweisen von leuchtenden Farben und Ornamenten.

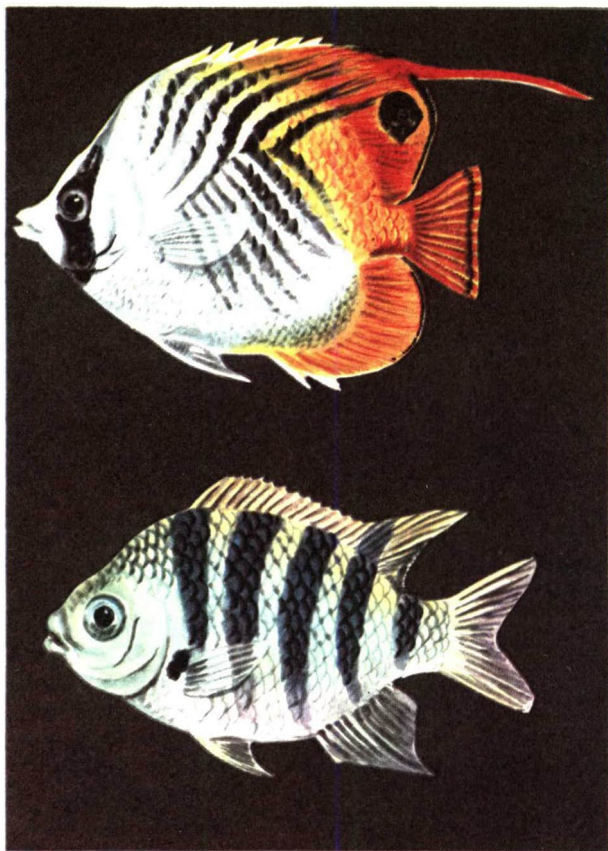
Meistens regeln die Männchen die Populationsdichte; entweder beteiligen sie sich an der Balz, oder sie verteidigen ihr Revier. Die Weibchen dagegen widmen sich der Nachkommenschaft. Daher – und nicht wegen des Eindrucks auf die Weibchen – sollen die Männchen meistens prächtiger gefärbt sein.

Wosich aber beide Eltern in gleicher Weise der Aufzucht der Jungen und der Verteidigung des Nestes widmen, sind sie meist auch gleich gefärbt, wie beispielsweise unsere Höckerschwäne (*Cygnus olor*). Die Populationsdichte wird bei diesen Vögeln, wie auch bei vielen anderen paarbildenden Tieren, durch die Größe der Reviere um die Nester geregelt.

Wynne-Edwards hat seine Theorie durch ein umfangreiches Tatsachenmaterial gestützt. Wenn auch nicht alles unbedingt überzeugt, so sind die von ihm herausgearbeiteten Gesichtspunkte über Eigenarten tierischen Verhaltens und die Bedeutung von Zeichnung, Schmuck und Lautäußerungen wahrscheinlich doch sehr wesentlich für das Verständnis vieler Vorgänge in der Natur.

Bunte Rivalen und Revierkämpfe

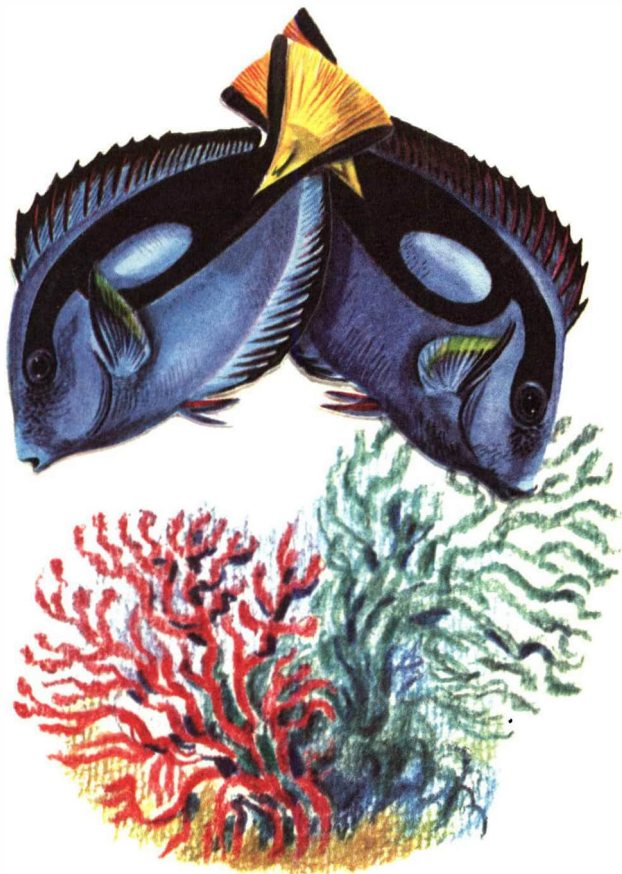
Selbst dann, wenn Farbkleider, Ornamente und deren Zurschaustellung sowie die Lautäußerungen der Männchen vieler Tiere keine Bedeutung für die Regelung der Populationsdichte haben sollten, bleibt doch noch die Möglichkeit bestehen, daß alle diese Erscheinungen vorwiegend – oder sogar ausschließlich – zum Drohen gegen



Augenfleck-Schmetterlingsfisch (*Chaetodon auriga*) (oben) und Goldbinden-Riffbarsch (*Abudefduf saxatilis*) (unten). Während der unscheinbare Goldbinden-Riffbarsch ein durchaus friedlicher Fisch ist, verhält sich der Augenfleck-Schmetterlingsfisch Artgenossen gegenüber äußerst aggressiv.

mögliche Gegner der gleichen Art oder gegen Verfolger oder Beutetiere dienen und nicht dazu, die Weibchen zu beeindrucken.

Das trifft sicher für viele Arten der tropischen Korallenfische zu. Ihre Geschlechter sind in der Regel gleich gefärbt



Zwei kämpfende Palettendoktorfische (Paracanthurus hepatus). Sie versuchen, sich rückwärts zu drängen und den Gegner mit dem Schwanzstachel zu verletzen. Der Angriff eines Palettendoktorfisches läßt sich auch durch blau-schwarz-gelbe Attrappen auslösen, die in ihrer Form von einem Fisch verschieden sein können.

und zeigen ihre grellen, großflächig verteilten Farben auch außerhalb der Laichzeit. Schon die Jungfische sind sehr auffallend gefärbt. Es hat sich herausgestellt, daß es unmöglich ist, mehrere Exemplare dieser Fische in einem Aquarium zusammen zu halten. Schon nach kurzer Zeit

kommt es zu brutalen Beißereien. Bei den Riffbarschen (*Pomacentridae*), den Korallen-Schmetterlingsfischen (*Chaetodontidae*) und den Kaiserfischen (*Pomacanthidae*), die K. Lorenz auf dieses Verhalten hin untersuchte, fand er eine eindeutige Beziehung zwischen ihrer Buntheit und ihrer Angriffslust. Während solche bunten Exemplare wie der Augenfleck-Schmetterlingsfisch (*Chaetodon auriga*) oder *Pomacanthus semicircularis* völlig unverträglich waren, erwiesen sich die viel unscheinbareren Arten Goldbinden-Riffbarsch (*Abudefduf saxatilis*), *Parachaetodon ocellatus* und *Chaetodon capistratus* als durchaus friedfertig.

Wesentlich ist nun, daß sich die Rauflust dieser Tiere fast nur gegen Artgenossen äußert. Fische anderer Arten werden viel seltener angegriffen. Verständlich wird dieser Zusammenhang zwischen Farbigkeit und Angriffslust, wenn man weiß, daß die bunten Fische alle revierbildenden Arten angehören. Ihre Aggressivität ist im Zentrum des Reviers am größten und nimmt nach der Peripherie hin allmählich ab. Durch dieses Verhalten kommt eine gleichmäßige Verteilung der Fische über das Riff zustande. So können die vorhandenen Nahrungsreserven optimal ausgenutzt werden. Offensichtlich fördert die Farbigkeit der Fische diesen Vorgang dadurch, daß gleichfarbene – also der gleichen Art angehörende Fische – einander ausweichen. Wahrscheinlich sind die verschiedenen Arten der Korallenfische alle Nahrungsspezialisten, so daß für einen Korallenfisch keine Notwendigkeit besteht, Angehörige anderer Arten aus seinem Revier zu vertreiben.

Daß diese Fische potentielle Rivalen um ihre Reviere tatsächlich an der Farbe und nicht an irgendeinem anderen Merkmal, wie z. B. der Körperform oder an artspezifischen Lauten, erkennen, konnte durch Versuche überzeugend nachgewiesen werden.

Der vorwiegend blau-gelb gezeichnete Palettendoktorfisch (*Paracanthurus hepatus*) greift im Aquarium nicht nur blaue und gelbe artfremde Fische an, während er andere Fische unbehelligt läßt, sondern auch Attrappen, die in ihrer Form weitgehend von der Fischkontur abwichen, wurden bevorzugt attackiert, wenn sie blau oder gelb waren. 72 % der Angriffe erfolgten auf rein blaue, 17,5 %

auf gelbe Attrappen: auf schwarze, grüne und rote Attrappen erfolgten nur 9,8 % der Angriffe. Eine Attrappe, die völlig dem blau-gelb-schwarzen Muster des Palettendoktorfisches entsprach, wurde am häufigsten angegriffen.

Nun gibt es aber Revierverhalten und Spezialisierung beim Nahrungserwerb nicht nur bei Korallenfischen. Warum haben dann aber nur sie die leuchtenden, auffallenden Farben? Diese Frage beantwortet K. Lorenz mit dem Hinweis darauf, daß die tropischen Korallenriffe ungewöhnlich dicht bevölkert sind. Ein Stichlingsmännchen, das sein Revier verteidigt, kann es sich noch leisten, jeden Eindringling, gleich welcher Art, der ungefähr seine Körpergröße hat, zu vertreiben, denn es gibt – im Vergleich zum Korallenriff – nur sehr wenig Fische in unseren Gewässern. Ein revierverteidigender Korallenfisch würde aber wohl überfordert sein, wollte er ausnahmslos jeden Eindringling aus seinem Revier jagen. Es ist also für ihn von Nutzen, daß er diejenigen Fische, die die gleiche Nahrung fressen wie er – also in erster Linie seine Artgenossen –, von anderen Fischen unterscheiden kann. Es leuchtet ein, daß das durch die bunten Farbkleider dieser Fische sehr erleichtert wird. Sicher wirken diese bunten Farben nicht nur angriffsauslösend, sondern auch auf andere Artgenossen einschüchternd, denn sonst bräuchte eine solche Tracht ja nur Nachteile, und es wäre schwer vorstellbar, wie sich das Farbkleid im Laufe der Stammesgeschichte einmal herausbilden konnte. Außerhalb des Reviers weichen die Fische der Drohung durch das Farbkleid aus, innerhalb ihrer gewohnten Umgebung beantworten sie die Herausforderung mit einem Angriff.

Es wäre aber wohl zu einfach, die Entstehung der Trachten der plakatfarbenen Korallenfische ausschließlich auf dieses Prinzip zurückzuführen. In den Riffen leben auch friedliche Arten, die ja ebenfalls bunt sind, wenn auch meistens nicht so auffallend wie die revierverteidigenden Formen. Dazu kommt, daß viele Korallenfische einen ausgeprägten physiologischen Farbwechsel zeigen. Bei einigen Arten gibt es mindestens sieben verschiedene Farbmuster. Diesen sind die unterschiedlichsten Funktionen zugeschrieben worden, z. B. eine warnende Wirkung und ein Tarneffekt durch »Somatolyse«. Sie sollen also so

wirken wie die schon erwähnte Streifung des Springfrosches (*Rana dalmatina*) und des afrikanischen Frosches (*Megalixis formasini*). Keinesfalls können alle diese Trachten Erkennungszeichen für Artgenossen sein.

Die Theorie vom Farbkonflikt

In den dreißiger Jahren unseres Jahrhunderts entwickelte der Engländer Hingston seine Theorie vom Farbkonflikt. Nach ihr entbehrt die Darwinsche Theorie von der geschlechtlichen Zuchtwahl jeder Grundlage. Das Farbleid der Tiere soll durch zwei Erfordernisse bestimmt sein: die Notwendigkeit, den jeweiligen Träger vor Feinden oder Beutetieren zu verbergen, und das Erfordernis, Gegner oder auch Beutetiere einschüchtern zu können. Das erste wird durch Schutztrachten, das zweite durch auffallende Farbleider und Strukturen erreicht. Diese beiden Möglichkeiten rivalisieren nach Hingston miteinander. Das Farbleid einer bestimmten Tierart ist immer ein Kompromiß zwischen beiden. Bei schwachen, wehrlosen und friedlichen Formen setzt sich die Schutztracht durch. Je ungefährdeter oder aggressiver ein Tier ist und je mehr es auf eine Tarnfarbe verzichten kann, desto größer ist der Anteil an auffälliger Zeichnung in seiner Tracht.

Hingston erläutert seine Theorie am Beispiel des Löwen. Durch sein grau gelbes Farbleid harmonisiert er sehr gut mit dem von der Sonne vergilbten Steppengras seiner Umgebung und wird so leicht von Beutetieren übersehen. Warum hat er dann aber einen schwarzen Fleck auf der Rückseite seiner Ohren, eine schwarze Schwanzquaste und – wenigstens bei einigen Rassen – eine schwarze Mähne? Er braucht sie zum Drohen, um Gegner einzuschüchtern oder Beutetiere zu erschrecken und zu lähmen. Der Schwanz wird bei Erregung emporgehoben und hin und her geschlagen, die Mähne wird aufgerichtet. Erst jetzt werden ihre schwarzen Haare als ein dunkler Kranz auch von vorn her sichtbar. Die Ohren werden angelegt und dabei ihre Rückseite nach vorn gedreht, so daß die schwarzen Flecken von vorn zu sehen sind.

Hingston führt noch eine Reihe ähnlicher Beispiele an. Nach ihm haben nur diejenigen Bären einen hellen Hals-

kragen oder Brustring, die sich beim Kämpfen aufrichten, wie der Braunbär (*Ursus arctos*) und der Malaienbär (*Helarctos malayanus*), während der amerikanische Grizzly (*Ursus arctos horribilis*) und der Eisbär (*Thalassarctos maritimus*) keine Brustmarkierung tragen. Beide sollen sich beim Kampf nie auf die Hinterbeine erheben.

*Der in einigen Ländern Asiens lebende Kragenbär (*Selenarctos tibetanus*) trägt einen auffallenden weißen Brustring. Nach Ansicht des Naturforschers Hingston kommt dieser Ring nur bei solchen Arten vor, die sich beim Kämpfen aufrichten.*

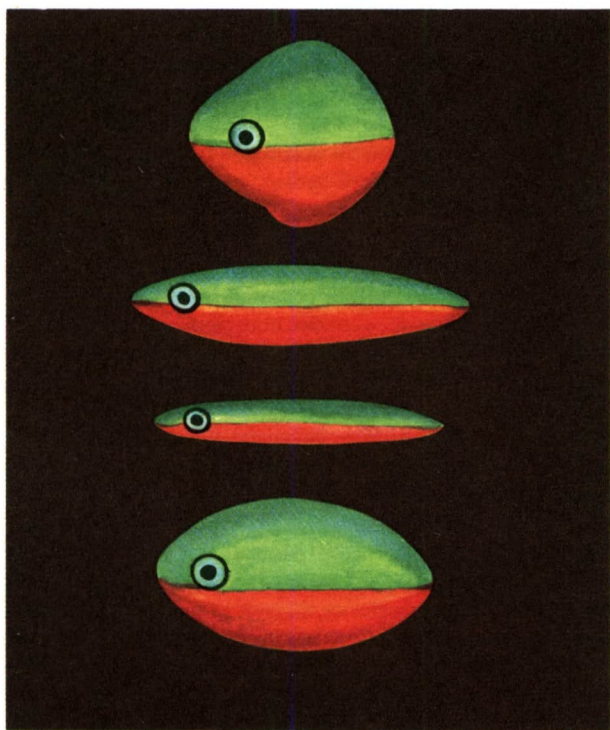
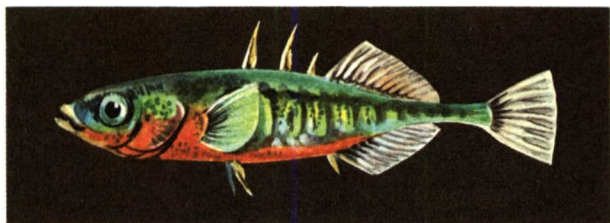


Auf dem Schwanzrücken der Wölfe (*Canis lupus*) befindet sich ein schwarzer Fleck. Wozu? Der Schwanz wird im Zorn über den Rücken des Tieres gehoben, so daß er von vorn sichtbar wird. Die Haare, die den Fleck bilden, werden dabei aufgerichtet. Auch diese »Geste« soll dazu dienen, dem Rivalen die Erregung des Tieres anzuzeigen und ihn dadurch einzuschüchtern.

Es besteht ein umgekehrtes Verhältnis zwischen der Neigung zu tatsächlichem Kampf und zum Drohen. Tiere, die wirklich physisch kämpfen, drohen meist wenig und haben deshalb auch nur eine schwach entwickelte Drohfärbung, wie beispielsweise die Säugetiere. Vögel hingegen führen vorwiegend ritualisierte Kämpfe aus, daher ihre Farbenpracht. Die farbenfrohesten Enten, die Männchen der Mandarinente, werden überhaupt nicht tödlich gegeneinander, während die weniger prachtvollen Erpel anderer Arten sich oft mit ihren Schnäbeln hin und her zerren. Allerdings sind gerade die Kolibris, die ja oft in den prächtigsten Farben prangen, sehr rauflustig. Hingston meint sogar, daß auch die Männchen der Tagschmetterlinge um ihre Reviere kämpfen, jedoch nicht durch Tötlichkeiten, sondern durch Vorweisen der bunten Farben der Oberseite ihrer Flügel. Im Sitzen sind sie dagegen durch die tarnfarbene Unterseite der Flügel, die jetzt hochgeklappt sind, geschützt. Also auch hier ein Kompromiß, wie es seine Theorie vom Farbkonflikt verlangt.

Die Rotkehlchen (*Erithacus rubecula*) versuchen, jeden fremden Artgenossen, der in ihr Brutrevier eindringt, einzuschüchtern und zu vertreiben. Sie sträuben dabei ihr rotes Brustgefieder. Junge Vögel, die noch keine rote Brust haben, werden nicht angegriffen. Überhaupt ist das Rot entscheidend dafür, den Revierinhaber zum Angriff zu veranlassen. Es übt einen stärkeren Reiz aus als alle anderen Eigenschaften des Rotkehlchens zusammen. Das konnte in Versuchen nachgewiesen werden. Das Stichlingsmännchen in seinem Hochzeitskleid mit dem leuch-

Ein Stichling (Gasterosteus aculeatus) im Ruhekleid (zweiter von oben) kann sich einem anderen, revierverteidigenden Männchen (oben) fast ungestört nähern. Rot»bäuchige« Attrappen wie diese einem Stichling recht unähnlichen Gebilde werden jedoch heftig attackiert, wenn sie in ein besetztes Revier gebracht werden.



tend roten Bauch vertreibt ebenfalls Eindringlinge aus seinem Revier, besonders dann, wenn auch sie rot gefärbt sind. Man kann die Angriffsreaktion durch Attrappen künstlich auslösen. Diese können in ihrer Form einem Stichling recht unähnlich sein. Wesentlich ist, daß auch ihre Unterseite rot gefärbt ist. Sie wirken dann sogar viel stärker angriffsauslösend als echte Stichlingsmännchen im Ruhekleid, deren Bauch eine grauweiße Färbung hat. Die rote Färbung dient also beim Stichling wie beim Rotkehlchen zum Drohen und wird sowohl vom Verteidiger des Reviers als auch vom Eindringling so empfunden.

Daß Tiere tatsächlich bei innerartlichen Auseinandersetzungen durch bestimmte Farbmerkmale bevorteilt sein können, ließ sich nachweisen, indem man Buchfinkweibchen (*Fringilla coelebs*), die ja im Gegensatz zu den Männchen nur eine unscheinbar graue Brust haben, die Brustfedern rot färbte. Sie waren danach sowohl gegenüber anderen Weibchen als auch gegenüber den Männchen bei Streitigkeiten viel erfolgreicher als vorher.

Sehr überzeugend ist das Ergebnis eines Versuchs mit dem nordamerikanischen Stärling (*Agelaius phoeniceus*). Dieser etwa amselgroße Vogel ist, bis auf die roten »Epauletten« auf seinen Flügeln, völlig schwarz. Die Männchen besetzen zur Brutzeit in großen Rohrkolbenbeständen (*Typha latifolia*) Reviere, in denen sich mehrere Weibchen einfinden. Es sind meistens mehr Männchen als geeignete Reviere vorhanden, sodaß unter ihnen um sie gekämpft wird. Wechselt ein Revier seinen Besitzer, so übernimmt der Sieger damit auch die Weibchen, die sich dort angesiedelt haben.

D. S. Smith übermalte gefangenen revierbesitzenden *Agelaius*-Männchen die Epauletten mit schwarzer Farbe und ließ sie wieder frei. Diese Veränderung hatte keinen Einfluß auf ihren Erfolg bei den Weibchen. Dagegen erlitt die Verteidigungskraft der Männchen durch die Übermalung des Schulterflecks eine erhebliche Einbuße, denn 64% dieser Vögel verloren danach in wenigen Tagen ihre Reviere. Im gleichen Zeitraum mußten aber nur 8% der Männchen, die man zur Kontrolle ebenfalls eingefangen und wieder frei gelassen hatte und deren Schulterfleck nicht übermalt worden war, ihr Revier aufgeben.

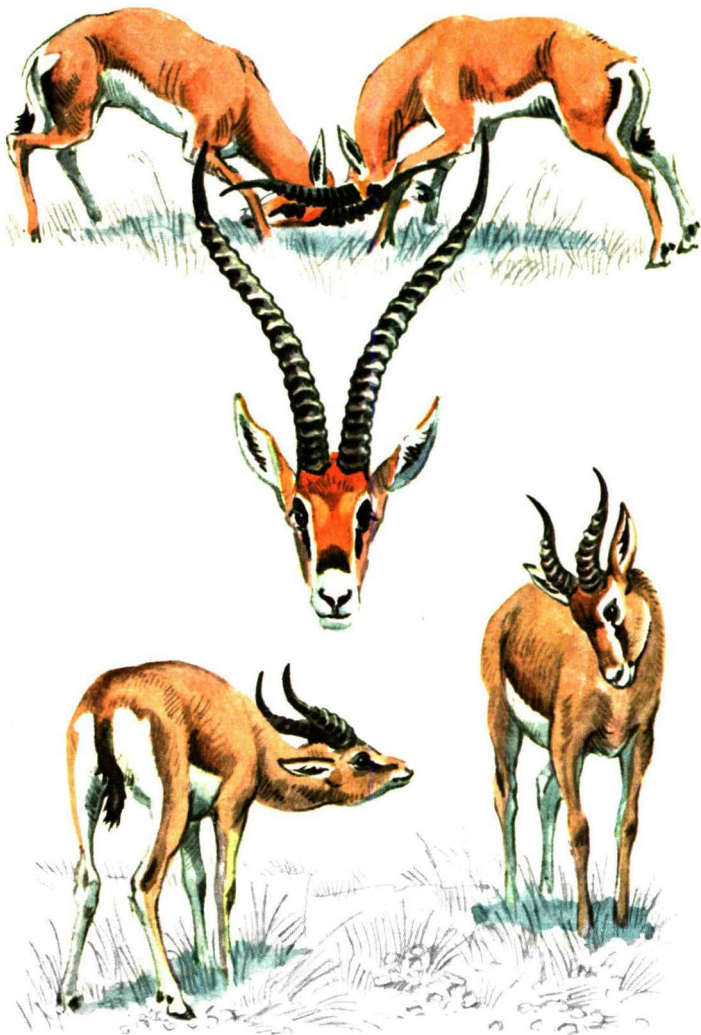
Auch Gehörne und Geweihe dienen neben ihrer Funktion als »Waffen« zum Drohen. Die eigentlichen Waffen der Wiederkäuer sind die Hufe, eventuell auch die Zähne. Antilopen sollen ihre Hörner nie gegen Angreifer anderer Art verwenden, sondern gebrauchen ihre Hufe. Ebenso schlagen Hirsche in solcher Lage mit den Beinen.

Die Kämpfe zwischen den geweih- oder hörnertragenden Männchen der Huftiere bestehen meist aus einem Kräfteressen durch Hin- und Herschieben mit den Köpfen. Die Aufgabe der Geweihe und Hörner ist es offensichtlich, dabei eine feste Bindung herzustellen und das Abrutschen der Köpfe zu verhindern. Einige Antilopen benutzen ihre Hörner allerdings auch zum Fechten; sie schlagen sie also gegeneinander. Gestochen wird nie, auch nicht mit solchen Hörnern, die dafür sehr geeignet scheinen, wie die langen Spieße der Oryxantilopen.

Häufig wird auch bei diesen Tieren nicht physisch gekämpft, sondern durch bloßes Vorweisen von Geweihen und Hörnern in besonderen Haltungen, die von Art zu Art verschieden sein können, der Streit entschieden.

Welche Bedeutung derartigen Strukturen im Leben dieser Tiere zukommt, erkennt man, wenn man sich einmal vergegenwärtigt, was ein tierischer Organismus leisten muß, um sie hervorzubringen. Bekanntlich werfen die Hirsche alljährlich ihr Geweih ab und bilden es neu. Beim Rothirsch beträgt die Masse des Geweihs bis zu etwa 10 kg. Das Geweih wächst in nur 3 1/2 Monaten, die zudem noch sehr nahrungsarm sind. Seine übrige Knochenmasse beträgt nur 20 kg und wird in etwa 42 Monaten gebildet. Der Aufwand für das Hirschgeweih ist also nicht unbeträchtlich. Um so verwunderlicher ist es, daß gelegentlich auch ein krankhaft geweihloses Tier Platzhirsch sein kann, also als Sieger aus Brunftkämpfen hervorging und Besitzer eines Harems wurde.

Aus all den Erscheinungen läßt sich schlußfolgern, daß Farbmerkmale und auffallende Strukturen sehr oft Mittel sind, um Gegner zu bedrohen und einzuschüchtern. Spielen sie aber auch eine Rolle bei der geschlechtlichen Zuchtwahl? Findet dieser Vorgang wirklich statt?



*Die Hörner der Grantgazellenböcke (*Gazella granti*) verhindern das Abrutschen der Köpfe beim Stirndrängen. Durch bloßes Vorweisen seines Gehörns vermag der dominierende Dorkasgazellenbock (*Gazella dorcas*, unten, rechtes Tier) seinen Rivalen einzuschüchtern, der eine geduckte Demutstellung einnimmt.*

Noch einmal:

Die geschlechtliche Zuchtwahl

Der Inhalt dieser Hypothese Darwins ist – kurz gesagt – folgender: Die durch die Wirkung der geschlechtlichen Zuchtwahl hervorgerufenen Veränderungen beruhen auf dem »Vorteil, den gewisse Individuen über andere ihres Geschlechts und derselben Art ausschließlich hinsichtlich der Fortpflanzung haben«.

Wichtig ist bei dieser Definition das Wort »ausschließlich«; denn solche Vorteile, die sich zwar günstig auf die Fortpflanzung auswirken, dem entsprechenden Organismus aber auch anderweitig gut zustatten kommen, gehören nicht dazu, wie beispielsweise Schutzfärbungen, die ja dadurch, daß sie ihren Trägern ein längeres Leben ermöglichen, auch deren Aussicht, sich fortzupflanzen, steigern. Meistens handelt es sich bei der geschlechtlichen Zuchtwahl um die Herausbildung von Mitteln, die den Erfolg bei der Paarung sichern.

Kommt es nun aber auch vor, daß besonders »schöne« Tiere des einen Geschlechts (vor allem Männchen) eine größere Aussicht haben, sich fortzupflanzen, als ihre Geschlechtsgenossen? Beeindrucken sie etwa die Angehörigen des anderen Geschlechts durch ihre Erscheinung, und zwar entweder dadurch, daß sie bei ihnen so etwas wie einen »ästhetischen Sinn« ansprechen oder sie sexuell besonders stark erregen?

Ein Umstand, der ein klares Urteil hierüber erschwert, ist folgender: Bei der Balz sind neben den Elementen sexueller Erregung auch solche der Furcht und Aggression vorhanden. Stellt ein Vogelmännchen sein schönes Gefieder vor einem Weibchen zur Schau, so muß das nicht unbedingt bedeuten, daß er es irgendwie »bezaubern« will. Vielleicht will er das Weibchen auch nur einschüchtern und sich dadurch gefügig machen. Viele Vögel legen zur Zeit der Balz ein Hochzeitskleid an, aber gerade jetzt besetzen sie auch ihre Brutreviere, die sie gegen Konkurrenten oder Feinde verteidigen müssen. Und auch dann, wenn keine Reviere verteidigt werden, sind ja gerade zu dieser Zeit Nebenbuhler »auszuschalten«, was oft durch Kampf und Drohen geschieht.

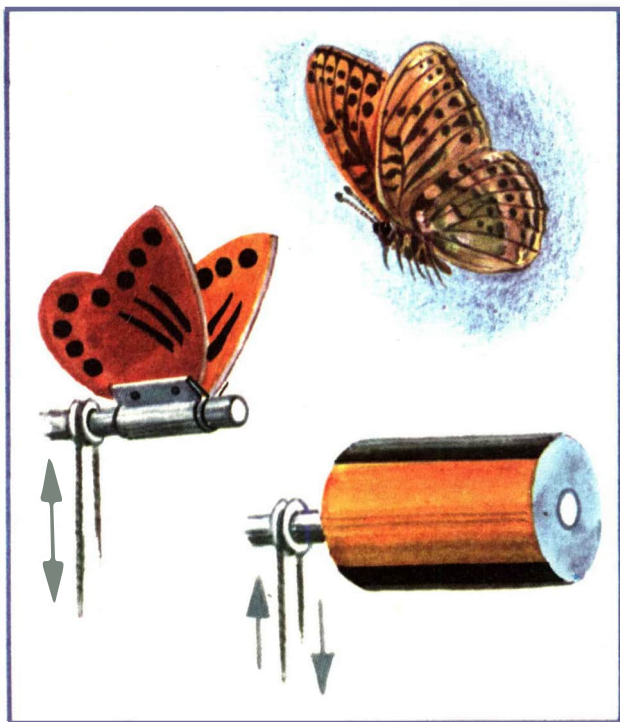
Was wissen wir überhaupt über die Bedeutung der Balz für die Fortpflanzung der Tiere? Die schon erwähnte Theorie von Wynne-Edwards gibt zwar eine generelle Deutung der Balz – ihre Aufgabe besteht in der Regelung der Populationsdichte –, aber diese Deutung steht und fällt natürlich mit der Theorie selbst. So kann nur ganz allgemein gesagt werden: Gebalzt wird immer dann, wenn einer unmittelbaren Begattung irgendwelche Hindernisse im Weg stehen. Aber warum bestehen diese bei einigen Arten und bei anderen nicht? Welchen Vorteil können solche Hindernisse überhaupt haben?

Oft wird wohl einfach deshalb gebalzt, weil sich die Geschlechter erst einmal finden müssen. Diesem Ziel dienen sicher viele Balzflüge der Vögel, ihr Gesang, aber auch das Zirpen der Heuschrecken und Grillen, wohl auch das Quaken der Frösche.

Die Eiablage muß an einem Ort erfolgen, an dem die Entwicklung der Jungtiere gesichert ist. Diese Plätze werden bei manchen Tierarten von den Männchen aufgesucht und vorbereitet. Das Stichlingsmännchen wählt ein Revier aus, verteidigt es und baut dort ein Nest aus Wasserpflanzen. Der Stichling lockt durch seine Balz, die von der roten Färbung des Bauches optisch unterstützt wird, die Weibchen an sein Nest heran, wo sie zur Eiablage veranlaßt werden.

Eine häufige Funktion der Balz ist die Synchronisierung physiologischer Vorgänge. Weibchen und Männchen der Fische müssen Eier und Sperma gleichzeitig abgeben, damit die Eier sofort nach ihrer Ablage befruchtet werden und sich normal entwickeln können. Das Flossenspreizen und gegenseitige Imponieren, das wir von zahlreichen Fischarten kennen, wobei die Tiere in ihren schönsten Farben prangen, dient sicher der gegenseitigen Stimulierung, die dazu führt, daß die Partner dann gleichzeitig ablaichen.

Ein weiterer, sicher nicht unwesentlicher Grund einer Balz liegt auf ganz anderer Ebene. Die Welt der Organismen besteht bekanntlich nicht aus einem Kontinuum verschiedener Formen, die allmählich ineinander übergehen, sondern aus meistens deutlich voneinander getrennten Arten. Diese Sonderung in Arten hat es ermöglicht, daß



*Das Männchen des Kaisermantels (*Argynnis paphia*) läßt sich beim Balzflug nicht nur durch eine schmetterlingsähnliche Attrappe mit schlagenden Flügeln anlocken, sondern auch durch eine orange-schwarz gestreifte Trommel, die langsam fortbewegt wird und sich mehr oder weniger schnell um ihre Achse dreht.*

durch mehr oder weniger ausgeprägte Spezialisierungen die unterschiedlichsten Ressourcen der Umwelt ausgenutzt werden können. Sie war eine Voraussetzung dafür, daß das Leben die erstaunliche Vielfalt und Organisationshöhe erreicht hat, die das Bild unseres Planeten heute prägen.

Meistens sind verschiedene Arten, auch wenn sie nahe miteinander verwandt sind, reproduktiv vollkommen voneinander isoliert. Werden die Eier einer Art vom Sperma einer anderen befruchtet, so beginnen sie sich entweder gar

nicht erst zu entwickeln, oder die Embryonen sterben auf irgendeinem Entwicklungsstadium ab. Entstehen trotzdem ausgewachsene Bastarde, so sind sie häufig nur recht schwächlich ausgebildet. Auch dann, wenn voll lebensfähige Individuen heranwachsen, sind sie gegenüber den Angehörigen der Stammarten oft dadurch benachteiligt, daß sie mehr oder weniger unfruchtbar sind. Deshalb ist es für die Individuen der meisten Arten ein erheblicher Selektionsnachteil, wenn sie sich mit den Angehörigen anderer Tierarten paaren, besonders für die Weibchen. Es verwundert daher nicht, daß sich Mechanismen herausgebildet haben, die die Paarung von artfremden Individuen verhindern. Diese Mechanismen können in unterschiedlichen Ansprüchen an den Lebensraum bestehen, die es erschweren, daß die Tiere aufeinander treffen, oder auch darin, daß sie zu verschiedenen Jahreszeiten geschlechtlich aktiv sind.

Eine unnütze Verschmelzung von Keimzellen kann aber auch durch artspezifische Laute, Färbungen, Trachten, Balzspiele oder Gerüche vermieden werden.

Die Weibchen des afrikanischen Roten Cichliden (*Hemichromis bimaculatus*), einer Buntbarschart, lockt die rote Farbe ihrer Männchen, die Männchen eines heimischen Schmetterlings, des Kaisermantels (*Argynnis paphia*), das Orangegelb ihrer Weibchen. Beides ließ sich in Attrappenversuchen nachweisen, bei denen den Tieren verschiedenfarbige Nachahmungen des Geschlechtspartners angeboten wurden. Die Buntbarschweibchen reagierten am stärksten auf rote Attrappen, die Kaisermantelmännchen nur auf orangegelbe Gegenstände, die den Weibchen in der Form auch sehr unähnlich sein konnten.

Für den normalen Ablauf der Balz sind bei diesen wie auch bei anderen Schmetterlingen außer den Farbreizen noch Duft-, aber auch Bewegungsreize erforderlich.

Farbe und Muster der Flügel der Männchen des afrikanischen Falters *Hypolimnas misippus* sind für ihren Erfolg bei den Weibchen offenbar von Bedeutung. Das zeigte ein von G. Stride 1957 in Ghana leider nur an sehr wenigen Tieren durchgeführter Versuch. Mehreren der schwarz-weißen Männchen dieses Nymphaliden wurden die weißen Flecke der Flügel übermalt (schwarze Männchen), anderen

wurden vorsichtig die Flügelschuppen entfernt (farblose Männchen) und ihr Erfolg bei der Balz verfolgt. Das Ergebnis sah so aus: Die vier normal gefärbten Männchen erreichten bei allen vier Werbungsversuchen ihr Ziel, die drei schwarz übermalten Männchen waren bei drei versuchten Werbungen nur zweimal erfolgreich, und die drei farblosen Männchen hatten – trotz einer sehr hohen Zahl von achtzehn Werbungen – überhaupt keinen Erfolg bei den Weibchen. Für die Auslösung der für eine Paarung notwendigen Reaktionen der Weibchen scheint also bei dieser Art besonders der schwarze Anteil des Flügelmusters der Männchen von Bedeutung zu sein.

Bei diesem Falter ist auch ein besonderes Farbmerkmal der Weibchen notwendig, um das Interesse der Männchen zu erregen. G. Stride setzte tote Testweibchen aus Kombinationen verschiedener Körperteile von *Hypolimnas misippus* oder anderen Faltern sowie farbigem Papier zusammen und beobachtete, wie sich die Männchen ihnen gegenüber verhielten. Es konnte festgestellt werden, daß es besonders die gelbbraune Färbung der Hinterflügel ist, die die Männchen von *Hypolimnas misippus* anzieht. Daß die Papierflügel den natürlichen Flügeln nicht vollständig gleichkamen, lag wohl am Fehlen eines Duftstoffes, der in den Schmetterlingsflügeln vorhanden ist und die Männchen ebenfalls beeinflußt. Neben Farbe und Duft ist auch die Form der Falterweibchen für ihre Anziehungskraft wesentlich, denn die Entfernung eines Flügelpaares der Testweibchen reduzierte die Balzreaktion der Männchen erheblich.

Bei den Balzzeremonien sind die Reaktionen beider Partner oft sehr fein aufeinander abgestimmt. Verhält sich ein Tier anders, als es von seinem Partner erwartet wird, so kann es zum Abbruch der Balz kommen.

Alle diese Vorkehrungen können die Vereinigung von Keimzellen unterschiedlicher Arten verhindern und damit als präzygote Isolationsmechanismen dienen. Unter einer Zygote versteht man das befruchtete Ei; als präzygote Isolationsmechanismen bezeichnen die Evolutionsforscher alle Isolationsfaktoren, die vor der Bildung der Zygote wirken.

Offensichtlich haben sich viele präzygote Isolations-

mechanismen durch Vorgänge herausgebildet, die unter die Darwinsche Definition der geschlechtlichen Zuchtwahl fallen. Man kann sich vorstellen, daß Männchen, bei denen ein an sich schon vorhandenes Artmerkmal – nehmen wir einmal an, es sei ein Farbfleck auf dem Flügel eines Vogels – besonders kräftig entwickelt ist, dadurch »einen Vorteil über andere Individuen ihres Geschlechts und derselben Art ausschließlich hinsichtlich der Fortpflanzung haben«, daß sie beim Balzflug art eigene Weibchen stärker anlocken als ihre Konkurrenten. Auf fremde Weibchen einer verwandten Art wirken sie vielleicht viel weniger anziehend. Vorteile, die sich aus solchen oder ähnlichen Situationen ergaben, sind sicher an der Herauszüchtung von Farben, Strukturen und artspezifischem Balzverhalten beteiligt gewesen. Obwohl Darwin an diesen Gesichtspunkt der geschlechtlichen Zuchtwahl nicht gedacht hat, sind diese Tatsachen und Überlegungen doch eine Stütze seiner Theorie.

Warum sich Balzen und Drohen oft ähneln

Eine weitere Funktion des Balzverhaltens und des mit ihm verbundenen Zur-Schau-Stellens von Farben und Strukturen besteht offensichtlich darin, andere Männchen oder überhaupt fremde Artgenossen zu vertreiben, die der Brut gefährlich werden könnten. Diese Tatsache liefert möglicherweise einen Schlüssel zum Verständnis der so häufigen Ähnlichkeit von Balzen und Drohen.

Schon dem Laien fällt beim Betrachten eines mit Fischen besetzten Aquariums auf, daß sich die Männchen untereinander in mancher Beziehung ganz ähnlich verhalten wie Paare. Die Männchen des Kampffisches (*Betta splendens*) spreizen nicht nur gegenüber ihren Weibchen die Kiemendeckel ab und zeigen ihre Flossen, sie tun das ebenso bei ihren gegenseitigen Kämpfen.

Es ist denkbar, daß dieses Spreizen der Flossen und Kiemendeckel ursprünglich nur dazu diente, anderen Männchen zu drohen, und erst danach eine anziehende und sexuell erregende Wirkung auf die Weibchen erlangt hat. Der Selektionsmechanismus ist leicht zu erkennen: Männchen, die überdurchschnittlich erfolgreich drohten, konnten ihre Brut besonders gut verteidigen. Weibchen, die

dieses Drohen auf Grund ihrer erblichen Konstitution als anziehend empfanden, waren daher ihren etwas »ängstlicheren« Geschlechtsgenossinnen gegenüber hinsichtlich der Fortpflanzung im Vorteil, weil ihre Eier besser verteidigt wurden. Daher nahm die Anziehungskraft drohender Männchen für die Weibchen allmählich zu. Das löste andererseits wieder eine Weiterentwicklung des vielleicht anfänglich nur sehr unvollkommenen Drohens und der mit ihm verbundenen auffallenden Strukturen bei den Männchen aus.

Möglicherweise ist die Entwicklung auch so verlaufen. Aber wir sollten uns an dieser Stelle einmal klarmachen, daß eine der stärksten Seiten der Selektionstheorie zugleich ihre schwächste ist. Man kann mit ihrer Hilfe und durch Einführung einiger Hilfsannahmen grundsätzlich alles erklären. Man kann so nachweisen, daß ein bestimmtes weißes Tier auch weiß sein muß. Wäre es schwarz, fände man sicher genauso gute Gründe dafür, warum es so und nicht anders aussieht. Damit soll keineswegs gesagt werden, daß die Theorie von der natürlichen Zuchtwahl falsch ist. Sie muß als unbestreitbar richtig angesehen werden. Der Leser braucht aber nicht all das, was besonders in der Literatur früherer Jahrzehnte als »Erklärung« für irgendwelche Phänomene angeboten wurde, kritiklos hinzunehmen. Vieles ist wissenschaftlich gesichert, einige Erklärungen sind jedoch nur Vermutungen, die noch viele Fragen offenlassen. Es ist immer leichter, Hypothesen zu entwickeln, als sie danach auch zu beweisen oder auszuschließen.

Die Eiattrappen der Maulbrüter

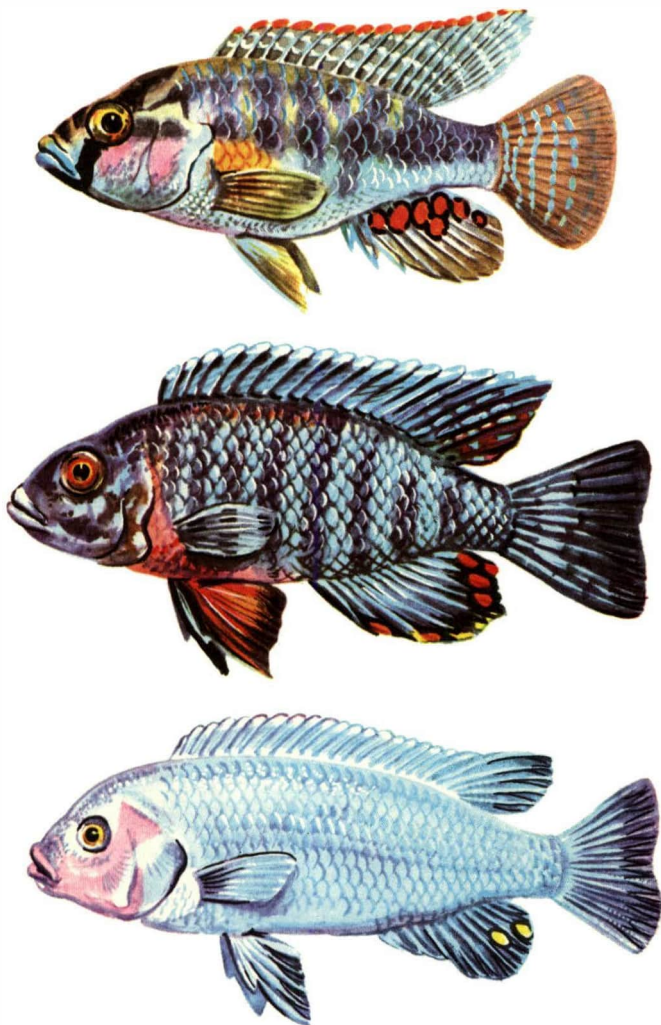
Die moderne Verhaltensforschung kennt jedoch einen Fall, bei dem die Deutung des geschichtlichen Werdegangs im Sinne der Theorie von der geschlechtlichen Zuchtwahl fast zwingend ist. Die Männchen – seltener auch die Weibchen – verschiedener maulbrütender Buntbarsche Afrikas tragen auf ihrer Afterflosse ovale Flecke, die kräftig gelb, orange oder rot gefärbt sind und sich deutlich von der übrigen Flosse abheben. Durch sorgfältige Beobachtung (durch Wickler 1962) dieser Fische, die sich ohne Schwierigkeiten

im Aquarium fortpflanzen, war es möglich, Bedeutung und Entstehung der Flecke festzustellen.

Die maulbrütenden Formen stammen sicher von sogenannten Substratlaichern ab; das sind Fische, die ihre Eier auf einer Unterlage, meist auf Steinen, befestigen. Dort werden sie sofort vom Männchen besamt. Die Arten der substratlaichenden Gattung *Hemichromis* weisen keine oder nur geringe Unterschiede im Farbkleid der Geschlechter auf. Sie bilden Paare, und beide Eltern beteiligen sich an der Verteidigung der Brut. Ihre Eier sind zahlreich, aber klein und dotterarm. Nach dem Schlüpfen werden die winzigen Larven von den Eltern ins Maul genommen und in eine Grube gebracht. Auch nachdem die kleinen Barsche schon selbständig schwimmen und einen Schwarm bilden, werden Ausreißer immer wieder von den Eltern ins Maul genommen und in den Schwarm zurückgespiesen. Bei dieser Art der Jungfischauzucht sind große Verluste unvermeidbar. Die aus den farblosen, dotterarmen Eiern schlüpfenden Larven sind noch sehr unentwickelt und können in den offenen Gruben nur ungenügend verteidigt werden.

Aus der Neigung, die Jungfische ins Maul zu nehmen, hat sich bei den Weibchen der verschiedenen Arten der Gattung *Haplochromis*, die mit den Arten der Gattung *Hemichromis* nahe verwandt ist, der Trieb entwickelt, die Eier sofort nach der Ablage im Maul unterzubringen, auszubrüten und bei Gefahr auch die Jungfische immer wieder dort aufzunehmen. Das hat den Vorteil, daß diese Fische, um ihre Art zu erhalten, viel weniger Eier produzieren müssen als die Substratlaicher. Diese wenigen Eier können mit einem größeren Dottervorrat ausgestattet werden und sind deshalb verhältnismäßig groß und oft orangerot gefärbt. Die großen, farbigen Eier werden von Räubern viel eher bemerkt als der feinkörnige Laich der Substratbrüter. Außerdem haften sie nicht am Untergrund und können daher durch die Wirkung der Strömung leicht verlorengehen. Deshalb ist es vorteilhaft, wenn sie von den Weibchen der Maulbrüter sofort nach der Ablage ins schützende Maul genommen werden. Es besteht jedoch die Gefahr, daß das geschieht, bevor die Eier durch die Männchen befruchtet werden.

Hier offenbart sich die Bedeutung der Flecke auf der



Männchen dreier afrikanischer Maulbrüterarten. Von oben nach unten: *Haplochromis burtoni*, *Aulonocara nyassae*, *Pseudotropheus zebra*. Diese Buntbarsche gehören drei verschiedenen Gattungen an, zeigen aber alle auf der Afterflosse die für viele Männchen von maulbrütenden Arten typischen „Eiatrappen“.

Afterflosse der Männchen: Die Weibchen werden offensichtlich durch optische Reize veranlaßt, ihre Eier aufzupicken. Die Punkte der Afterflosse der Männchen haben ziemlich genau Farbe und Größe der Eier der betreffenden Art, sie wirken als »Eiattrappen«. Die Weibchen picken wiederholt danach und nehmen dabei das an der Afterflosse aus der sogenannten Analpapille austretende Sperma auf. Die Eier werden also im Maul befruchtet. Der Trieb, Eier ins Maul zu nehmen, ist bei den Weibchen sicher schon vor dem Laichen vorhanden. So wirkt die Attrappe der Männchen auch als Lockmittel für die Weibchen. Das erhöht noch den Selektionswert der Attrappe. Dieser Faktor hat bei der phylogenetischen Herausbildung der Eiflecke aus der ursprünglichen Perlfleckung der Afterflosse, deren Punkte nur entfernt einem Ei ähnlich waren, sicher eine nicht unwesentliche Rolle gespielt. Männchen, deren Flecke, durch Mutation bedingt, eine größere Eiähnlichkeit hatten als die ihrer Artgenossen, waren ihren Konkurrenten im Werben um die Weibchen überlegen, und so verbreitete sich diese Eigenschaft immer mehr.

Bei den heute lebenden Arten der Gattung *Haplochromis* besteht eine deutliche Beziehung zwischen dem Zeitpunkt der Befruchtung und der Eiähnlichkeit der Flecke auf der Afterflosse. Diese Flosse ist bei *Haplochromis multicolor* noch ähnlich gezeichnet wie bei den Substratlaichern; die große Mehrzahl der Eier wird auch noch vor der Aufnahme ins Maul vom Männchen in der Laichgrube besamt. Bei *Haplochromis wingatii*, der gut entwickelte Eiflecke trägt, erfolgt die Befruchtung des größten Teils der Eier erst im Maul; vor allem auch deshalb, weil er in Flüssen laicht, wo das über der Laichgrube abgegebene Sperma sofort weggespült wird, bevor es die Eier erreicht. Bei *Haplochromis burtoni* werden alle Eier im Maul besamt. Bei ihm besteht ein deutlicher Abstand zwischen Eiablage und Absamen. Die Männchen von *Haplochromis wingatii* und *Haplochromis burtoni* legen sich, im Gegensatz zu denen von *Haplochromis multicolor*, beim Ausstoßen der Spermien auf die Seite. Sie demonstrieren dadurch ihre Eiattrappen und veranlassen so die Weibchen zum Picken. Diese Seitenlage ist bei *Haplochromis burtoni* stärker ausgeprägt als bei

Haplochromis wingatii. Es besteht also zwischen diesen Arten ein Unterschied in einer Entwicklung, die die Sicherheit der Samenübertragung auf die Eier gewährleistet.

Verschiedene Arten der Gattung *Tilapia* und ihre Verwandten bilden die zweite große Gruppe maulbrütender afrikanischer Buntbarsche. Die Männchen einiger dieser Arten tragen an der Analpapille ganz ungewöhnliche, weitverzweigte, buschige Anhänge. Vermutlich haben sie die gleiche Aufgabe wie die Eiattrappen anderer Arten.

Zweifellos ist es für den Fortpflanzungserfolg der Maulbrüter wichtig, daß die Männchen Eiattrappen oder Anhänge an der Analpapille besitzen. So erscheint es nur sinnvoll, anzunehmen, daß das auch der Vorteil war, durch den diese Strukturen herausgezüchtet wurden, zumal uns die heute lebenden Arten noch verschiedene Phasen dieser Entwicklung deutlich machen.

Wir haben hier also ein gutes Beispiel für die Wirkung der geschlechtlichen Zuchtwahl durch direkten Einfluß von männlichen Ornamenten auf die Weibchen. Und doch dürfen wir diesen Fall keineswegs verallgemeinern. Daß die Männchen die Neigung der Weibchen, nach den Eiern zu picken, ausnutzen, scheint ein etwas ungewöhnlicher Sonderfall. Die Eiattrappen dienen sicher nicht zum Drohen und sprechen auch wohl keinen »Schönheitssinn« bei den Weibchen an.

Man kann sicher ebenfalls mit Recht annehmen, daß in vielen anderen Fällen Farben und Strukturen der Männchen die Weibchen beeinflussen, wenn uns auch diese Vorgänge meist viel unverständlicher sind als die Beziehungen zwischen den Geschlechtern der Maulbrüter. Die Pfauhähne balzen zwar unter sich, wenden sich aber, sobald ein Weibchen auf dem Balzplatz erscheint, diesem zu und zeigen ihm ihr Rad. Sobald die Henne erst einmal Interesse daran gefunden hat, läuft sie nun ihrerseits selbst zur Vorderseite des Pfaus und läßt sich früher oder später von ihm treten.

Von balzenden Enten

Die Erpel der Stockenten (*Anas platyrhynchos*) führen während ihrer Balz eine Folge von recht merkwürdigen

Bewegungen aus. Der auffälligste und komplizierteste Vorgang ist das sogenannte Kurzhochwerden: Der schwimmende Erpel stößt einen lauten Pfiff aus und reißt Kopf und Hals sowie den Steiß plötzlich empor, auch die Flügel werden dabei angehoben. Bei dieser Stellung, die nur den Bruchteil einer Sekunde lang eingenommen wird, sind die auffallenden Bereiche des Gefieders besonders deutlich sichtbar. Oft führen mehrere Erpel diese Bewegung gleichzeitig aus. Sie ist aber nicht auf ein bestimmtes Weibchen gerichtet. Erst dann, wenn der Körper wieder in seine normale Stellung zurückgesunken ist, zeigt der Erpel mit dem Schnabel plötzlich auf eine Ente. Ist er »verheiratet«, so ist es immer seine »Frau«. Darauf schießt er, ganz flach schwimmend, um die Ente herum. Anschließend richtet er sich auf und dreht ihr den Hinterkopf zu, wohl eine Aufforderung an die Ente, ihm zu folgen.

Bei diesen Vorgängen verändert sich die Stellung der Federn am Kopf des Erpels. Meist beginnt die Balz mit charakteristischen Schüttelbewegungen des Vorderkörpers. Während dieser Phase ist das grüne Kopfgefieder so gesträubt, daß es nahezu schwarz erscheint. Der Kopf ist dabei eingezogen und der weiße Halsring daher unsichtbar. Während des Kurzhochwerdens und des anschließenden Hindrehens des Kopfes zur Ente sind die Federn an der Seite des Kopfes flach angelegt und die des Scheitels gesträubt, so daß der Kopf die Form einer flachen Scheibe annimmt. Während des Nickschwimmens sind die Kopffedern alle eng angelegt. Nur im Nacken bleiben sie an einer Stelle starr aufgerichtet, die dann als kleines schwarzes Feld in grüner Umrahmung erscheint, wenn der Erpel der Ente seinen Hinterkopf zudreht.

Diese Veränderungen in der Erscheinung des Kopfes müssen eine wesentliche Bedeutung haben, denn sie werden bei den Erpeln der Krickente (*Anas crecca*) und der Mandarinente (*Aix galericulata*) durch besonders gestaltete und gefärbte Kopffedern noch betont.

Die Erpel der Stockente balzen auch in Abwesenheit der Weibchen; Mandarinentenerpel beachten bei der Balz selbst anwesende Weibchen überhaupt nicht. Bei anderen Enten ist die Balz aber viel stärker auf die Weibchen orientiert. Sobald eine Spießente (*Anas acuta*) am Balz-

platz erscheint, balzen sie alle Männchen an. Beim Spießerpel ist die Scheibenfigur des Kopfes weniger deutlich, dafür sind die Federn des Flecks am Hinterkopf verlängert, tiefschwarz und von einer weißen Linie umgeben.

Wenn die Mandarinerpel auch unter sich balzen, unabhängig von der Anwesenheit der Weibchen, so spielt das rotbraune Segel, das aus den Armschwingen der Flügel gebildet wird, doch eine Rolle bei der Gestaltung der Beziehungen der Männchen zu den Weibchen. Verpaarte Mandarinenten, die am Ufer stehen, trinken oft genau gleichzeitig. Dieses gemeinsame Trinken kommt bei vielen Enten vor und gilt als freundliche Geste. Anschließend betippt der Erpel sein Segel mit der Schnabelspitze, und zwar immer dasjenige, das der Ente zugewandt ist.

Zusammenfassend können wir feststellen, daß es besonders bei den Männchen vieler Tiere Farbmerkmale und Strukturen gibt, die in einem Zusammenhang mit der geschlechtlichen Fortpflanzung stehen. Oft dienen sie dazu, männliche Konkurrenten auszuschalten, wie die Geweihe und Hörner der Huftiere oder die bunten Federn der Männchen derjenigen Vögel, die völlig in Abwesenheit der Weibchen balzen. Diese Strukturen und Farben sind also Mittel zum Drohen und Einschüchtern.

Viele Farbmerkmale von Männchen üben aber auch einen direkten Einfluß auf die Weibchen aus. Ihre biologische Bedeutung kann hierbei sehr unterschiedlich sein. Manchmal helfen sie einfach beim Sichfinden der Geschlechter, oder sie unterstützen die Bemühungen der Männchen, die Weibchen zur Eiablage im für sie günstigen Moment zu veranlassen. Oft sind sie den Männchen dabei behilflich, bei den Weibchen Paarungsbereitschaft hervorzurufen. Sie wirken auch bei solchem Balzverhalten mit, das vermutlich die Eireifung bei den Weibchen beschleunigen soll oder eine Bedeutung für die Festigung der Paarverbindung hat.

Ein wesentlicher Grund dafür, daß alle diese Vorgänge bei den verschiedenen Arten so unterschiedlich verlaufen und von so verschiedenen Farbmustern unterstützt werden, ist sicher die Notwendigkeit des Vorhandenseins präzygoter Isolationsmechanismen zur Verhinderung von Paarungen zwischen artfremden Individuen.

Ob man die Empfänglichkeit der Weibchen oder auch der Männchen für besondere Farben und Formen als Ausdruck eines »Sinnes für Schönheit« ansehen soll – wie Darwin es tat –, ist wohl eine Sache der Definition.

In Versuchen konnte gezeigt werden, daß Vögel und Affen eine Vorliebe für regelmäßige und rhythmische Muster haben, daß aber Fische durch unregelmäßige Muster angezogen werden. Für Dohle und Rabenkrähe ließ sich nachweisen, daß sie Schwarz und Grau, also ihre eigenen Körperfarben, bunten Farben vorziehen. Affen fühlen sich demgegenüber mehr zu bunten Mustern hingezogen. Sie zeigen bei ihren Zeichnungen, zu denen sie veranlaßt werden können, zumindest andeutungsweise Sinn für Symmetrie.

Bei höheren Wirbeltieren ist also eine gewisse, nicht an besondere Lebenssituationen gebundene Bevorzugung von bestimmten Formen und Farben zu beobachten.

Farben im Familienleben der Tiere

Die Beziehungen, die zwischen den Elterntieren und ihren Jungen bestehen, sind nur möglich durch den Austausch oft recht verwickelter Folgen von Signalen. Die Eltern müssen zu Pflegehandlungen, wie Füttern oder Putzen, veranlaßt werden, die Jungen müssen ihren Eltern folgen oder deren Hinweise auf Gefahren und Futter beachten können. Häufig werden diese Reaktionen durch Lautäußerungen hervorgerufen, manchmal jedoch auch durch Farben und Strukturen.

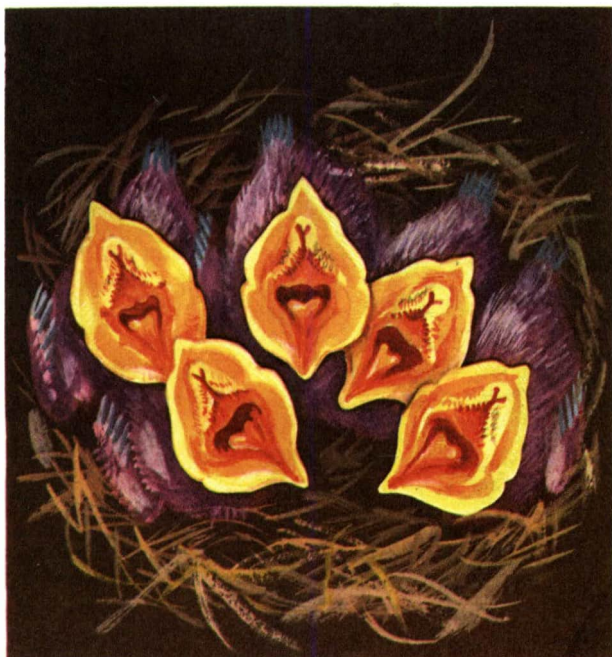
Das beginnt schon bei der Pflege der Eier. Die Färbung der Vogeleier dient sicher in den meisten Fällen zur Tarnung. Mit ihrer Hilfe können die Elternvögel aber auch oft ihre eigenen Eier von denen anderer Arten unterscheiden. Form und Größe der Eier spielen dabei selbstverständlich auch eine Rolle.

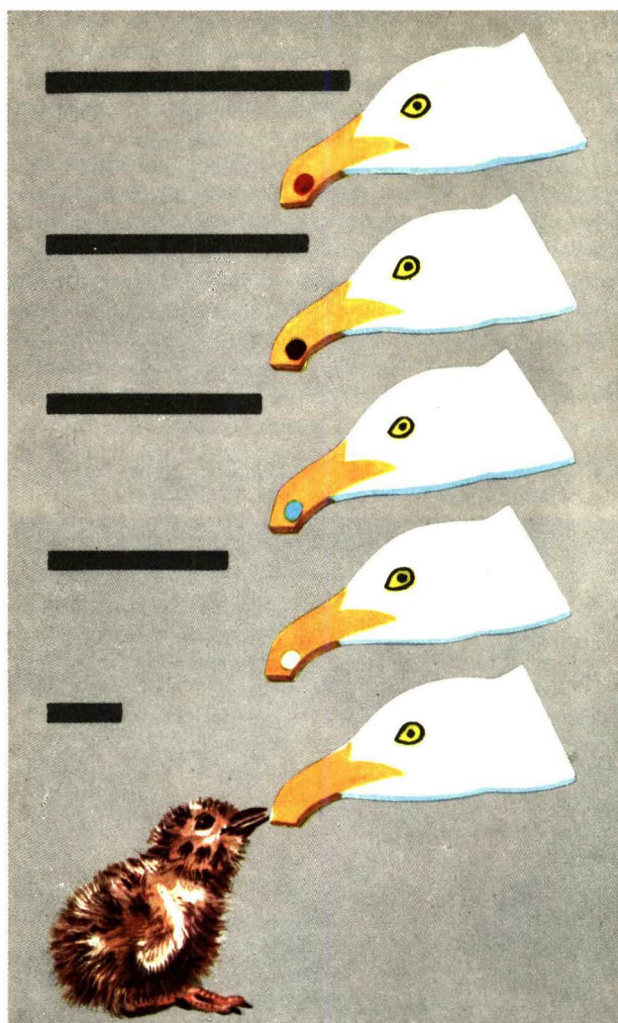
Die Jungvögel im Nest werden nur dann gefüttert, wenn sie sperren, also den Eltern ihren Kopf entgegenrecken und den Schnabel weit aufreißen. Die gelben oder gelbgrünen Wachshäute des Schnabels bilden dann ein gelbgerandetes Viereck, das die Elternvögel dazu veranlaßt, das her-

beigebrachte Futter dort hineinzustecken. Sie stopfen es in jedes gelbgerandete Loch, auch wenn es von einem Experimentator hergestellt und aus Pappe ist. Allerdings ist auch häufig die Zeichnung des Rachens, die von Art zu Art verschieden sein kann, mit im Spiel.

Die Silbermöwen (*Larus argentatus*) und einige verwandte Arten tragen an ihrem Unterschnabel kurz vor der Spitze einen leuchtend roten Fleck. Eine Laune der Natur? Verhaltensforscher haben herausgefunden, daß er eine sehr wichtige Rolle im Leben dieser Vögel spielt. Die Möwenküken betteln ihre Eltern an und veranlassen sie dadurch, Futter auszuwürgen und es ihnen zu reichen. Das Betteln besteht im Picken nach dem roten Fleck. Die Bedeutung der Farbe des Flecks für das Auslösen der

Die leuchtenden Farben der Sperrachen dieser jungen Stare (Sturnus vulgaris) bewegen ihre Eltern dazu, sie zu füttern.





Das Silbermöwenküken pickt nach der Schnabelspitze der vom Experimentator gehaltenen Kopfattrappen mit verschiedenfarbigen Schnabelflecken. Die Länge des Striches zeigt die Stärke der Pickreaktion der Möwenküken; der rote Fleck wirkt am stärksten, während der weiße Fleck noch die doppelte Anzahl Pickstöße auslöst wie ein einfarbiger, fleckloser Schnabel.



Auch ein gänzlich roter Schnabel löst eine heftige Pickreaktion aus; alle anderen Farben wirken weniger.

Pickreaktion konnte in Versuchen mit Attrappen von Möwenköpfen oder -schnäbeln geklärt werden.

Das zuverlässig funktionierende Zusammenspiel zwischen Altvögeln und Jungen würde durch das Fehlen des Flecks ganz offensichtlich gestört, die Fortpflanzung der Silbermöwen damit sehr gefährdet, wenn nicht gar unmöglich, weil dann durch die ausbleibende Pickreaktion die meisten der Möwenküken verhungern müßten.

Wie mag dieser Mechanismus zustande gekommen sein? War der rote Fleck zuerst da, und hat sich dann die Bettelbewegung auf ihn konzentriert, oder gab es zuerst die Pickstöße, und wurde deren zuverlässige Auslösung durch die Herausbildung des roten Flecks dann verbessert? Oder entwickelten sich beide Eigenschaften gleichzeitig? Noch komplizierter wird das Problem dadurch, daß sich ja auch die Auslösung der Würgereaktion bei den Altvögeln durch das Picken einmal herausgebildet haben muß.

Weitere Untersuchungsergebnisse über das Zusammenwirken von elterlicher Färbung und Verhalten der Jungen gibt es bei den Buntbarschen (*Cichlidae*). Die Weibchen des als Zierfisch bekannten südamerikanischen Gelben Zwergbuntbarsches (*Apistogramma reitzigi*) tragen besonders zur Laichzeit ein leuchtend gelbes Kleid. Im allgemeinen übernehmen sie allein die Pflege der Jungfische. Warum folgt der Schwarm der kleinen Barsche aber ausgerechnet seiner Mutter und keinem anderen Fisch? Kennen sie ihre Mutter etwa? Auch diese Fragen konnten durch Attrappenversuche geklärt werden. Die Kleinen kennen ihre Mutter offensichtlich nicht. Es lockt sie nur ihre gelbe Körperfarbe, denn sie folgen nicht nur ihr, sondern genauso einer gelben Pappscheibe von beliebiger Form und Größe, nur muß sie hin und wieder bewegt werden. Auch gelblichgrüne, ockerfarbene oder orange gefärbte Scheiben lösen eine Folgereaktion aus. Blaue, rein grüne oder rote Attrappen bleiben wirkungslos. Es ist die Farbe selbst und nicht ihr Helligkeitswert, die die kleinen Barsche anlockt; denn graue Pappscheiben verschiedener Helligkeitsstufen werden nie beachtet.

Die Weibchen einer mit *Apistogramma reitzigi* nahe verwandten Art, *Apistogramma borellii*, die einige Aquarianer vielleicht fälschlich als *Apistogramma cacatuoides*



Weibchen des gelben Zwergbuntbarsches (Apistogramma reitzigi). Die gelbe Körperfarbe veranlaßt den Jungfischschwarm, der Mutter zu folgen.

kennen, sind zur Brutzeit ebenfalls gelb, haben jedoch in der Körpermitte ein breites, schwarzes Längsband. Ihre Jungen reagieren auf einfarbige Attrappen nur schlecht. Sind diese aber schwarz-gelb gestreift, so folgen sie ihnen genauso wie ihrer Mutter.

Es läßt sich nachweisen, daß diese Reaktionen angeboren sind; bei größeren Buntbarscharten spielt aber auch die Erfahrung eine Rolle. So bevorzugen die Jungfische des afrikanischen Roten Cichliden (*Hemichromis bimaculatus*) zwar rote und die Jungen des grauschwarzen *Cichlasoma bimaculatum* schwarze Attrappen – auch dann, wenn sie isoliert aufgezogen werden, ihre Eltern also nie gesehen haben –, sie folgen aber auch anderen Farben. Junge *Cichlasoma bimaculatum*, die in einem Versuch von Roten Cichliden aufgezogen wurden, reagierten genauso gut auf rote wie auf schwarze Attrappen.

Es ist übrigens interessant, daß die in ihrer Entwicklungshöhe weit hinter den Säugetieren zurückstehenden Fische Farben sehen können, viele Säuger aber nicht. Auch der Stier erkennt nicht die Farbe des sprichwörtlichen »roten Tuches«. Die Primaten (Halbaffen, Affen und Menschen), die wohl einzigen Säuger, die Farben sehen können, zeichnen sich – im Gegensatz zu den übrigen Säugetieren – oft durch leuchtende Färbung ihres Fells oder ihrer Haut aus. Auch diese Tatsache weist nachdrücklich darauf hin, welche Bedeutung die Körperfarben als Signale für die Regelung der Beziehungen zwischen den Individuen einer Art haben. Denn anders ist es wohl nicht zu erklären, daß nur diejenigen Säugetiere auffallend bunte Farben entwickelt haben, deren Artangehörige sie auch sehen können.

Vorsicht vor bunten Farben!

Es gibt aber auch sehr schöne und auffallende Farbtrachten im Tierreich, die ganz offensichtlich keine Aufgabe bei der geschlechtlichen Fortpflanzung oder bei der Regelung anderer Beziehungen zwischen den Individuen der betreffenden Arten haben. Dazu gehören die oft herrlich bunten und auffälligen Zeichnungen der Raupen vieler Schmetterlinge. Geschlechtliche Zuchtwahl kann sie nicht hervorgebracht haben, denn die Raupen sind ja Jugendstadien, die noch nicht geschlechtsreif sind und deren Muster keinerlei Beziehung zur Musterung des späteren Falters hat. Das soziale Leben dieser Raupen ist recht dürftig: Viele leben vereinzelt, andere scharen sich zwar zu großen Ansammlungen zusammen, haben aber so primitive Lichtsinnesorgane, daß die gleichaltrigen Artgenossen ihre Färbung nicht zu erkennen vermögen. Ihre Eltern, die ihre Tracht zwar bis zu einem gewissen Maß sehen könnten, kümmern sich nicht um sie.

Darwin, dessen Theorie von der geschlechtlichen Zuchtwahl ja auf diese Jugendstadien nicht zutreffen kann, fand für diese Erscheinung keine Erklärung. So diskutierte er diese Frage mit dem Naturforscher H. W. Bates und wandte sich schließlich auf dessen Anraten an R. A. Wal-

lace. Wallace fand umgehend eine Lösung des Problems: Es könnte ja sein, daß auffallend bunte Raupen ungenießbar oder gar giftig sind, daß die grellen Farben ihre Feinde darauf aufmerksam machen und sie so dazu veranlassen, die Raupen zu meiden. Das ist der historische Ursprung

Solche farbenfrohen Schmetterlingsraupen wie die des großen Gabelschwanzes (oben) und des Wolfsmilchschwärmers (unten) gaben Darwin und Wallace den Anstoß zur Entwicklung der Warntrachthypothese.



der Theorie von den Warnfärbungen. Diese Theorie wurde später auch zur Erklärung vieler anderer Farbtrachten herangezogen, soweit geschlechtliche Zuchtwahl nicht in Frage kam oder unwahrscheinlich war.

Als Warnfärbung gedeutet wurden und werden die verschiedenartigsten Trachten aus dem gesamten Tierreich. Besonders rote, schwarze und gelbe Farbtöne sollen warnend wirken, aber auch weiße. Warntrachten sollen im allgemeinen aus wenig differenzierten, grellen Mustern bestehen, im Gegensatz zu vielen Farbtrachten, die bei der geschlechtlichen Zuchtwahl oder überhaupt bei der Gestaltung von innerartlichen Beziehungen eine Aufgabe haben und oft viel nuancierter sind.

Als Warnfärbung gilt beispielsweise die markante, gelb-schwarze Ringelung der Wespen. Sie sind durch ihren Giftstachel, viel mehr aber noch wegen des durch das Gift bedingten unangenehmen Geschmacks ihres Hinterleibes kein sehr lohnendes Objekt für potentielle Angreifer.

Auch im rot-schwarzen Kleid vieler Marienkäfer hat man eine Warntracht sehen wollen. Sie sollen wegen der unangenehmen, die Schleimhäute ätzenden Wirkung des gelben Saftes, den sie bei Berührung aus ihren Beingelenken austreten lassen, als Beute wertlos sein. Viele Wanzen sind durch ihren unangenehmen Geruch wahrscheinlich für tierische Verfolger als Nahrung ungeeignet, und so gibt es unter ihnen auch einige auffallend bunte Arten, wie unsere rot-schwarz gestreifte Streifenwanze (*Graphosoma italicum*). Auch das Gelb-Schwarz des Feuersalamanders (*Salamandra salamandra*) soll Warnfärbung sein; das Sekret seiner Hautdrüsen gilt als giftig. Auffallend bunte Warnfärbung – rot, schwarz und gelb, seltener weiß – zeigen die zahlreichen Arten der giftigen Korallenottern Süd- und Mittelamerikas.

Unter den Säugern verstoßen einige Arten in auffälliger Weise gegen das Prinzip der Gegenschattierung von Thayer, so die Stinktiere oder Skunks (*Mephitis mephitis*) Nordamerikas, die zwei weiße Streifen auf dem Rücken tragen. Werden sie angegriffen, spritzen sie aus ihren Analdrüsen einen Saft, dessen Gestank alles Ekelhafte, das wir kennen, weit übertreffen soll. Sie werden deshalb von keinem anderen Tier behelligt und benehmen sich



*Nordamerikanischer Skunk (*Mephitis mephitis*) (oben) und Honigdachs (*Mellivora ratel*) (unten) zeigen, wie auch verschiedene andere wehrhafte nächtliche Tiere, eine dunkle Unter- und eine helle Oberseite.*

selbst in Gegenwart möglicher Feinde sehr ungeniert. Der Skunk lebt vor allem von Insekten und ist ein vorwiegend nächtlich jagendes Tier; eine Schutztracht benötigt er daher kaum. Wichtig ist dagegen, daß ihn Tiere, die ihm

gefährlich werden könnten, auch nachts oder in der Dämmerung rechtzeitig erkennen. Das ermöglichen die beiden weißen Streifen auf dem Rücken.

Ähnlich verhält es sich mit dem afrikanischen Bandiltis (*Zorilla striata*). Dieses marderartige Tier trägt ebenfalls mehrere leuchtend weiße Streifen auf seinem Rücken, deren Haare sich bei Gefahr aufrichten, und scheidet, wenn es sich bedroht fühlt, ein übelriechendes Sekret aus.

Unbedingt in diese Kategorie gehören die afrikanischen Stachelschweine (*Hystrix cristata*). Sie sind zwar keine wehrhaften Raubtiere, stinken auch nicht, aber durch ihre langen, spitzen, schwarz-weiß geringelten Stacheln sind sie die wohl am wenigsten gefährdeten Nager. Auch sie sind Nachttiere und ernähren sich von pflanzlicher Kost.

Viele warnfarbene Tiere sollen bei Verletzungen sehr zählebig sein. Das ist nach Wallaces Theorie verständlich. Sicher kommt es gelegentlich vor, daß solche Tiere trotz ihrer Warntracht von einem Verfolger angegriffen und verletzt werden, bevor der Feind ihren schlechten Geschmack oder ihren Ekelgeruch bemerkt oder ihre Waffen zu spüren bekommt. Die verletzten Tiere werden dann oft wieder freigelassen. Für sie hat die Zählebigkeit also einen Sinn, im Gegensatz zu wehrlosen oder genießbaren Tieren, die, wenn sie erst einmal angegriffen sind, meistens auch getötet werden.

Der Schutz durch eine Warntracht ist selbstverständlich nicht absolut. Sehr hungrige Verfolger werden sich unter Umständen auch durch eine Warnfärbung nicht abschrecken lassen. Es gibt sogar Tiere, die auf bestimmte warnfarbene Beute spezialisiert sind. So sind Rotrückenwürger (*Lanius collurio*), Grauschnäpper (*Muscicapa striata*) und Wespenbussard (*Pernis apivorus*) ausgesprochene Wespenfeinde. Meistens ist die Abneigung gegen eine Warnfärbung nicht angeboren, sondern muß erst durch Erfahrung erworben werden. Jede warnfarbene Art muß also ihren Verfolgern einen gewissen Tribut zollen, damit diese ihre Gefährlichkeit oder ihren Ekelgeschmack erst einmal kennenlernen.

Auch um die Theorie von den Warnfärbungen hat es eine heftige Diskussion gegeben. Gegen sie wurde besonders von dem amerikanischen Forscher McAttee angeführt, daß

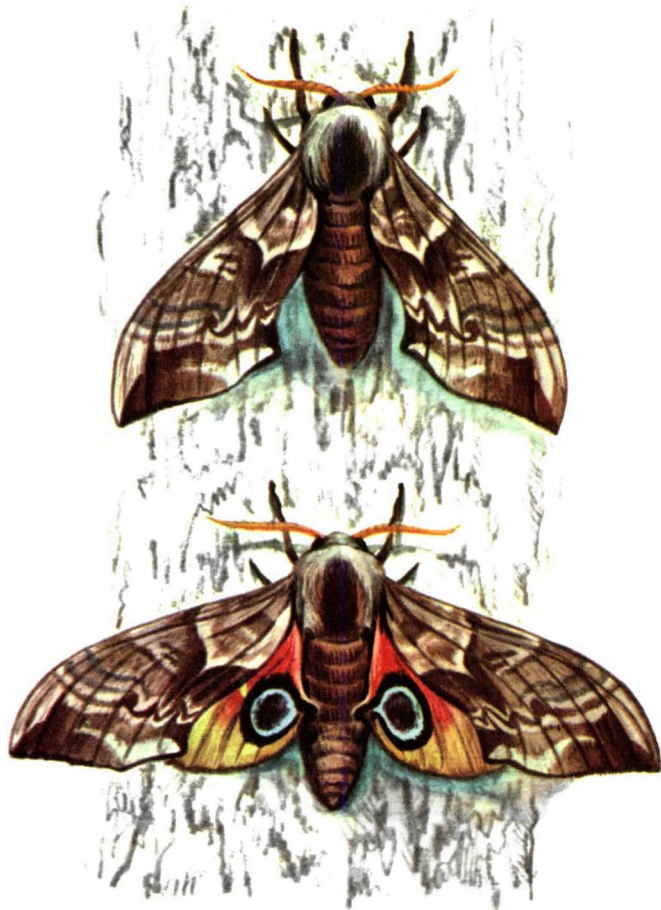
auch warnfarbene Tiere häufig gefressen werden. Ihm stand hierüber ein Urteil zu, denn er hatte den Inhalt von rund 80 000 Vogelmägen untersucht.

Versuche, die eindeutig für die Theorie sprechen, publizierte u. a. F. M. Jones 1932. Er errichtete am Rande eines Waldes im amerikanischen Bundesstaat Massachusetts eine Plattform, auf der er den Vögeln der Umgebung Futter und Wasser anbot. Nachdem sich die Vögel daran gewöhnt hatten, legte er zu dem Futter auch frisch getötete Testinsekten, die er nach der Leuchtkraft ihrer Farben in drei Gruppen einteilte. Die verschiedenen Insekten wurden von den Vögeln nicht alle gleich gern gefressen. F. M. Jones stellte fest, daß die auffälligsten Insekten am wenigsten gefressen wurden. Von den 423 Arten der von den Vögeln am meisten verschmähten Gruppe waren 343 als auffällig eingeordnet worden. Von den 2409 Insekten der Gruppe der am häufigsten gefressenen Tiere — sie gehörten 90 verschiedenen Arten an — war nicht eines auffällig gefärbt! Von weiteren Experimenten wird in Zusammenhang mit der Mimikry berichtet.

So werden Angreifer irritiert, abgelenkt und abgeschreckt

Von den Warnfärbungen zu unterscheiden sind die sogenannten Schrecktrachten. Ihre Wirkung soll darauf beruhen, daß sie Verfolger erschrecken oder irreführen, und nimmt in der Effektivität im Gegensatz zur Warnfärbung mit der Erfahrung der Verfolger ab.

In diesem Zusammenhang sind Färbung und Verhaltensweisen der Ödlandschrecken von besonderem Interesse. Ihr hinteres Flügelpaar ist auffallend gefärbt, bei *Oedipoda germanica* rot, bei *Oedipoda coerulescens* blau. In der Ruhestellung sind diese Farben durch die darüberliegenden, tarnfarbenen Vorderflügel unsichtbar. Nähert sich ein Verfolger diesen Heuschrecken, so fliegen sie auf. Dabei sollen die jetzt deutlich sichtbaren bunten Hinterflügel die Aufmerksamkeit des Angreifers auf sich ziehen, ihn eventuell sogar erschrecken. Läßt sich die Schrecke nieder, so werden die bunten Flügel schlagartig verborgen, und der Verfolger, der eben noch einem hellen Farbfleck nach-



Das Abendpfauenauge (Smerinthus ocellata) soll angreifende Vögel erschrecken, indem es plötzlich seine mit großen Augenflecken versehenen Hinterflügel vorweist, die in Ruhestellung unter den Vorderflügeln verborgen sind.

jagte, kann sie durch ihre Tarnfarbe nun nicht mehr von ihrer Umgebung unterscheiden.

Eine Schreckwirkung sollen Zeichnung und Verhalten des großen Abendpfauenauges (*Smerinthus ocellata*) dadurch erzielen, daß der Falter bei Gefahr plötzlich seine

sonst verborgenen und mit einem Paar großer Augenflecke versehenen Hinterflügel vorweist. Eine ähnliche Wirkung wird auch den Augenflecken verschiedener Schmetterlingsraupen, wie denen des Weinschwärmers (*Chaerocampa elpenor*), zugeschrieben, die immer dann hervortreten, wenn die Raupen beunruhigt werden.

Für die Interpretation dieser Erscheinungen als Schrecktrachten haben sich angesehene Zoologen eingesetzt, darunter auch August Weismann (1834–1914), doch müßte durch sorgfältige Experimente die Richtigkeit dieser Annahme überprüft werden.

Andere Forscher dagegen nehmen an, daß Vögel besonders häufig gerade nach Augenflecken picken. Sie weisen darauf hin, daß viele Schmetterlinge Verletzungen in der Nähe ihrer Augenflecke haben, die sie als Bißspuren deuten. Der Sinn der Augenflecke soll nach ihrer Ansicht darin bestehen, die Verfolger von empfindlichen und lebenswichtigen Körperteilen abzulenken. Einen Biß nach dem Flügel überlebt der Falter, ein Hieb nach dem Körper ist meist tödlich. Aber wie verhält sich das bei den Raupen? Für sie ist es sicher gleich, wo man sie verletzt, an einem Augenfleck oder an irgendeiner anderen Stelle ihres empfindlichen Körpers.

Umstritten ist auch die Deutung einer Besonderheit der Zeichnung einiger Korallenfische. Das Auge des auf den australischen Riffen lebenden *Chaetodon plebejus* ist von einem schwarzen, weiß gesäumten Band durchzogen und wird deshalb unauffällig. Dafür hat dieser Fisch an seiner Schwanzwurzel einen großen, deutlich gezeichneten Augenfleck. Wird er angegriffen, schießt er plötzlich vorwärts, obwohl er sich sonst vorwiegend langsam rückwärts schwimmend bewegen soll. Dadurch kann ein Verfolger getäuscht werden. Skepsis gegenüber solchen Berichten ist geboten, wenn man sich daran erinnert, daß ein ähnliches Muster ja auch beim südamerikanischen Flaggenbuntbarsch (*Cichlasoma festivum*), einem in unseren Aquarien heimischen Zierfisch, vorkommt, der genauso selten rückwärts schwimmt wie andere Fische.

J. Stoltzmann gab 1885 eine interessante Erklärung der bunten Trachten vieler Vogelmännchen. Auch ihre Aufgabe soll es sein, Feinde auf ein weniger wichtiges Ziel

abzulenken, allerdings nicht von einem Körperteil auf einen anderen, sondern von einem wertvollen Individuum auf ein weniger wertvolles, eventuell sogar nutzloses oder für die betreffende Art schädliches Tier. Die Männchen sind ja nach der Begattung in all den Fällen überflüssig, wo sie sich nicht an der Brutpflege beteiligen. Sie sind unter Umständen sogar als Nahrungskonkurrenten für das Fortkommen der eigenen Nachkommenschaft hinderlich. Unter diesem Gesichtspunkt erscheint es verständlich, warum sich bei ihnen Farben und Strukturen entwickelt haben, die ihren Untergang beschleunigen können, entweder dadurch, daß sie Feinde anlocken und vielleicht sogar von den Weibchen ablenken, oder dadurch, daß sie ihre Träger unbeholfen machen, was beispielsweise bei der Ausbildung großer Schmuckfedern eintreten kann.

Andere Forscher haben später die Tatsache, daß die Männchen einiger Schneehuhnarten – im Gegensatz zu den Weibchen – zur Brutzeit noch ihr weißes Winterkleid tragen, das in dieser Jahreszeit sehr auffallen muß, im gleichen Sinne – Ablenkung von Angriffen von den Weibchen auf die Männchen – gedeutet.

Gut in den Rahmen dieser Vorstellung fügt sich die sonst schwer erklärbare Beobachtung, daß unter den Vögeln Sexualdimorphismus besonders häufig bei solchen Arten vorkommt, die in hohem Maße der Verfolgung durch Feinde ausgesetzt sind.

Mimikry und andere Täuschungsmanöver

Nicht selten wird eine Warnfärbung nachgeahmt. Diese Nachahmung bezeichnet man als Mimikry. Sie kommt durch einen Selektionsprozeß zustande, bei dem jene Individuen, die dem Modell stark ähneln, einen Vorteil haben. Eine ordentliche Portion gesunder Skepsis ist aber sicher auch bei der Beschäftigung mit der Mimikryhypothese angebracht.

Dem englischen Naturforscher H. W. Bates war es bei seinem langjährigen Studienaufenthalt im Amazonasgebiet aufgefallen, daß dort viele große bunte Falter aus der Familie der *Heliconidae* sehr auffällig und langsam umher-

flogen. Er nahm deshalb an, daß sie durch Ekelgeschmack vor Verfolgern geschützt seien. Zwischen den Heliconiden flogen häufig Weißlinge der Gattung *Leptalis*, die den Heliconiden in Form und Farbe täuschend ähnlich sind und mit Sicherheit keinen Ekelgeschmack aufweisen. Bates vermutete, daß sie durch ihre Ähnlichkeit mit den ekelhaft schmeckenden Heliconiden vor Verfolgern – im wesentlichen Vögeln – geschützt wären, die beide miteinander verwechseln würden. Auf Grund solcher Beobachtungen entwickelte H. W. Bates die Mimikryhypothese. Man bezeichnet deshalb die Nachahmung eines übel-schmeckenden oder wehrhaften Tieres, das meistens eine leuchtende Wartracht trägt, durch ein harmloses Tier zum Zwecke des Schutzes vor Verfolgern als Batesche Mimikry.

Es ist ein Kuriosum in der Geschichte der Biologie, daß die Mimikryhypothese vor der Theorie von den Warnfärbungen entstand. Erstaunlicherweise konnte ja Bates Darwin auf dessen Frage nach der Ursache der Färbung bunter Raupen auch noch sechs Jahre nach der Aufstellung der Mimikryhypothese keine Erklärung geben.

Die Mimikryhypothese hat seither Anlaß zu zahlreichen, oft sehr heftig geführten Auseinandersetzungen gegeben.

Untersuchungen über Mimikry sind häufig nicht mit der Fragestellung »Wie ist es?«, sondern oft mit der ausdrücklichen Absicht unternommen worden, die Hypothese entweder zu beweisen oder zu widerlegen. Die Gründe für die starke emotionale Beteiligung der Forscher an dieser Frage sind zum Teil historische. Man glaubte lange Zeit irrtümlicherweise, daß mit der Mimikryhypothese auch die Theorie Darwins von der natürlichen Auslese und damit die Evolutionslehre überhaupt stehe und falle. Noch 1957 erschien eine Arbeit von C. L. Remington unter dem Titel »Mimikry, a Test of Evolutionary Theory«. Dazu kommt noch, daß es sich mit dieser Hypothese ausgezeichnet theoretisieren läßt. Der Wiener Zoologe Heikertinger, der wohl prominenteste Kritiker der Mimikryhypothese, meinte einmal: »Die bunte Mimikry hat immer etwas Lockendes gehabt, es läßt sich gut von ihr erzählen.« Ein Überblick über die moderne Literatur läßt erkennen, daß die Zahl der Anhänger der Hypothese die der Kritiker

gegenwärtig weit überragt. Das ist aber natürlich noch kein Beweis, daß sie auch richtig ist.

Es ist wohl jedem schon einmal aufgefallen, daß es in der heimischen Tierwelt zahlreiche Insekten gibt, die unseren Wespen sehr ähnlich sind. Da die Wespen durch ihre Giftstachel geschützt sein sollen, gelten sie als »Vorbilder«, die übrigen — Schwebfliegen, Bockkäfer oder Schmetterlinge — als »Nachahmer«. Auch Hornissen, Hummeln und Bienen, die ja alle einen gefährlichen Stachel tragen, werden nachgeahmt. So kennen wir unter den Schmetterlingen einen Hornissenschwärmer (*Aegeria apiformis*) und die Hummelschwärmer (*Hemaris fuciformis* und *Hemaris scabiosae*); als Bienennachahmer gilt die gemeine Schlammfliege (*Eristalis tenax*).

Die Scheu vor warnfarbenen Tieren mag in einigen Fällen angeboren sein, meistens muß sie aber von den Verfolgern erst durch Erfahrung erworben werden. Deshalb ist es notwendig, wie schon von R. A. Wallace, dem Mitbegründer der Selektionstheorie, erkannt wurde, daß die Vorbilder immer zahlreicher sind als die Nachahmer. Wären die Nachahmer häufiger, so würden die Verfolger meistens doch eine harmlose und gutschmeckende Beute erlangen und den Zusammenhang zwischen dem Farbkleid und den unangenehmen Eigenschaften seiner Träger nicht erlernen.

Auch aus diesem Grunde können die Wespen durchaus als Vorbilder angesehen werden, denn sie sind ja tatsächlich viel zahlreicher als Wespenböcke oder wespenähnliche Falter. Allerdings mögen ihnen die wespenähnlichen Schwebfliegen an Zahl gleichkommen und an einigen Orten sogar überlegen sein. Auf die Wespenmimikry werden wir noch einmal zurückkommen.

Das Dorado der Mimikry sind die Tropen. Es ist daher kein Zufall, daß die Mimikryhypothese von H. W. Bates — einem Tropenreisenden — entwickelt wurde und auch die beiden anderen »Klassiker« der Theorie — R. A. Wallace und R. Trimen — Tropenreisende waren.

Die Häufigkeit solcher Parallelentwicklungen in den warmen Ländern mag damit zusammenhängen, daß der Formenreichtum der dortigen Tierwelt den der gemäßigten Breiten weit übertrifft. Wohl aus dem gleichen Grunde

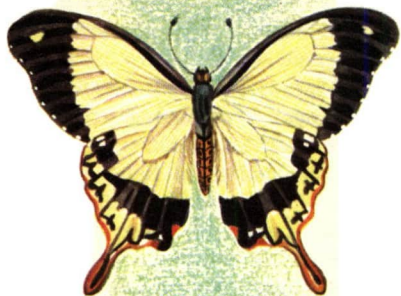
findet sich die Mehrzahl der beschriebenen Mimikryfälle bei den Insekten, denn sie sind ja mit großem Abstand die formenreichste Klasse des Tierreiches.

Die im Laufe der letzten hundert Jahre entdeckten Mimikry- oder mimikryverdächtigen Erscheinungen füllen Bände. Das immer wieder angeführte Paradebeispiel – die mimetischen Weibchen des afrikanischen Schwalbenschwanzes (*Papilio dardanus*) – soll auch hier näher erörtert werden. Dieser Schmetterling aus der Familie der Ritter (*Papilionidae*) kommt in mehreren Rassen im größten Teil Afrikas einschließlich Madagaskars vor. Die Männchen sind unserem heimischen Schwalbenschwanz (*Papilio machaon*) recht ähnlich, also gelb-schwarz gezeichnet und an den Hinterflügeln geschwänzt. Interessanterweise gibt es bei *Papilio dardanus* nicht nur – wie bei unserem Schwalbenschwanz – Weibchen, die ebenfalls gelb-schwarz gefärbt und geschwänzt sind, sondern oft im gleichen Gebiet nebeneinander zahlreiche verschiedene Weibchenformen, die in ihrer Färbung völlig von den Männchen abweichen und bei den meisten Rassen im Gegensatz zu ihnen auch keine Schwänze tragen.

Viele dieser Weibchen ähneln auffallend Faltern aus den Familien der *Danaidae* und *Acraeidae*, die ebenfalls schwanzlos sind und im gleichen Gebiet fliegen. Sie gelten als unschmackhaft für die Vögel, die als Verfolger in Frage kämen. Neben den Nachahmern dieser Falter gibt es unter den Weibchen von *Papilio dardanus* aber auch Formen, für die keine Vorbilder vorhanden sind.

Durch die Nachahmung verschiedener Modelle wird vermieden, daß die Nachahmer zahlreicher werden als ein einzelnes Vorbild. Warum auch nichtmimetische Weibchen vorkommen, wissen wir nicht. In einigen Fällen hat das sozusagen erbtechnische Gründe: Obwohl an einem einzigen Genort entschieden wird, welche mimetische Form sich entwickelt, entstehen, falls bei einem Falter in beiden entsprechenden Chromosomen zwei verschiedene Allele dieses Gens vorhanden sind und – was allerdings selten ist – unvollständige Dominanz vorliegt, nichtmimetische Mischformen.

Warum sind aber die Männchen von *Papilio dardanus* keine Nachahmer? Warum können sie auf den Vorteil



verzichten, der sich aus der Nachahmung eines warnfarbenen, ungenießbaren Falters ergibt? Auch dafür hat man eine Erklärung: Der Nachteil, den die Männchen durch ihr Kleid gegenüber Verfolgern haben, wird möglicherweise dadurch ausgeglichen, daß sie in ihrer gelb-schwarzen Tracht dem »Schönheitsideal« ihrer Weibchen näherkommen. Männchen, deren Zeichnung eine Abweichung in Richtung auf eines der unschmackhaften Modelle aufweist, sind, weil die Weibchen sie vermutlich nicht akzeptieren, selektiv so sehr benachteiligt, daß sich über sie keine Mimikry entwickeln kann.

Über die Ausbildung einer bestimmten Weibchenform wird zwar durch ein einziges Allel entschieden, es müssen aber zahlreiche weitere Allele vorhanden sein, damit dieses Allel des „Schaltgens“ seine Wirkung ausüben kann. Wurden in Versuchen bestimmte Allele des Schaltgens in Rassen eingekreuzt, in denen die entsprechenden Weibchenformen nicht vorhanden sind, so blieb die Mimikry dieser Schmetterlinge unvollkommen, einfach deshalb, weil jetzt die genetischen Faktoren fehlten, die den »Auftrag« des Schaltgens ausführen.

Diese »Hilfsgene« müssen offensichtlich immer wieder durch natürliche Auslese zusammengehalten werden. Das führt uns zu einem wichtigen Argument zugunsten der Mimikryhypothese, das sich aus dem Studium von *Papilio dardanus* ergab: Es zeigte sich, daß die Güte der Mimikry von der Häufigkeit der Modelle abhängt.

Bei wahllosen Fängen von *Papilio dardanus* in der Umgebung von Entebbe überwogen mit 1949:111 Exemplaren die Modelle der Nachahmer bei weitem. Umgekehrt war es bei Nairobi. Hier kamen auf 133 *Papilio*-Weibchen nur 32 Modelle. Während aber bei Entebbe von den 111 *Papilio dardanus* nur 4 eine unvollkommene Nachahmung zeigten (also rund 4%), war das bei 42 der bei Nairobi gefangenen Falter der Fall, das sind etwa 32%.

Der afrikanische Schwalbenschwanz Papilio dardanus (links) und seine Modelle (rechts). Oben: nichtmimetisches Männchen; paarweise von oben nach unten:

<i>forma hippocoon</i>	<i>Amauris niavius</i>
<i>forma cenea</i>	<i>Amauris echeria</i>
<i>forma hephusius</i>	<i>Danaus chrysippus</i>

Hieraus wird deutlich, daß tatsächlich ein Zusammenhang zwischen Modell und Nachahmer besteht. Dort, wo die Modelle selten sind, läßt der Selektionsvorteil, der sich aus deren Nachahmung ergibt, nach, und abweichende Formen werden seltener ausgemerzt.

Auf einen Zusammenhang zwischen den Farben von Modell und Nachahmer weist auch die Tatsache hin, daß beide zumindest in einigen Fällen parallel variieren. Der Danaide *Amauris niavius niavius* wird von *Papilio dardanus forma hippocoön* nachgeahmt. Im östlichen Afrika, wo *Amauris niavius* durch die farblich etwas abweichende Rasse *dominicanus* vertreten ist, kommt statt der *forma hippocoön* die der Rasse *dominicanus* ähnliche *forma hippocoönides* vor. Auch das ist ein Argument für die Batesche Mimikryhypothese. Wie sieht es aber nun mit ihrer experimentellen Stützung aus?

Es gibt Versuche, die zweifelsfrei beweisen, daß Verfolger durch schlechte Erfahrungen Warltrachten meiden lernen und daß Nachahmer dieser Warltrachten hieraus Vorteile ziehen.

Mostler stellte 1935 fest, daß Wespen, die er zu hungrigen Vögeln in eine Voliere setzte, zu 85 % abgelehnt wurden. Eine Ausnahme machten nur der Rotrückenvürger (*Lanius collurio*) und der Grauschnepper (*Muscicapa striata*), die ausgesprochene Wespenfeinde sind. Wespenähnliche Schwebfliegen (*Sericomyia borealis*) wurden zu 28,5 % abgelehnt, Stubenfliegen dagegen wurden immer gefressen. Jungvögel, die noch keine Wespen kennengelernt hatten, fraßen auch die mimetischen Schwebfliegen.

Die Resultate dieser gründlichen, an umfangreichem Tiermaterial durchgeführten Versuche konnten durch Steiniger voll bestätigt werden. Allerdings brachten diese Experimente noch ein weiteres, etwas überraschendes Ergebnis: Der Schutz der Wespen beruht nicht auf der Wirksamkeit ihres Stachels, sondern auf dem schlechten Geschmack ihres Hinterleibes. Mehlwürmer, die die Versuchsvögel sonst gern fraßen, wurden abgelehnt, wenn sie mit einem Brei aus zerquetschten Hinterleibern von Wespen beschmiert waren – auch wenn dieser Brei Stachel und Giftdrüse nicht enthielt. Mehlwürmer, die mit einem

Brei aus Schwebfliegeneingeweiden bestrichen waren, wurden hingegen gefressen.

Auch Liepelt fand bei seinen in den sechziger Jahren durchgeführten Versuchen, daß Wespen von Vögeln weitgehend verschmäht werden. 6 von 16 Jungvögeln lehnten sie von Beginn an ab. Auch die anderen lernten schnell aus ihren offenbar unangenehmen Erfahrungen.

Liepelt konnte nachweisen, daß das Gift doch an der Ablehnung von Wespen und Bienen durch Vögel beteiligt ist. Offensichtlich war bei den Versuchen Mostlers und Steinigers trotz der Entfernung der Drüse etwas Gift in den Abdominalbrei geraten. Denn Liepelt fand, daß Vögel, die Wespen- oder Bienendrohnen fraßen, die ja keinen Giftstachel haben, nie eine Ekelreaktion zeigten. Beschmierte er Mehlwürmer, die von seinen Versuchsvögeln sonst gern gefressen wurden, mit Wespen- oder Bienengift, so ließen sie diese liegen. Es ist also der Ekelgeschmack des Giftes, nicht seine Wirkung, der die Vögel zur Ablehnung von Wespen und Bienen veranlaßt. Obwohl Liepelt darauf hinwies, daß einige seiner Vögel Arbeitsbienen, Drohnen und die mimetische Fliege *Eristalis tenax* recht schnell unterscheiden lernten, muß es demnach doch als erwiesen gelten, daß Nachahmer durch ihre Ähnlichkeit mit ihren Modellen einen gewissen, oft sicher nicht unbeträchtlichen Schutz gegenüber Verfolgern genießen. Diese ganz wesentliche Voraussetzung für die Richtigkeit der Mimikryhypothese ist also tatsächlich erfüllt.

Auch auf künstlich erzeugte Mimikry reagieren Angreifer. Werden Mehlwürmer mit Chinin vergällt und mit einem Farbfleck versehen, so lernen Versuchsvögel, z. B. Stare, schnell, diese zu meiden. Sie verschmähen dann auch weitgehend solche Mehlwürmer, die ebenfalls mit dem gleichen oder einem ähnlichen Farbfleck versehen, aber nicht mit Chinin vergällt sind, obwohl die Vögel die vergällten und unvergällten Würmer doch unterscheiden können. Das zeigt sich dann, wenn keine annehmbare andere Nahrung vorhanden ist. Jetzt werden auch bemalte Mehlwürmer gefressen, meistens aber unvergällt.

Sind diese Versuche nun aber ein schlüssiger Beweis für die Hypothese? Natürlich sind sie das nicht. Strenggenommen, ist die Mimikryhypothese überhaupt nicht zu

beweisen. Den genauen Ablauf dieser Entwicklung können wir nicht aufzeigen. Bei der Deutung einer solchen Erscheinung muß auch all das berücksichtigt werden, was wir aus anderen Quellen über die Ursachen evolutionärer Vorgänge wissen.

Gibt es nun Tatsachen, die der Hypothese von Bates widersprechen, oder können diese Parallelentwicklungen vielleicht auch auf ganz andere Weise erklärt werden? Daß es in der Mimikryliteratur neben seriösen auch sehr viele unkritische Beiträge gibt, muß die Hypothese selbst nicht diskreditieren.

Ein Einwand gegen sie, der auf den ersten Blick vernichtend zu sein scheint, erweist sich bei näherer Betrachtung als nicht stichhaltig. Neben der Bates'schen Mimikry gibt es noch die sogenannte Müllersche Mimikry. Bald nachdem Bates mit seiner Hypothese hervorgetreten war, wurden zahlreiche Ähnlichkeiten zwischen zwei oder mehreren nicht näher miteinander verwandten warnfarbenen Formen bekannt, die alle als wehrhaft oder ungenießbar galten. Hierfür fand Fritz Müller 1878 eine Erklärung. Der Vorteil – und damit die Entstehungsursache – dieser gemeinsamen Warntracht soll darin bestehen, daß sich der Tribut, den die geschützten Tiere ja an ihre Verfolger zahlen müssen, damit diese den Zusammenhang zwischen Warntracht und Ekelgeschmack oder Wehrhaftigkeit erst einmal kennenlernen, auf mehrere Arten verteilt. Es wurde darauf hingewiesen, daß dieser Deutung der häufige Polymorphismus mimetischer Arten widerspricht, denn *Papilio dardanus* ist nicht der einzige Falter mit mimetischem Polymorphismus. In der heimischen Tierwelt finden wir z. B. eine Schwebfliege, die Narzissenfliege (*Merodon equestris*), die in 34 verschiedenen Farbschlägen vorkommt, von denen viele verschiedene Hummeln nachahmen. Die besten Nachahmer sollen auch die häufigsten Morphen sein. Auch die Männchen dieser Fliege sind am Polymorphismus beteiligt. Wäre es für alle diese Insekten nicht auch besser, wenn sie nur ein einziges Modell nachahmen würden? Bei dieser Argumentation wurde aber vergessen, daß die Verfolger an den Modellen lernen und nicht an den Nachahmern.

Absolut nicht in den Rahmen der Hypothese paßt aber



Die hochgiftige Harlekinkorallenotter (Micrurus fulvius) (oben). Dieser Zeichnungstyp ist auf Schlangen der warmen Länder Amerikas beschränkt und kommt sowohl bei giftigen als auch harmlosen Arten, wie Lampropeltis zonata (Mitte) und Lampropeltis triangulum (unten), vor.

die Tatsache, daß auch warnfarbene Modelle polymorph sind, wie z. B. der afrikanische Schmetterling *Danaus chrysippus*, der als Modell für *Papilio dardanus* und auch für verschiedene Morphen des Nymphaliden *Hypolimnas misippus* dient. *Danaus chrysippus* besitzt sieben verschiedene Weibchen, von denen mindestens vier Formen nebeneinander am gleichen Ort vorkommen.

Andererseits gibt es auch für die Wirksamkeit der Müllerschen Mimikry eine gewisse experimentelle Stütze. Die mittelamerikanische Rasse *petiverana* des Schmetterlings *Heliconius erato* hat mit *Heliconius melpomene* eine gemeinsame Warntracht. Ihre Vorderflügel sind schwarz und tragen ein rotes Band. Falter, denen dieses Band schwarz übermalt wurde, verschwanden schneller aus der Population als unveränderte Tiere.

Auch Erscheinungen bei den schon im Abschnitt über die Warnfärbungen erwähnten Korallenschlangen scheinen der Mimikryhypothese zu widersprechen. Erstaunlicherweise kommt ihre charakteristische farbenfrohe Zeichnung nur bei Schlangen der warmen Länder Amerikas vor. Nicht alle Korallenschlangen sind giftig. Ursprünglich nahm man an, daß die hochgiftigen Formen, besonders die Gattung *Micrurus*, Modelle für weniger giftige und ungiftige Nachahmer wären. Dazu paßte aber nicht, daß die starkgiftigen Schlangen gegenüber den anderen weit in der Minderzahl sind. Der bekannte Herpetologe Robert Mertens fand eine recht einleuchtende Lösung dieses Widerspruchs: Modelle sind nicht — wie angenommen wurde — die hochgiftigen Formen, sondern die viel zahlreicheren schwachgiftigen Schlangen, wie *Pseudoboa trigemina* und *Erythrolamprus aesculapii*. Vielleicht haben auch die Vorfahren der heutigen Arten der Gattung *Micrurus*, die noch nicht so starkes Gift produzierten, einmal als Modelle gedient. Die jetzigen können kaum Modelle sein. Es ist kaum möglich, daß Verfolger an ihnen lernen, denn fast jedes Tier, das von ihnen gebissen wird, stirbt. Hochgiftige und harmlose Tiere ziehen hier also einen Vorteil aus ihrer Ähnlichkeit mit schwachgiftigen Modellen. Es wurde vorgeschlagen, solche Erscheinungen als Mertenssche Mimikry zu bezeichnen.

Ein genereller Einwand gegen die Mimikryhypothese ist

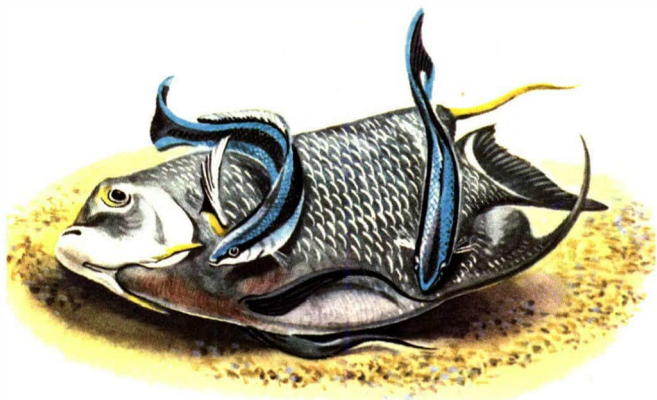
aber immer noch möglich, der nicht ohne weiteres entkräftet und in seinem Gewicht wohl auch nur von Forschern, die sich lange und gründlich mit diesem Gegenstand befaßt haben, richtig eingeschätzt werden kann. Bei der ungeheuren Formenfülle des Tierreiches muß es zwangsläufig immer wieder vorkommen, daß sich Tiere auch aus weit voneinander entfernt stehenden systematischen Einheiten zufällig sehr ähnlich sind. Sicher können auch gelegentlich solche ähnliche Formen aus verschiedenen Gattungen, Familien oder Ordnungen nebeneinander im gleichen Lebensraum auftreten. Daß in diesen Fällen ein harmloses Tier Nutzen von der Gefährlichkeit oder Unschmackhaftigkeit eines ähnlichen anderen Tieres hat, ist sicher nicht selten, muß aber nicht die Ursache für das Entstehen der Ähnlichkeit sein, wie es die Hypothese behauptet.

Dienstleistungen bei Fischen und Vögeln

Bei allen bisher besprochenen Mimikrytypen wurden die Warntrachten unschmackhafter oder gefährlicher Vorbilder nachgeahmt. Die Zoologen kennen aber auch die Nachahmung harmloser Tiere durch gefährliche Räuber. Es ist eine Frage der Definition, ob man auch das als Mimikry bezeichnen soll.

Viele Fische der Korallenriffe lassen sich ihre Ektoparasiten oder auch ihre kranke Haut gerne von sogenannten Putzerfischen abzapfen. Diese Putzerfische sind zwar alle recht verschieden, aber doch meist recht prägnant gefärbt, z. B. rotviolett und gelb, schwarz und gelb oder blau und schwarz. Ein bestimmter Fisch kann von Putzern verschiedener Arten besucht werden. Wenn sich ihm ein Putzer nähert, so dreht er diesem häufig schon seine Körperseite zu und nimmt eine sogenannte Aufforderungshaltung ein. Diese Reaktion ist ihm kaum angeboren; vermutlich muß der Fisch die Putzer erst im Laufe seines Lebens kennenlernen.

Der weißblaue, mit einer schwarzen Längsbinde versehene Lippfisch (*Labroides dimidiatus*) lebt in zahlreichen Lokalrassen in den Riffen des indopazifischen Raumes und ernährt sich als Putzer. Der Blenniide *Aspidon-*



Ein Franzosen-Kaiserfisch (Pomacanthus paru) nimmt eine Aufforderungshaltung ein, um sich von zwei Putzerfischen (Labroides dimidiatus) putzen zu lassen. Er erkennt sie an der Färbung und ihrer Art zu schwimmen. Beides wird mit Erfolg vom räuberischen Lippfisch (Aspidontus taeniatus) nachgeahmt.

tus taeniatus gleicht ihm sowohl in seiner Färbung als auch in seiner Bewegungsweise weitgehend und ahmt dabei sogar kleine, anscheinend unbedeutende Einzelheiten der Zeichnung der Lokalformen des Putzerfisches nach. Wegen dieser Ähnlichkeit vermögen die Fische, die sich putzen lassen, den Blenniiden und den Lippfisch nicht zu unterscheiden. So kann sich ihnen auch *Aspidontus* ungestört nähern. Er nutzt das dazu aus, seinen Opfern ein Stück aus der Flosse zu beißen, das er dann verspeist. Man konnte im Aquarium beobachten, daß Korallenfische auch *Aspidontus* gegenüber eine Aufforderungshaltung zeigten, sogar dann, wenn sie schon einmal von ihm gebissen worden waren.

Eine allgemein bekannte und ungemein interessante Nachahmung soll noch erwähnt werden. Viele Kuckucke, so auch unser heimischer, legen ihre Eier in die Nester anderer Vogelarten und lassen sie dort ausbrüten. Das vielleicht Bemerkenswerteste hierbei ist, daß die Eier in ihrer Färbung meistens denjenigen gleichen, zu denen sie gelegt werden. Das ist um so verwunderlicher, weil ja der Kuckuck mit seinem Brutparasitismus verschiedene Singvogelarten belästigt.

Rätsel um unsere Bänderschnecken

Bei der Besprechung der mimetischen Weibchen des Schmetterlings *Papilio dardanus* waren wir auf ein weiteres Problem gestoßen, das an sich von ganz allgemeiner biologischer Bedeutung ist, sich dem Laien aber gerade im Zusammenhang mit Unterschieden in der Färbung aufdrängt – auf das Problem des Polymorphismus.

Wer hat sich noch nicht über die Mannigfaltigkeit der Farbformen unserer Bänderschnecken gewundert? Alle Formen gehören nur zwei verschiedenen Arten an, der Hainbänderschnecke (*Cepaea nemoralis*) und der Gartenbänderschnecke (*Cepaea hortensis*). Bei beiden Arten treten weitgehend die gleichen Farbkombinationen auf, wenn auch in unterschiedlicher Häufigkeit; es gibt z. B. gelbe ungebänderte, gelbe fünfbändige oder rote fünfbändige.

Zu der Frage, welche Bedeutung wohl ein bestimmtes Farbmuster für die Schnecken haben mag, kommen hier noch weitere hinzu: Warum gibt es so viele verschiedene Muster bei den Angehörigen einer Art – und vor allem: Wie ist es möglich, daß alle diese Muster nebeneinander existieren können? Müßten nicht die besser angepaßten Formen die weniger geeigneten allmählich verdrängen?

Man bezeichnet ein solches regelmäßiges Auftreten von meist diskontinuierlich verschiedenen Erscheinungsformen einer Art auf entsprechendem Entwicklungsstadium im gleichen Geschlecht, in der gleichen Generation und am gleichen Ort als Polymorphismus – auch dann, wenn es sich, genaugenommen, nicht um verschiedene Morphphen – also Formen –, sondern – wie bei unserem Beispiel – nur um verschiedene Farben handelt.

Mannigfaltig ist das Aussehen der heimischen Bänderschnecken; diese drei verschieden gefärbten Exemplare gehören alle einer Art an.



Polymorphismen in den Chromosomenstrukturen vieler Tiere, vor allem aber den Arten der Taufliegen (*Drosophila*), sind klassische Studienobjekte der Populationsgenetiker. Die Untersuchungen an *Drosophila* haben uns Aufschluß über die Bedeutung und über die Bedingungen für die Erhaltung solcher Polymorphismen gebracht.

Welches sind nun aber die Vor- und Nachteile, die sich für eine Schnecke aus der Farbe ihrer Schale ergeben? Einige Wissenschaftler glauben, einen Zusammenhang zwischen der Schalenfarbe und dem Pflanzenwuchs der Umgebung feststellen zu können. Sie fanden in England in freier Landschaft vorwiegend gelbe gebänderte Hainbänderschnecken, in den Wäldern dagegen viel mehr braune ungebänderte. Sie deuten das als eine Folge der visuellen Auslese durch Verfolger, z. B. durch Drosseln. Diese Auffassung konnten die Forscher durch Untersuchungen von Schalenresten an sogenannten Drosselschmieden stützen. Drosselschmieden sind Steine, die von den Drosseln regelmäßig zum Zerschlagen der Schneckengehäuse benutzt werden.

Das allein kann aber noch nicht des Rätsels Lösung sein. Auf der Insel Hiddensee kommen Hain- und Gartenbänderschnecken in den gleichen Lebensräumen nebeneinander vor. Nach Untersuchungen von F. Schilder besteht hier aber keine Parallelität in der Färbung beider Arten, die man erwarten müßte, wenn die Häufigkeit der Muster allein durch die Unauffälligkeit gegenüber Verfolgern bestimmt werden würde. Auch sonst konnte bei einer Untersuchung der Schnecken dieser Insel, bei der die Muster von immerhin 72 000 Schneckenschalen ausgewertet wurden, kein Hinweis auf den Zusammenhang eines bestimmten Musters mit irgendeinem Faktor der Umgebung gefunden werden.

An anderer Stelle wurde beobachtet, daß sich in gleichbleibendem Lebensraum die Zusammensetzung von Schneckenpopulationen über kleine Entfernungen hin sehr schnell ändern kann, ohne daß ein sichtbarer Grund vorhanden ist.

Es fand sich keine Regelmäßigkeit in der Verteilung der Farbschläge über größere geographische Bereiche hinweg. Eine Untersuchung von F. Schilder, die im wesentlichen

das Gebiet der DDR umfaßte und für die rund 275 000 Schalen von fast 2000 Fundstellen zusammengetragen wurden, verlief in dieser Hinsicht ergebnislos. Bei Untersuchungen, die in Frankreich an 150 000 Individuen durchgeführt wurden, verhielt es sich ähnlich.

Vielleicht ist das unterschiedliche Vorkommen der verschiedenen Formen vorwiegend zufälliger Natur? Dafür spricht, daß größere Populationen in ihrer Zusammensetzung meist weniger voneinander abweichen als kleine. Die beste Erklärung hierfür ist, daß in den kleinen Populationen die Anlagen (Allele) für bestimmte Farb- und Bändertypen leichter verlorengehen als in großen und daß nur der Zufall darüber entscheidet, welche Anlagen das in bestimmten Populationen sind.

In Laborversuchen konnte nachgewiesen werden, daß sich die Tiere verschiedener Farbschläge gegenüber Temperatur und Feuchtigkeit unterschiedlich verhalten; so bevorzugten gelbe ungebänderte Gartenbänderschnecken Temperaturen von 20°C, gelbe fünfbändige aus der gleichen Population hingegen 17°C, gelbe dreibändige Hainbänderschnecken 20°C und rote dreibändige 14°C. Schnecken mit verschiedenen gezeichneten Gehäusen weisen also Unterschiede in ihrer Physiologie auf, die sich auch auf ihre Lebensfähigkeit und damit ihre Häufigkeit auswirken müßten. Wie erklärt sich dann aber das Nebeneinander dieser verschiedenen Typen? Sicher haben wir es hier nicht mit einem sogenannten Durchgangspolymorphismus zu tun. Durchgangspolymorphismus tritt immer dann auf, wenn eine Form einer Art durch eine andere allmählich verdrängt wird; vorübergehend sind beide Morphen nebeneinander vorhanden. Diese Erscheinung finden wir beim Birkenspanner (*Biston betularia*), bei dem neben den in den Industriegebieten immer häufiger werdenden schwarzen Formen auch helle zu finden sind.

Bei den Bänderschnecken konnten zwar zum Teil sehr drastische, kurzfristige Veränderungen einzelner Formen beobachtet werden, langfristig sind die Verhältnisse aber weitgehend konstant geblieben, wie wir durch Schalenfunde aus vergangenen Jahrhunderten wissen.

Es handelt sich hier also um einen permanenten oder balancierten Polymorphismus. Welche Kräfte halten aber

nun diese Balance? Es könnte ein Heterozygotenvorteil sein, der das bewirkt. Weil die Heterozygoten oft beiden Homozygoten überlegen sind, bleibt mit ihnen das Allel der benachteiligten Homozygoten der Population dauernd erhalten. Das ist ein sehr häufiger Mechanismus zur Aufrechterhaltung von Polymorphismen. Ob er aber bei den Bänderschnecken eine Rolle spielt, ist nicht bekannt.

Es ist vermutet worden, daß Polymorphismen besonders solchen Tieren, die in großer Häufigkeit auftreten, einen Vorteil gegenüber Verfolgern bieten. Entdecken diese, daß Tiere eines bestimmten Aussehens genießbar sind, so werden sie vorwiegend Individuen dieses Typs erbeuten, die gleichzeitig vorhandenen andersfarbenen jedoch übersehen.

Leben viele gelbe und wenig braune Gartenbänderschnecken nebeneinander, so wird die Genießbarkeit der gelben im allgemeinen viel eher erkannt werden. Die Verfolger konzentrieren sich deshalb zuerst auf die häufigen gelben Schnecken und beachten die seltenen braunen weniger. Daher haben die braunen einen Selektionsvorteil, der aber mit ihrer zunehmenden relativen Häufigkeit wieder abnimmt, weil ja dann die Chance steigt, daß auch ihre Genießbarkeit von den Verfolgern entdeckt wird. Ein solcher Mechanismus, bei dem sich die Selektionsvorteile der verschiedenen Formen umgekehrt zu ihrer relativen Häufigkeit verändern, könnte nicht nur die Methode der Aufrechterhaltung, sondern auch der biologische Vorteil vieler Polymorphismen überhaupt sein, denn durch ihn kann wahrscheinlich die völlige Ausrottung von Populationen verhindert werden.

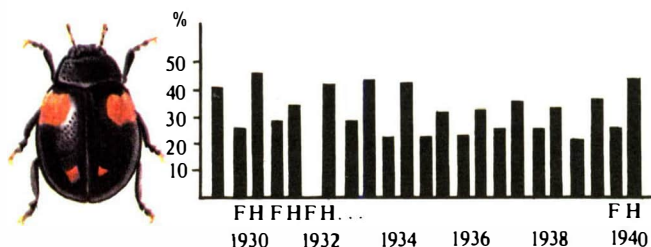
Für die Wirksamkeit dieses Prinzips spricht der Ausgang eines Experiments mit dem amerikanischen Würger *Lanius ludovicianus*: Als man in größerer Entfernung von den Versuchsvögeln paarweise je eine weiße und eine wildfarbene Hausmaus frei ließ, wurde meist zuerst die weiße Maus erbeutet. Setzte man die Mäuse aber in der Nähe der Würger aus, so fingen diese erstaunlicherweise zuerst die wildfarbenen Mäuse. Die nächstliegende Erklärung hierfür ist folgende: In unmittelbarer Nähe des Verfolgers, besonders wenn auch noch der Untergrund übersichtlich ist, wird die Schutzfarbe unwirksam. Die Würger

sehen also die wildfarbenen Mäuse genauso gut wie die weißen und ergreifen jetzt zuerst die wildfarbenen, weil sie es gewohnt sind, wildfarbene Mäuse zu fangen.

Auch Beutetiere lernen vermutlich, ihre Verfolger zu erkennen. Daher könnte auch für Räuber ein Polymorphismus vorteilhaft sein. Hat ein Beutetier durch einen erfolglosen Angriff die Gefährlichkeit des Trägers einer bestimmten Tracht kennengelernt, so wird es diesem in Zukunft aus dem Wege gehen. Einem Artgenossen des Räubers gegenüber, der einem anderen Farbschlag angehört, ist es aber vielleicht weniger mißtrauisch.

Gestützt wird diese Hypothese dadurch, daß Polymorphismus unter den Tagraubvögeln vorwiegend bei solchen Arten vorkommt, die Säuger und Vögel jagen, also Beutetiere, die in der Lage sind, die verschiedenen Farbkleider ihrer Verfolger zu unterscheiden (zumindest Helligkeitsunterschiede) und ein entwickeltes Lernvermögen besitzen. Raubvögel, die von Aas, Reptilien, Amphibien, Fischen oder Wirbellosen leben, sind nur sehr selten polymorph. Auch die Tatsache, daß der Polymorphismus der Greifvögel vorwiegend auf der den Beutetieren zugekehrten Unterseite ausgeprägt ist, spricht dafür.

Die Aufrechterhaltung eines Polymorphismus kann auch dadurch gewährleistet und seine Entstehung dadurch verursacht sein, daß die verschiedenen Formen unter verschiedenen Bedingungen unterschiedlich lebensstüchtig sind. Einer unserer häufigsten Marienkäfer, *Adalia bipunctata*, kommt in verschiedenen Farbkleidern vor. Im Frühjahr, nach dem Verlassen der Winterquartiere, sind die roten Käfer verhältnismäßig häufig. Im Herbst dominieren deutlich die schwarzen. Die roten Käfer können also den Winter besser überstehen, die schwarzen sind im Sommer bevorteilt. Die bessere Überlebensfähigkeit der roten Käfer während der kalten Jahreszeit kann nichts mit ihrem Farbkleid zu tun haben, denn das ist in den dunklen Winterquartieren keiner Strahlung ausgesetzt und auch nicht zu sehen. Worin der Vorteil der schwarzen Käfer oder eines ihrer Entwicklungsstadien im Sommer besteht, weiß man ebenfalls noch nicht. Es leuchtet aber ein, daß wir es hier mit einem wirkungsvollen System für die Erhaltung eines Polymorphismus zu tun haben.



*Polymorphismus einer Population des 2-Punkt-Marienkäfers (*Adalia bipunctata*). Oben: prozentualer Anteil der »schwarzen« und »roten« Formen im Frühjahr (F) und Herbst (H); darunter: Häufigkeit des dominanten Allels*

Ein polymorphes System könnte auch dadurch aufrechterhalten bleiben, daß die verschiedenen Morphen Angehörige der jeweils anderen Form bei der geschlechtlichen Fortpflanzung bevorzugen. Das ist offensichtlich beim afrikanischen Schmetterling *Danaus chrysippus* der Fall. Die verschiedenen Formen dieses als ungenießbar geltenden Falters dienen als Modelle für mimetische Weibchen von *Papilio dardanus* und *Hypolimnas misippus*. Den Nutzen, den der unschmackhafte *Danaus chrysippus* selbst aus der Verschiedenheit seiner Farbkleider zieht, kennen wir nicht. In der Umgebung von Dar-essalam kommt *Danaus chrysippus* in vier verschiedenen Morphen vor, die beiden häufigsten sind die Formen *dorippus* und *chrysippus*. Das Aussterben einer dieser beiden Typen ist deshalb nicht möglich, weil aus irgendeinem Grund mehr Paarungen zwischen den Faltern verschiedener Formen stattfinden als unter den Angehörigen der gleichen Morphe.

Partnerwahl kann aber einem Polymorphismus auch direkt entgegenwirken, das zeigt der mittelamerikanische Nymphalide *Anartia fatima*. Dieser Schmetterling kommt

in zwei Morphen vor, die sich in der Farbe des Bandes unterscheiden, das sich über seine Flügel zieht. Es gibt Falter mit gelben und mit weißen Bändern. Sowohl »gelbe« als auch »weiße« Männchen bevorzugen deutlich die weißgebänderten Weibchen vor den gelbgebänderten, etwa im Verhältnis 2 : 1. Das müßte zu einem raschen Aussterben der gelbgebänderten Form führen, wenn nicht irgendwelche Faktoren diesem Selektionsdruck entgegenwirken würden. Welche Faktoren das sind, kann zur Zeit nur vermutet werden.

Es gibt also verschiedene Methoden und Ursachen für die Erhaltung eines balancierten Polymorphismus; die häufigsten sind Selektionsvorteil der Heterozygoten, häufigkeitsabhängige Selektion, Selektionsvorteil in verschiedenen ökologischen Nischen und Bevorzugung der jeweils anderen Form bei der Paarung. Die ökologischen Nischen können sehr verschiedener Art sein, wie unterschiedliche Ansprüche an Nahrung, Temperatur und Luftfeuchtigkeit usw. Man muß in jedem speziellen Fall gesondert untersuchen, worauf ein Polymorphismus in der Färbung beruht und was ihn erhält. Wie schwer und mühevoll das sein kann und wie wenig erfolgreich solche Bemühungen oft sind, zeigen uns die Untersuchungen des Polymorphismus der Bänderschnecken.

Neues zu einem alten Problem: Nicht-Darwinsche Evolution

Bis jetzt haben wir immer versucht, die Entstehung von Farbmerkmalen und Ornamenten auf irgendeinen Selektionsvorteil, den diese mit sich bringen, zurückzuführen. Ist die natürliche Auslese aber die einzige richtende Kraft, die zusammen mit den Evolutionsfaktoren Mutation, Rekombination und Isolation stammesgeschichtliche Änderungen veranlaßt? Viele Forscher nehmen das an. Wir hatten eingangs eine Äußerung von K. Lorenz angeführt, die diese Auffassung ausdrückt. Die entgegengesetzte Ansicht, für die wir den sowjetischen Forscher S. S. Tschetwerikow zu Wort kommen ließen, hat nur wenige Anhänger.

Neuere Forschungsergebnisse der Molekularbiologie zeigen aber, daß auch dort, wo Selektion nicht wirken kann, beträchtliche evolutionäre Veränderungen vonstatten gehen. Es hat sich herausgestellt, daß sich manche Organismen – z. B. Ratte und Maus – in ihren Genen viel mehr unterscheiden als in ihren Proteinen. Da beide einmal einen gemeinsamen Vorfahren gehabt haben, heißt das, daß die Entwicklung in ihrer Erbsubstanz, der Desoxyribonukleinsäure (DNS), schneller vonstatten gegangen ist als in ihren Körpereiwießen. Eine solche Diskrepanz ist deshalb möglich, weil nicht jede Veränderung in der Erbsubstanz eine Änderung in den Eiweißen der betreffenden Organismen herbeiführen muß. Die Erbsubstanz selbst ist der Auslese nicht zugänglich, denn diese greift nur an den Merkmalen des Körpers an. Die Änderungen, die in den Genen dieser Nager vonstatten gingen und keine Wirkung auf ihren Körper haben, müssen also ohne die Mitwirkung der Selektion erfolgt sein.

Daß erhebliche, selektiv neutrale Veränderungen im Genbestand stattfinden können, muß man auch aus Folgendem schließen: Man kennt Bakterienkulturen, deren genetisches Material sich sehr schnell verändert, weil in ihnen ungewöhnlich viele Mutationen stattfinden, ohne daß die Kulturen an Lebenstüchtigkeit einbüßen. Auch hier gehen also nicht unbeträchtliche Veränderungen in den Genen vor sich, ohne daß die Auslese eine Handhabe hat, auf diesen Vorgang einzuwirken.

Weiterhin konnte man errechnen, mit welcher Häufigkeit bestimmte Aminosäuren in tierischen Eiweißen vorkommen müssen, wenn die phylogenetischen Wandlungen im genetischen Material rein zufälliger Natur sind. Das Ergebnis stimmt überraschend gut mit der experimentell ermittelten Häufigkeit der Aminosäuren in den bis jetzt analysierten Proteinen überein. Allein die Aminosäure Arginin bildet eine Ausnahme: Es findet sich viel weniger Arginin im tierischen Eiweiß, als man auf Grund der Struktur des genetischen Materials bei dessen zufälliger Veränderung erwarten muß. Der Arginingehalt vieler Proteine wird daher offensichtlich durch natürliche Auslese niedrig gehalten.

Gerade in solchen Bereichen der Eiweißmoleküle, die

keine Bedeutung für deren Funktion haben, scheinen sehr schnelle Veränderungen vorstatten zu gehen, während die phylogenetische Entwicklung an funktionell wichtigen Punkten viel langsamer ist. Das ist genau das Entgegengesetzte von dem, was man bei einer Evolution, die ausschließlich durch Mithilfe der Selektion erfolgt, erwarten muß.

Aus diesen und noch einigen anderen Tatsachen ist zu schließen, daß nicht alle stammesgeschichtlichen Wandlungen der Mitwirkung der Auslese bedürfen. Da aber die Theorie von der natürlichen Zuchtwahl der Grundpfeiler der Lehre Darwins ist, sprechen die amerikanischen Entdecker dieser Zusammenhänge von der »Non-Darwinian Evolution«. Die alleinigen »treibenden Kräfte« bei diesem Prozeß der Nicht-Darwinschen Evolution sind der Mutationsdruck und zufällige Schwankungen der Allelhäufigkeiten, die sogenannte genetische Drift.

Wenn es im molekularen Bereich möglich ist, daß Entwicklung ohne Auslese vorstatten geht, so liegt kein Grund vor, diese Möglichkeit für andere Merkmale, die der direkten Beobachtung besser zugänglich sind – also auch Farben und Ornamente –, auszuschließen. Das heißt, es gibt höchstwahrscheinlich in vielen Fällen für eine besondere Färbung oder die spezielle Ausprägung einer Struktur keinen besonderen Grund. Die Ursache für die Unterschiede im Habitus verschiedener Arten ist demnach oft von gleicher Natur, wie etwa die Gründe dafür, daß man nicht immer die gleiche Zahl hintereinander würfelt.

Es wird im konkreten Fall wohl nur sehr schwer nachzuweisen sein, daß ein bestimmtes Farb- oder Formmerkmal funktionslos ist. Aber auf Grund der Erkenntnisse der Molekularbiologie muß man annehmen, daß in vielen Fällen die Analyse der Bedeutung eines Farbmerkmals ohne Ergebnis bleiben wird. Es soll nicht verschwiegen werden, daß zahlreiche Populationsgenetiker solchen Gedankengängen mit Skepsis gegenüberstehen, vor allem deshalb, weil sich sehr häufig auch dort, wo man es gar nicht vermutet, Hinweise auf die Wirkung der Selektion auf die Verteilung von Erbmerkmalen in natürlichen Fortpflanzungsgemeinschaften feststellen lassen.

Rückblick

Überblicken wir abschließend noch einmal alle Erscheinungen, Untersuchungen, Ergebnisse, Hypothesen und Theorien, so sind wir in der Lage, die eingangs gestellte Frage nach der Entstehung der Buntheit der Tiere bis zu einem gewissen Grad zu beantworten.

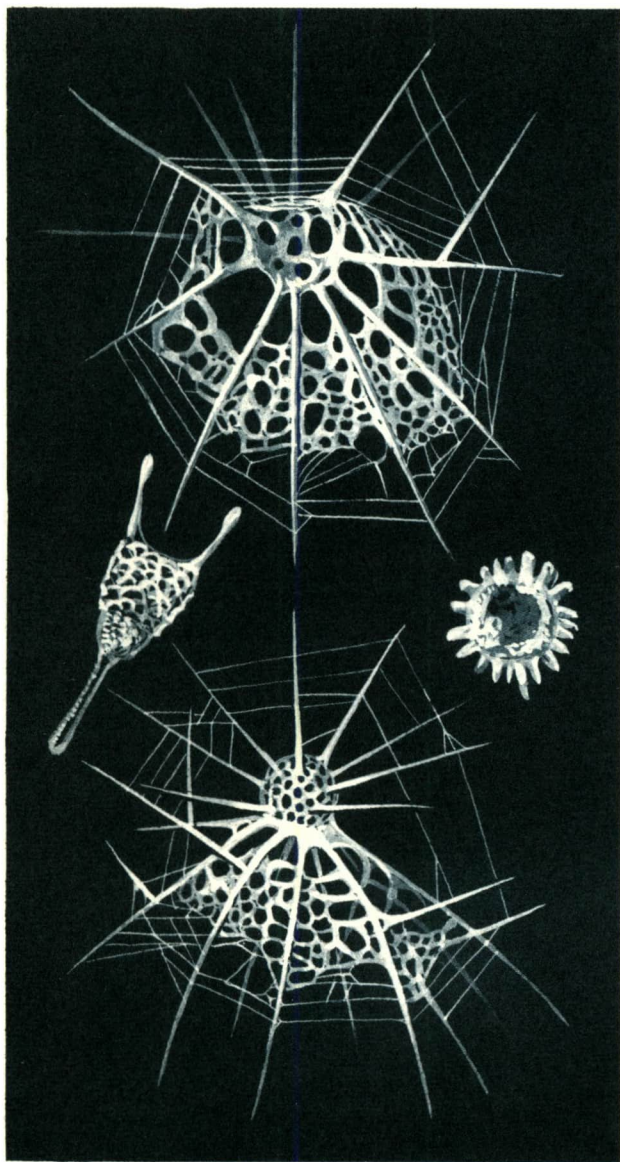
Für viele Farben und Strukturen konnte ein Nutzen und damit ein Selektionsvorteil nachgewiesen werden, der ihre Entstehung durch Darwins natürliche Zuchtwahl verständlich macht.

Vielleicht hat es den Leser überrascht, zu erfahren, daß das, was uns Menschen so angenehm berührt, oft eine völlig entgegengesetzte Aufgabe hat: Leuchtende Farben dienen häufig dazu, bei Artgenossen Furcht und Panik auszulösen. Insgesamt ist diese Wirkung durch die Verhaltensforschung sogar viel besser dokumentiert als die anziehende oder sexuell stimulierende Funktion von Farbmerkmalen und anderen Ornamenten. Trotzdem kennen wir einige gesicherte Fälle für die attraktive Wirkung von auffallenden Strukturen auf das andere Geschlecht. Farbmerkmale stehen auch im Dienst der Regelung anderer innerartlicher Beziehungen, so bei der gegenseitigen Verständigung von Eltern und Jungtieren.

Ein immer wieder fesselndes Problem ist die Wirkung von Farbkleidern auf tierische Verfolger anderer Arten. Neben der gesicherten Lehre von den Schutztrachten sind hierüber verschiedene andere Vorstellungen entwickelt worden, wie die Schreck- und Warltrachthypothesen und die Hypothesen von der Bateschen Mimikry. Alle haben gute Argumente für sich, aber vieles bleibt auch widersprüchlich. Die Mimikryhypothese ist rund 100 Jahre alt; zahlreiche Forscher haben sich intensiv mit ihr beschäftigt, und doch hält man es immer noch der Mühe wert, Beweise für sie zu finden.

Wie wir weiter gesehen haben, ist es oft nicht der Zweck

Die zarte Schönheit der Skelette der Radiolarien konnte seit ihrer Entstehung vor vielen 100 Millionen Jahren bis zur Erfindung des Mikroskops von keinem Auge wahrgenommen werden.



der Farben, gesehen zu werden, sondern sie üben entweder selbst eine physiologische Funktion aus oder sind nur als Folge anderer lebensnotwendiger Stoffwechselprozesse vorhanden. Neue Ergebnisse der Molekularbiologie lassen es als möglich erscheinen, daß nicht alles im Farbkleid eines Lebewesens einen bestimmten »Sinn« haben muß.

Vermutlich sind uns manche Einsichten durch einen gewissen, sich gerade bei der Beschäftigung mit solchen Problemen immer wieder vordrängenden Anthropozentrismus erschwert; andererseits macht uns die Tatsache, daß wir selbst aus dem Tierreich hervorgegangen sind, vieles leichter verständlich. Darwin ist die Entwicklung der Theorie von der geschlechtlichen Zuchtwahl möglicherweise dadurch erleichtert worden, daß für ihn eine solche Vorstellung »einfühlbar« war. Die Bedeutung vieler ausgesprochen »schöner« Details in der Tracht zahlreicher Tiere als Mittel zum Drohen wurde von ihm und anderen älteren Forschern wahrscheinlich deshalb nicht erkannt, weil diese Dinge auf uns Menschen eben in ganz anderer Weise wirken.

Nicht alles nach menschlichen Begriffen Schöne ist durch Selektion mit Hilfe von Lichtsinnesorganen entstanden; das zeigen uns die zarten, zierlichen Skelette vieler Radiolarien. Von der Entstehung dieser marinen Einzeller im Präkambrium vor etwa 700 Millionen Jahren bis zur Erfindung des Mikroskops hat niemand – weder Mensch noch Tier – diese »Kunstformen der Natur« bewundern können.

Wir sollten uns einmal klarmachen, daß das Bild unseres Planeten, wie ihn der Mensch vorfand, als er aus dem Tierreich heraustrat, schon weitgehend durch das Wirken von Sinnesorganen und Nervensystemen, also auch durch psychische Faktoren geprägt war, denn nicht nur die Entstehung vieler Farbkleider der Tiere ist durch sie bewirkt worden, sondern auch die ganze bunte anmutige Welt der Blumen. Vielleicht sind Sie, lieber Leser, von manchem, was Sie auf den vorangegangenen Seiten vorgefunden haben, unbefriedigt, weil Sie sich klarere und bestimmtere Antworten auf Ihre Fragen erhofft haben, aber es wird Ihnen auch deutlich geworden sein, wie viele Probleme der naturwissenschaftlichen Forschung zu lösen bleiben.

»akzent« – die Taschenbuchreihe
mit vielseitiger Thematik:
Mensch und Gesellschaft,
Leben und Umwelt, Naturwissenschaft
und Technik. – Lebendiges Wissen
für jedermann, anregend und aktuell,
konkret und bildhaft.

Weitere Bände:

Farkas, Veränderliche Tierwelt
Günther, Straßen, Brücken, Türme
Lányi, Erstaunliches über Tiere
Mohrig, Wie kam der Mensch zur Familie?
Sheikov, Leben und Symmetrie
Mothes, Durch Sonnenenergie mehr
Nahrung