© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

ein im Mai gefangenes frisches ♂ erhalten (Proc.), im Walde von Volovetz bei Radautz (Pwl. M.), in Krasna wahrscheinlich blos übersehen. Bei einzelnen Stücken aus Czernowitz sind alle Flecke auf den Hinterflügeln kleiner, die dem Aussenrande nächsten theilweise verloschen oder fehlend; Grundfarbe der Hinterflügel-Unterseite bisweilen hell citronengelb, alle Flecke weiss, schärfer schwarz umsäumt. Solche Exemplare könnten zur var. *Albiguttata* Christoph gehören.

Zur Entwicklung der Instincte.

Von

E. Wasmann, S. J.,

in Exaeten bei Roermond (Holland).

(Eingelaufen am 3. März 1897.)

Bekanntlich hat Darwin selbst wiederholt auf die Schwierigkeiten hingewiesen, welchen man begegnet, wenn man auf die Entwicklung der Instincte weiter einzugehen versucht. Er selbst beschränkte sich daher in seiner „Entstehung der Arten“ und in seiner nachgelassenen Abhandlung über den Instinct darauf, die Variabilität mancher Instincte nachzuweisen und auf Grund dieser Variabilität die Verschiedenheit der Instincte bei verwandten Arten aus dem Princip der natürlichen Zuchtwahl zu erklären; auf eine Erklärung der ersten Entstehung der Instincte ging er nicht ein. Er vergleicht sie zwar treffend mit erworbenen Gewohnheiten, die durch Uebung zu mechanischen Fertigkeiten geworden sind, bemerkt jedoch ausdrücklich, dass gerade die merkwürdigsten Instincte, wie jene der Korbbienen und Ameisen, nicht als erworbene Gewohnheiten genetisch aufgefasst werden können.[1]) Sogar bei Erörterung von Beispielen, welche scheinbar für die Erblichkeit erworbener Eigenschaften sprechen, wie bei den speciellen Instincten unserer Hunderassen (Schäferhunde, Vorstehhunde u. s. w.), macht er darauf aufmerksam, dass wohl nicht so sehr die Vererbung erworbener individueller Gewohnheiten, sondern die vielmehr consequent fortgesetzte künstliche Auslese der geeignetsten Individuen die eigentliche Ursache für die hohe Entwicklung jener Rasseninstincte gewesen sein müsse.[2]) Die Variationen der erblichen Instincte, welche der künstlichen Zuchtwahl das Material zu dieser Auslese boten, haben nach Darwin auch das Material für die Entwicklung der Instincte durch die Naturzüchtung geboten. Als ursächliches

---

[1]) Entstehung der Arten, 7. deutsche Aufl., 8. Cap., S. 283.

[2]) Ebenda, S. 288: „Domesticirte Instincte werden zuweilen als Handlungen bezeichnet, welche blos durch eine lang fortgesetzte und erzwungene Gewohnheit erblich wurden; dies ist aber nicht richtig.“ Aus den hierauf folgenden Beispielen geht hervor, dass Darwin die Zuchtwahl auch hier als massgebenden Hauptfactor betrachtet. In demselben Sinne spricht er sich auch in der Zusammenfassung der Ergebnisse des achten Capitels aus (S. 317).

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Erklärungsprincip verwendet Darwin die „Gewohnheit" nur selten.[1]) Wo er (am Schlusse des achten Capitels der Entstehung der Arten) seine Ansicht über die Entwicklung der Instincte zusammenfasst, weist er auf die Variabilität mancher Instincte hin und auf deren Wichtigkeit für das Thier und gibt dann als Inbegriff seiner Erklärung: „Ich sehe daher keine Schwierigkeit, warum unter sich verändernden Lebensbedingungen die natürliche Zuchtwahl nicht auch im Stande gewesen sein sollte, kleine Abänderungen des Instinctes in einer nützlichen Richtung in jeder beliebigen Ausdehnung zu häufen. In vielen Fällen haben Gewohnheit oder Gebrauch und Nichtgebrauch wahrscheinlich mitgewirkt." Die genetische Erklärung der Instincte als vererbter Gewohnheiten ist somit keineswegs schlechthin „Darwin's Instincttheorie", obwohl man sie noch immer vielfach als solche bezeichnet.[2]) Je aufmerksamer man die über Instinct handelnden Abschnitte in Darwin's Werken studirt, desto mehr kommt man zu der Ueberzeugung, dass die angeborenen Variationen der Instincte und die Auslese derselben durch die Naturzüchtung für Darwin das Hauptprincip seiner Instincttheorie war.

Im Gegensatze zu der Darwin'schen Entwicklung der Instincte durch die natürliche Zuchtwahl haben in neuerer Zeit namentlich Eimer und Haacke versucht, ihre Instincttheorie ausschliesslich auf die Vererbung erworbener Eigenschaften zu gründen.

Nach Eimer[3]) ist der Instinct „vererbte Fähigkeit, insbesondere vererbte Gewohnheitsthätigkeit". Er unterscheidet zwischen „vollkommenen Instincten oder vererbten Gewohnheitsthätigkeiten" und „unvollkommenen Instincten oder vererbten Gewohnheitsfähigkeiten"; letztere bedürfen noch der individuellen Uebung und Erfahrung zu ihrer Ausbildung, erstere nicht. Diese Unterscheidung bezieht sich jedoch nicht auf die genetische Erklärung der Instincte, beide müssen ursprünglich aus individuell erworbenen Eigenthümlichkeiten hervorgegangen sein. Wie Eimer diese Erwerbung sich denkt, zeigt er insbesondere bei Behandlung der sogenannten Vernunftinstincte (d. i. solcher Instincte, die sich auf den Nutzen der Allgemeinheit [der Art] und auf die Zukunft beziehen). Er erklärt sie als ursprünglich verständige oder vernünftige Thätigkeiten, die durch Gewohnheit mechanisch wurden und sich vererbten. Die Gründe, welche dieser Instincttheorie entgegenstehen, sind folgende: Erstens. Wenn die Vernunftinstincte, die sich z. B. bei der Brutpflege der Insecten bethätigen, ursprünglich intelligente Thätigkeiten gewesen wären, müssten die Vorfahren der heutigen Insecten eine ganz übermenschlich hohe Intelligenz besessen haben; insbesondere gilt dies für die Brutpflege der Hymenopteren, die J. H. Fabre

[1]) Z. B. ebenda, S. 288: „Andererseits hat auch Gewohnheit allein in einigen Fällen genügt."

[2]) Ich kann daher auch Herrn H. E. Ziegler nicht ganz beistimmen, wenn er sagt: „Bekanntlich fasst Darwin die meisten Instincte in ihrer phylogenetischen Entwicklung als vererbte Gewohnheiten auf" („Ueber den Begriff des Instinctes" in den Verhandl. der Deutschen Zool. Ges., 1892, S. 134).

[3]) Die Entstehung der Arten, Bd. I, S. 239 ff. — Vgl. auch die Abhandlung des Referenten: „Die Psychologie in Eimer's Entstehung der Arten" in „Natur und Offenbarung", 1889, S. 284—297.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

in seinen „Souvenirs Entomologiques“ so meisterhaft geschildert hat, aber auch für die Brutpflege vieler Coleopteren, z. B. des Trichterwicklers *(Rhynchites betulae)*,[1]) dessen zur Aufnahme der Eier verfertigte Blattrolle auf ein mathematisch-technisches Problem zurückzuführen ist, das erst 1673 von Huygens in die menschliche Wissenschaft eingeführt wurde, u. s. w. Zweitens. Jene auf die Brutpflege bezüglichen Thätigkeiten werden vom Individuum nur wenige Male am Ende des Lebens ausgeübt, können also gar nicht durch „Gewohnheit“ erblich werden. Drittens. Auf Intelligenz beruhende Thätigkeiten werden überhaupt nicht erblich,[2]) sondern nur instinctive, daher kann man die Entstehung erblicher Instincte nicht aus ursprünglich intelligenten Thätigkeiten erklären. Auf die speciellen Schwierigkeiten, welche die staatenbildenden Insecten für die Eimer'sche Instincttheorie bilden, werden wir weiter unten zurückkommen.

Haacke hat kürzlich die muthmassliche Entstehung des Brutparasitismus der Kuckucke eingehend behandelt.[3]) Seine eigentliche Instincttheorie findet sich jedoch nicht dort entwickelt, sondern in seinem Buche „Die Schöpfung des Menschen und seiner Ideale“[4]) (Jena, 1895, S. 343—372). Obwohl Haacke gleich Eimer die Entstehung der Instincte auf die Vererbung erworbener Eigenschaften zurückführt, so unterscheidet er sich von ihm doch wesentlich dadurch, dass er die Instincte nicht aus ursprünglich intelligenten Thätigkeiten, sondern aus sinnlichen Gedächtnisseindrücken abzuleiten sucht. Mit Recht bemerkt er (S. 121): „Wenn die Instincte in dieser Weise (als ursprünglich bewusste oder überlegte Handlungen) zu erklären sind, dann würden wir schliesslich dazu gelangen, die Thiere, an welchen wir Instincte beobachten, also seelische Aeusserungen wahrnehmen, die ohne Ueberlegung ausgeführt werden, von klügeren Vorfahren, von Ahnen, die mit Bedacht und Umsicht handelten, abzuleiten, und diese Erwägung sollte uns stutzig machen in der Zurückführung der Instincte

---

[1]) Vgl. Wasmann, Der Trichterwickler, eine naturwissenschaftliche Studie über den Thierinstinct. Münster, 1884.

[2]) Dies gilt zunächst für die intelligenten Thätigkeiten im eigentlichen Sinne, d. h. für jene, die aus Ueberlegung und Zweckbewusstsein hervorgehen. Die moderne Thierpsychologie bezeichnet überdies sämmtliche auf sinnlicher Erfahrung beruhenden Thätigkeiten als intelligent (vgl. hierüber meine Schrift „Instinct und Intelligenz im Thierreich. Ein kritischer Beitrag zur modernen Thierpsychologie“, Freiburg i. B., Herder, 1897). Inwieweit Modificationen des Instinctes, die durch die sinnliche Erfahrung des Individuums veranlasst werden, der Erblichkeit unterliegen, ist eine andere Frage. Bezüglich der verhältnissmässig raschen Entstehung des Furchtinstinctes der Thiere gegenüber neuen Feinden scheint Darwin (in seiner nachgelassenen Abhandlung über den Instinct) geneigt, dieselbe nicht blos dem Ueberleben des Passendsten zuzuschreiben. Der Verlust der ursprünglichen instinctiven Furcht der Vögel vor bestimmten Gegenständen, z. B. vor einem daherbrausenden Eisenbahnzug, dürfte jedenfalls nicht auf die natürliche Zuchtwahl zurückzuführen zu sein.

[3]) Zur Stammesgeschichte der Instincte und Schutzmale. Biolog. Centralbl., 1896, Nr. 5—10.

[4]) Eine eingehende Kritik dieses Buches siehe in meiner Schrift „Zur neueren Geschichte der Entwicklungslehre in Deutschland. Eine Antwort auf Haacke's Schöpfung des Menschen“. Münster i. W., 1896. — Im 9. Hefte, Jahrg. 1896 dieser „Verhandlungen“ hat ein Herr T. G. diese letztere Schrift einer Besprechung ab irato unterzogen. Ich habe umso weniger Grund, auf dieselbe zu erwidern, da Herr T. G. meinen ihm missliebigen Standpunkt nicht durch sachliche Gründe, sondern vielmehr durch Entstellungen und Unhöflichkeiten zu bekämpfen suchte.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

auf bewusste und überlegte Handlungen." Haacke selber will die Instincte als „unbewusste Erbgedächtnisse", d. h. als erblich gewordene Gedächtnisseindrücke erklären. Er wendet diese Erklärung sodann an auf die Stammesgeschichte der Nahrungsinstincte, Begattungs- und Brutpflegeinstincte u. s. w. Die Grundlage seiner Erklärung bildet der Satz: „Neu erworbene Organisations-Eigenthümlichkeiten können nur dann vererbt werden, wenn sie bei Männchen und Weibchen einer Organismenart in gleicher Weise ausgebildet sind; daher werden auch nur gleiche (d. h. bei beiden Geschlechtern gleiche) erworbene Gedächtnisse vererbt werden können" (S. 348).

So richtig es auch ist, die Instincte als „unbewusste Erbgedächtnisse" zu definiren, so scheint mir doch die genetische Erklärung der Instincte als unbewusster Erbgedächtnisse auf unüberwindliche Schwierigkeiten zu stossen. Dieselben ergeben sich aus folgenden Erwägungen: Erstens. Wenn nur bei beiden Geschlechtern gleiche individuelle Gedächtnisseindrücke zu Erbgedächtnissen werden können,[1]) dann scheint es ganz unmöglich, die wichtigsten Instincte, nämlich die auf die Arterhaltung bezüglichen Fortpflanzungs- und Brutpflegeinstincte auf diesem Wege zu erklären. Dieselben sind nämlich stets bei den Geschlechtern ein und derselben Art mehr oder minder verschieden, ebenso verschieden wie die betreffende körperliche Organisation. Ja gerade die wunderbarsten, complicirtesten und am vollkommensten erblichen Instincte im Thierreiche, die Brutpflegeinstincte, sind für gewöhnlich überhaupt nur bei einem Geschlechte, beim weiblichen, vorhanden, und können von jeher nur bei diesem vorhanden gewesen sein.[2]) Zweitens. Die Brutpflegeinstincte mussten von jeher unabhängig von der individuellen Erfahrung vollkommen erblich sein und fertig ausgeübt werden, weil sonst die betreffende Art zu Grunde gehen musste; also können dieselben nicht in den vom Individuum erworbenen Gedächtnisseindrücken ihren Entstehungsgrund haben. Drittens. Es ist überhaupt nicht bewiesen, dass individuelle Gedächtnisseindrücke sich vererben. Viertens. Bei den staatenbildenden Insecten, wo die Fortpflanzungsindividuen und die mit der Brutpflege und den anderen Thätigkeiten für das Gemeinwohl betrauten Individuen verschiedene morphologische Kasten darstellen, ist eine Entwicklung der Instincte der Arbeiterinnen durch Vererbung erworbener Eigenschaften überhaupt unmöglich;[3]) denn die Geschlechtsthiere machen nicht die betreffenden Erfah-

---

[1]) Haacke bemerkt (S. 349) in Bezug hierauf nochmals: „Namentlich wenn Männchen und Weibchen eines miteinander Junge erzeugenden Paares sehr verschiedene Erlebnisse gehabt und dadurch verschiedene Gedächtnisse erworben haben, werden Erbgedächtnisse nicht leicht entstehen können."

[2]) Ich füge dies deshalb bei, weil Haacke die Ansicht vertritt, dass ursprünglich die männliche Brutpflege im Thierreich, die gegenwärtig nur eine Ausnahmeerscheinung ist, die allgemeine Regel gewesen sei. Hiernach müssten also z. B. die Männchen sämmtlicher Hymenopteren, die niemals einen Stachel besitzen, ehemals einen solchen besessen und mittelst desselben ihre für die Brut bestimmten Beutethiere gelähmt haben u. s. w.; derartige Hypothesen scheinen mir schwerlich annehmbar.

[3]) Vgl. hierüber Wasmann, Die zusammengesetzten Nester und gemischten Colonien der Ameisen (Münster, 1891), III. Abschn., 2. Cap.: Zur Entwicklungsgeschichte der Ameisengesellschaften. Auf diese Arbeit bezieht sich auch Weismann, Allmacht der Naturzüchtung (1893), S. 17.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

rungen, die sich vererben sollen, und die Arbeiter, welche die Erfahrungen machen, pflanzen sich nicht fort. Bei manchen Instincten, z. B. bei dem Sclavereiinstincte von *Formica sanguinea, Polyergus* und *Strongylognathus,* kann man — von descendenztheoretischem Standpunkte — als sicher annehmen, dass sie erst nach Vollendung der morphologischen Differenzirung in Weibchen und Arbeiterinnen aufgetreten seien. Für diese ist offenbar jede Möglichkeit ausgeschlossen, sie durch Vererbung erworbener Eigenschaften zu erklären.

Wenden wir uns nun zu Weismann und seiner Schule, welche die natürliche Zuchtwahl als alleinigen Factor der Stammesentwicklung gelten lässt. In consequenter Anwendung seiner Theorie auf die Entwicklung der Instincte vertritt Weismann[1]) die Ansicht, „dass alle Instincte rein nur durch Selection entstanden sind, dass sie nicht in der Uebung des Einzelwesens, sondern in Keimvariationen ihre Wurzel haben". Diese Weismann'sche Instincttheorie hat H. E. Ziegler in seiner Schrift „Ueber den Begriff des Instinctes"[2]) (S. 134 bis 136) näher formulirt und begründet. An Ziegler schliesst sich u. A. auch Carl Groos in seinem Buche „Die Spiele der Thiere" (2. Aufl.. Jena, 1896, S. V) an, indem er ebenfalls die Instincte ausschliesslich auf die natürliche Auslese zurückführt, obwohl er hiemit nicht für die „Allgenugsamkeit" des Selectionsprincips überhaupt einzutreten beabsichtigt.

In Weismann's Theorie wie in der Anwendung derselben auf die Instincte dürften zwei wesentlich verschiedene Punkte unterschieden werden, von denen man den einen annehmen kann, ohne deshalb mit dem anderen einverstanden zu sein. Erstens: Wie die Ontogenese auf die Keimesanlage als auf ihre hauptsächliche und eigentliche Ursache zurückzuführen ist, so haben auch die in der Phylogenese vorgekommenen Veränderungen ihre hauptsächliche und eigentliche Ursache in Keimesvariationen der betreffenden Vorfahren, nicht aber in den äusseren Einflüssen (Entwicklungsreizen), welche auf die Individuen einwirkten, also auch nicht in einer Vererbung erworbener Eigenschaften. Zweitens: Diese Keimesvariationen sind aus sich völlig unbestimmt, d. h. durch kein inneres Entwicklungsgesetz des Organismus geregelt; daher wird die Richtung der Entwicklung ausschliesslich durch die Selection (sei es nun in Form von Personal-, Histonal- oder Germinalselection) bestimmt. — Schon früher, bei Behandlung der Stammesgeschichte der Instincte in den Ameisengesellschaften[3]) hatte ich bezüglich des ersteren Punktes mich mit Weismann einverstanden erklärt, obwohl ich die Erblichkeit erworbener Eigenschaften nicht überhaupt und ganz läugnen und ihr nicht jegliche Bedeutung als Entwicklungsfactor absprechen möchte. Bezüglich des zweiten Punktes dagegen konnte und kann ich nicht mit

---

[1]) „Ueber die Vererbung" (1883), S. 37—48.

[2]) Sep.-Abdr. aus den Verhandl. der Deutschen Zool. Gesellsch., 1892, S. 122—136. — Wenn Ziegler daselbst den Begriff des „Bewusstseins" aus der Definition des Instinctes ausschliessen zu müssen glaubt, so kann ich ihm hierin nicht beistimmen, da hiedurch der Unterschied zwischen Instinct und Reflexthätigkeit aufgehoben wird. Näheres siehe in meiner Schrift „Instinct und Intelligenz im Thierreich" (Freiburg i. B., 1897), S. 7 ff.

[3]) Die zusammengesetzten Nester und gemischten Colonien der Ameisen, 1891, S. 214—254.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Weismann übereinstimmen; ich glaube die zweckmässigen Keimesvariationen, sowohl nach ihrer organischen wie nach ihrer psychischen Seite, in letzter Instanz auf innere Entwicklungsgesetze zurückführen zu müssen, welche die Variabilität zu einer bestimmt begrenzten und bestimmt gerichteten machen; daher kann die natürliche Zuchtwahl[1]) nach meiner Ansicht nur einen regulativen, controlirenden Einfluss auf die Entwicklungsrichtung ausüben und nur die Bedeutung einer nebensächlichen Entwicklungsursache haben.

Die Annahme innerer Entwicklungsursachen, welche völlig unabhängig von den modificirenden Einflüssen der Umgebung wären, würde namentlich für die sämmtlichen Anpassungscharaktere die gewünschte Erklärung nicht bieten. Weismann hat dies zur Widerlegung „innerer Entwicklungsgesetze" wiederholt hervorgehoben und insbesondere an der Mimicry bei Schmetterlingen erläutert.[2]) Aus demselben Grunde vermag ich mir das erste Auftreten zweckmässiger Variationen des Instinctes, welche für die Erhaltung der Art unter Umständen von der entscheidensten Bedeutung sein können, ohne die Annahme einer zweckmässigen Wechselwirkung zwischen Organismus und Umgebung nicht zu erklären. Die Selection, die Personal- und die Germinalselection zusammengenommen, scheinen mir hierfür nicht ausreichend; denn die Germinalselection kann in der von Weismann ihr gegebenen Form eventuell wohl die allmälige Steigerung bereits gegebener zweckmässiger Keimesvariationen bewirken; für das erste Auftreten derselben wird jedoch bereits vorausgesetzt, dass Individuen vorhanden seien, die mit den Anfängen jener Variationen schon ausgerüstet sind; diese Anfänge aber können nicht dem Zufalle zugeschrieben werden.

Ein besonders interessantes Gebiet für die Anwendung und Prüfung der eben erwähnten Entwicklungsfactoren wären die instinctiven Wechselbeziehungen, welche zwischen den Ameisen (resp. den Termiten) und ihren sogenannten echten Gästen aus verschiedenen Coleopterenfamilien obwalten, die Symphilie (Myrmecoxenie- und Termitoxenie) mit allen ihren mannigfaltigen Anpassungscharakteren, den eigenartigen Trichombildungen, der Fühlerbildung, der Bildung der Mundtheile, der passiven und activen Mimicry u. s. w. An einem anderen Orte habe ich bereits eine ziemlich vollständige Zusammenstellung jener Anpassungscharaktere gegeben,[3]) ohne jedoch wegen der Fülle des einschlägigen Materiales auf die ursächliche Erklärung derselben eingehen zu können. Auch hier muss ich die philosophische Behandlung dieses Gegenstandes auf ein späteres grösseres Werk

---

[1]) Auf die von G. Romanes (Linn. Soc. Journ. Zool., Vol. XIX, p. 337 sq.) aufgestellte Theorie der physiologischen Zuchtwahl brauche ich wohl nicht weiter einzugehen, da ihr Autor selbst sie in seinen diesbezüglichen Werken nicht zur Erklärung der Instincte, sondern der biologisch indifferenten Artdifferenzen verwendet hat. Auch hiefür hat er in seinem letzten Werke (Darwin and after Darwin) ihr nicht mehr die frühere Wichtigkeit beigelegt.

[2]) Ueber Germinalselection (Compt. rend. du IIIe Congr. Internat. d. Zool., Leyden, 1896, p. 35—70).

[3]) Die Myrmekophilen und Termitophilen. Leyden, 1896. (Extr. d. Comptes-Rend. du IIIe Congr. Internat. d. Zool., p. 410—440.) Sep.-Abdr. in Commission bei F. L. Dames, Berlin. — Auf S. 421, Zeile 4 von unten ist ein Irrthum zu berichtigen; es muss heissen „nach aussen sich bewegen".

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

verschieben und mich darauf beschränken, die Anwendung des Selectionsprincipes auf einige der betreffenden Erscheinungen zu prüfen.

Aus der Vogelperspective betrachtet, bieten die echten Gäste der Ameisen und Termiten die schönsten und scheinbar überzeugendsten Beweise für die „Allmacht der Naturzüchtung". Biologisch indifferente Charaktere treffen wir bei ihnen verhältnissmässig nur selten und in untergeordnetem Masse. Die natürlichen Verwandtschaftscharaktere sind oft — ähnlich wie bei manchen Parasiten aus den verschiedensten Thierordnungen — unter den Anpassungscharakteren dermassen versteckt, dass man grosse Mühe hat, die richtige systematische Stellung ihrer Träger heraus zu finden. Ein neues Beispiel hiefür bietet die kürzlich von mir aufgestellte termitophile Coleopterenfamilie der *Rhysopaussidae*[1]). Die erhabene Kielung der Oberseite, die sie den Rhysodiden nähert, die Kopfbildung, die sie den Gnostiden und manchen Paussiden nähert, die Fühlerbildung, die sie ebenfalls manchen Paussiden nähert, sind sämmtlich Anpassungscharaktere, die über den wahren systematischen Charakter dieser Thiere in Irrthum zu führen geeignet sind. Ihre natürliche Stellung ist unmittelbar bei den Tenebrioniden; als ihre nächsten Stammesverwandten dürfte die *Dichillus*-Gruppe unter den *Stenosini* zu betrachten sein. Man kann ohne wesentliche Uebertreibung sagen, dass die *Atemeles, Lomechusa, Claviger* und viele andere echte Gäste gleichsam aus lauter Anpassungscharakteren zusammengesetzt seien, welche sämmtlich auf die Symphilie berechnet sind. Je mehr man in die Lebensweise dieser interessanten Thiere eindringt, desto klarer erkennt man die biologische Bedeutung der Einzelheiten ihrer Körperbildung. Selbst für Charaktere, die auf den ersten Blick völlig indifferent zu sein scheinen, wie die ausgehöhlten Halsschildseiten der Arten der *Lomechusa*-Gruppe und der verdickte Halsschildrand von *Lomechusa*, konnte ich ihre biologische Bedeutung nachweisen. Die Selection hatte somit auch für die Entwicklung dieser Charaktere und der mit ihnen zusammenhängenden Instincte die denkbar günstigste Handhabe.

Die *Lomechusa*-Gruppe, die Gattungen *Lomechusa, Atemeles* und *Xenodusa* umfassend,[2]) ist bezüglich ihrer Lebensweise wohl am Genauesten erforscht unter allen Myrmekophilen, und bietet daher auch um so zuverlässigere Belege für den innigen Zusammenhang, der hier zwischen Morphologie und Biologie obwaltet. Die morphologischen Unterschiede jener drei Gattungen, ebenso wie die zwischen den Arten innerhalb derselben bestehenden Verschiedenheiten lassen sich, soweit die bisherigen Beobachtungen reichen, fast ausschliesslich aus der Biologie dieser Thiere erklären, insbesondere aber aus der Verschiedenheit der normalen Wirthsameisen, denen sie „angepasst" sind. Die *Lomechusa* haben

---

[1]) Neue Termitophilen und Termiten aus Indien. Ann. Mus. Civ. Gen., (2) XVI (1896), p. 613—630; (2) XVII, p. 149—152. — Zu den Rhysopaussiden gehören die ostasiatischen Gattungen *Rhysopaussus* Wasm., *Xenotermes* Wasm., *Azarelius* Fairm. und *Ziaelas* Fairm.; ferner die abyssinische Gattung *Rhysodina* Chevrol. und wahrscheinlich auch die westafrikanischen Gattungen *Synopticus* Thoms. und *Gonocnemis* Thoms.

[2]) Vgl. E. Wasmann, Revision der *Lomechusa*-Gruppe (Deutsche Entom. Zeitschr., 1896, Heft II, S. 244 ff.).

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Formica-Arten zu Wirthen und machen ihre ganze Entwicklung bei je einer *Formica*-Art durch. Die *Atemeles* dagegen sind nicht einwirthig, sondern doppelwirthig; sie haben je zwei Wirthsameisen aus zwei verschiedenen Gattungen, *Myrmica* und *Formica*, von denen stets die betreffende *Formica*-Art die Larven der betreffenden *Atemeles*-Art erzieht.[1]) Aus der Kleinheit der *Myrmica* erklärt sich die Kleinheit der *Atemeles* gegenüber *Lomechusa strumosa;* aus der verschiedenen Grösse der *Formica*-Arten, welche die secundären Wirthe der *Atemeles* sind, erklärt sich z. B. die verschiedene Grösse von *Atemeles paradoxus* und *pubicollis*. Aus der Doppelwirthigkeit der *Atemeles*, welche wenigstens zweimal im Leben die Wirthsart wechseln müssen, erklärt sich die hohe Initiative ihres Benehmens den Ameisen gegenüber, die höhere Vollkommenheit ihrer „activen Mimicry" im Vergleich zu *Lomechusa*. Die amerikanischen *Xenodusa* haben, soweit bisher bekannt, meist *Camponotus*-Arten zu primären Wirthen, woraus ihre verhältnissmässig langen Fühler und Beine zu erklären sein dürften. Der Umstand, dass ihre Körpergrösse hinter jener der betreffenden *Camponotus* bedeutend zurückbleibt, weist, in Uebereinstimmung mit Wickham's Beobachtungen, der *Xenodusa cava* auch bei anderen Ameisenarten traf, darauf hin, dass die *Xenodusa* wahrscheinlich doppelwirthig sind wie unsere *Atemeles*, nicht einwirthig wie unsere *Lomechusa*. Auch eine neue, mit *Xenodusa montana* Cas. verwandte, aber bedeutend kleinere, bei *Formica subpolita* Mayr durch P. Mod. Winter, O. S. B., in Colorado entdeckte und mir durch P. J. Schmitt freundlichst zugesandte *Xenodusa*-Art deutet durch ihre geringe Grösse, die noch hinter unserem *Atemeles emarginatus* zurückbleibt, darauf hin, dass sie ausser jener *Formica* noch eine andere, kleinere normale Wirthsameise besitze. Vermuthlich ist dieselbe unter den nordamerikanischen Angehörigen der *Myrmica rubra*-Gruppe zu suchen. Auch bei uns in Europa hat es viel länger gedauert, bis man die *Atemeles* in den Nestern der *Myrmica* als in jenen der *Formica* entdeckte. Der Grund hiefür liegt theilweise in der verborgeneren Lebensweise der *Myrmica*, zum Theil aber auch darin, dass die *Atemeles* die Wintersaison (einschliesslich Herbst und Vorfrühling) in den *Myrmica*-Nestern zubringen, die Sommersaison in den *Formica*-Nestern. Die genaue Feststellung der doppelten normalen Wirthe unserer drei *Atemeles*-Arten gelang mir erst ganz allmälig im Laufe zwölfjähriger Beobachtungen.

Wenden wir nun unsere Aufmerksamkeit noch einigen allgemeineren Erscheinungen zu. Die Formen der passiven und activen Mimicry,[2]) die uns unter den Myrmekophilen und Termitophilen begegnen, sind ebenfalls scheinbar sehr vortheilhaft für die Selectionstheorie. Denn die zwischen Gast und Wirth bestehende täuschende Aehnlichkeit lässt sich hier, wo es sich um Angehörige ganz verschiedener Ordnungen handelt, nicht mit Eimer durch „parallele Entwicklung"

[1]) Nähere Angaben siehe in meinem „Kritischen Verzeichniss der myrmekophilen und termitophilen Arthropoden" (Berlin, 1894), S. 61—65.

[2]) Unter passiver Mimicry verstehe ich die Aehnlichkeit der Färbung, Sculptur und Gestalt zwischen Gast und Wirth, unter activer Mimicry die Nachahmung des Benehmens der Wirthe durch den Gast. Vgl. Die Myrmekophilen und Termitophilen, S. 429 ff.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

erklären, wie dies bei manchen irrthümlich als Mimicry gedeuteten Färbungs- und Zeichnungsähnlichkeiten der Schmetterlinge der Fall ist.[1]) Allein schon die Thatsache, dass die Mimicry bei Gästen von Ameisen, die relativ gut entwickelte Augen besitzen, einen ganz anderen Charakter annimmt als bei solchen, die bei blinden oder fast blinden Wirthen leben, ist nur daraus erklärlich, dass wir es wirklich mit schützenden Aehnlichkeiten zu thun haben, die auf Täuschung der betreffenden Wirthe berechnet sind. Bei ersteren beginnt sie mit Aehnlichkeit der Färbung zwischen Gast und Wirth und schreitet fort zu einer Aehnlichkeit der Gestalt, die meist mehr auf täuschenden Lichtreflexen als auf wirklicher Formenähnlichkeit beruht: sie ist hier auf Täuschung des Gesichtssinnes, und zwar des Gesichtssinnes der Ameisen angelegt. Bei letzteren dagegen beginnt sie mit Aehnlichkeit der Sculptur (und Behaarung) zwischen Gast und Wirth und schreitet bei zunehmender Körpergrösse des Gastes fort zu einer Aehnlichkeit der Gestalt, die auf wirklicher Formenähnlichkeit der einzelnen Körpertheile beruht und schliesslich in der Gleichheit der Fühlerbildung von Gast und Wirth gipfelt: sie ist hier auf Täuschung des Fühlertastsinnes der Ameisen angelegt. In den „Ameisen- und Termitengästen von Brasilien" (I. Theil, S. 167 [33 Sep.])[2]) und in den „Myrmekophilen und Termitophilen" (S. 428 ff.) habe ich dies näher nachgewiesen und verweise deshalb auf jene Ausführungen.

Ferner treten manche mit der Symphilie in engster Beziehung stehende Anpassungscharaktere, z. B. die eigenthümlichen Büschel gelber oder rothgelber Haare, diese räthselhaften Exsudattrichome eines ätherischen Oeles, an denen die echten Ameisengäste von ihren Wirthen mit besonderer Vorliebe beleckt werden, bei Angehörigen der verschiedensten Coleopterenfamilien auf, völlig unabhängig von den natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen der betreffenden Symphilen. Wir treffen sie bei Staphiliniden, Clavigeriden, Gnostiden, Paussiden, Histeriden, Thorictiden, Scarabaeiden, Curculioniden und Endomychiden, und zwar an den verschiedensten Körpertheilen. Diese homologen Trichombildungen lassen sich weder durch Stammesverwandtschaft noch durch specifische Wachsthumsgesetze erklären, da sie in gleicher Weise in den verschiedensten Familien vorkommen, und zwar blos bei denjenigen Gattungen und Arten, welche als echte Gäste in der Gesellschaft von Ameisen leben. Sie sind Anpassungscharaktere im eigentlichsten Sinne des Wortes. Aber mit diesem Worte sind sie noch nicht ursächlich erklärt; es wird damit nur angedeutet, dass sie ihren Zweck in jener Symbiose haben, und dass wahrscheinlich auch ihre causa efficiens in derselben Richtung zu suchen ist. Die Selection konnte sich dieser Trichombildungen, dort wo sie auftraten, wohl bemächtigen und zu ihrer Weiterentwicklung beitragen; aber es erscheint unerlässlich anzunehmen, dass dieses Auftreten homologer Bildungen bei Käfern der verschiedensten Familien nicht zufällig war, sondern durch einen und denselben äusseren Entwicklungsreiz

---

[1]) Vgl. hierüber auch den Vortrag über „Mimétisme" von M. C. Piepers (Comptes-Rend. du IIIe Congr. internat. d. Zool., Leyden, 1896, p. 460—476).

[2]) In diesen „Verhandlungen", Jahrg. 1895.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

veranlasst wurde. Als diesen Entwicklungsreiz könnte man sich schliesslich wohl nur die häufige Beleckung der Gäste durch ihre Wirthe denken. Dieselbe beginnt bereits bei solchen Arten, welche, wie unser *Hetaerius ferrugineus*, einen Uebergang von der Synoekie zur Symphilie bilden und ausser der fettglänzenden rothgelben Symphilenfärbung nur zerstreute gelbe Börstchen von gewöhnlicher Bildung besitzen. Bei dem nordamerikanischen *Hetaerius tristriatus* sind die Trichome bereits zu typischen gelben Haarbüscheln auf dem Thorax verdichtet, und bei *Tylois trilunatus* aus Cayenne sind sie noch bedeutend stärker ausgebildet. Aber es ist andererseits sehr schwer einzusehen, wie die Beleckung der mit einem harten Chitinskelett ausgestatteten Käfer auf die Entwicklung jener Trichome wirken soll. Die Larven von *Atemeles* und *Lomechusa*, die doch ebenfalls von den Ameisen eifrig beleckt werden, besitzen ferner keine Spur von gelben Haarbüscheln. Wir stehen hier vor einem schwierig zu lösenden Räthsel.

Versucht man dagegen, die Entstehung jener Trichombildungen ohne die Hilfe eines bestimmten äusseren Entwicklungsreizes, blos durch die Selection zu erklären, so stösst man auf noch grössere Schwierigkeiten. Derartige Trichome kommen nämlich nur bei Symphilen vor und treten nirgendwo sonst zufällig einmal auf. Analoge, aber nicht homologe Trichombildungen begegnen uns allerdings auch bei anderen Insecten, aber in anderer Form und zu anderen Zwecken; z. B. in den Duftbüscheln mancher Lepidopteren, in den secundären sexuellen Auszeichnungen mancher Coleopterenmännchen, in den anscheinend biologisch indifferenten Fühlerpinseln mancher Cerambyciden, in besonders merkwürdiger Form aber in den Bestäubungsbürsten mancher anthophiler Coleopteren. Bei einigen Arten der Gattungen *Iulodis* (Buprestiden), *Trichostetha* (Cetoniden), *Eurhamphus* (Curculioniden) ist entweder die ganze Oberseite oder wenigstens der Körperrand mit groben oder feineren Haarbürsten besetzt, die sich ihrem Zwecke nach nur als Bestäubungsvorrichtungen für die von jenen Käfern besuchten Blüthen deuten lassen. Wie soll die Selection diese Trichome gezüchtet haben, deren Nutzen nur auf Seite der Pflanze ist, während sie für die Käfer selbst biologisch indifferent sind? Allerdings erscheint es fast ebenso undenkbar, wie äussere Entwicklungsreize, z. B. die Reibung bestimmter Körpertheile der Blumenbesucher an den Blüthenwänden, zur Entstehung derselben Veranlassung gegeben haben sollen.

Die Frage „cui bono", die wir bei allen Selectionsproblemen stellen müssen, hat aber für die Symphilie und deren Anpassungscharaktere noch bedenklichere Consequenzen. Wenn es bei Thieren hoch entwickelte Instincte gibt, deren Nutzen ausschliesslich anderen Thieren zu Gute kommt, während sie ihren Besitzern selbst positiven Schaden bringen, so kann die Naturzüchtung an der Entwicklung derselben jedenfalls keinen Antheil gehabt haben, weder in der Form von Personal- noch Germinalselection; denn sie musste jener Entwicklung positiv entgegenwirken. Man kann sich in diesem Falle auch nicht mit Weismann darauf berufen, dass die kleinsten Variationen in der betreffenden Entwicklungsrichtung nützlich gewesen sein

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

müssen, wenngleich wir ihren Nutzen nicht zu erkennen vermögen. Schon Darwin[1]) hat bemerkt, dass derartige Beispiele, wenn sie sich wirklich nachweisen liessen, die ganze Selectionstheorie erschüttern würden. Es scheint mir, dass die Symphilie nicht nur ein solches Beispiel, sondern deren viele bietet. Nachdem ich im Obigen das pro für die Selectionstheorie in den Erscheinungen der Myrmekophilie und Termitophilie objectiv dargelegt, wird man mir es nicht verübeln, wenn ich nun auch das contra in derselben Weise beleuchte.

Wem kommt die Symphilie, das echte Gastverhältniss, das zwischen Coleopteren und Ameisen (Termiten) obwaltet, zu Gute? Dass es für die Gäste von Nutzen ist, steht ausser Zweifel. Die Pflege und die Fütterung durch ihre Wirthe gewährt ihnen grosse Vortheile, und diese Vortheile werden ihnen gesichert durch die Annehmlichkeit, die sie durch den Besitz der genannten gelben Haarbüschel und anderer Anpassungscharaktere ihren Wirthen zu bieten vermögen. In manchen Fällen (*Atemeles* und *Lomechusa*) werden überdies die Larven der betreffenden Käfer von den Ameisen gleich den eigenen Larven, ja mit noch grösserer Sorgfalt, erzogen,[2]) wodurch die Zugehörigkeit der Gäste zu ihren Wirthen offenbar eine noch weit innigere wird. Wegen des grossen Nutzens, den die Symphilen aus ihrem Verhältniss zu ihren Wirthen ziehen, sind selbstverständlich auch alle ihre mit der Symphilie in Verbindung stehenden Anpassungscharaktere für sie selber nützlich. Die Symphilie ist aber ein gegenseitiges Verhältniss. Wir müssen daher fragen, ob sie auch dem anderen Theile, den Wirthen, einen Nutzen für die Erhaltung der Art bringe. Diese Frage ist nach den bisherigen Beobachtungsthatsachen verneinend zu beantworten. Die Annehmlichkeit, welche durch die Beleckung der echten Gäste dem Geschmack- und Geruchsinne der Wirthe geboten wird, oder die angenehme Bethätigung des Pflegetriebes, welche sich aus der Erziehung der Adoptivlarven ergibt, ist noch kein Nutzen. Im Gegentheile lässt sich gerade bei jenen Symphilen, deren Lebensweise wir bereits genauer kennen, der Nachweis führen, dass sie ihren Wirthen positiv schädlich sind. Sie entlarven sich als die unverschämtesten Brutparasiten, die unter einer liebenswürdigen Maske die schlimmsten und gefährlichsten Feinde der Ameisen sind.

Dass die Hetaeriini grossentheils von den Larven ihrer Wirthe sich nähren, ist durch die Beobachtungen von Lewis und mir festgestellt. Dasselbe ist auch für die *Paussus* nach Péringuey's Beobachtungen der Fall. Dass die *Claviger* namentlich an den grossen weiblichen Larven ihrer Wirthe zehren, habe ich häufig beobachtet, und A. Hetschko hat es bestätigt. Den grössten Schaden als Brutparasiten richten aber nach meinen Beobachtungen die Larven von *Atemeles* und *Lomechusa* an. In wenigen Tagen verzehren sie oft Hunderte und Tausende

---

[1]) Entstehung der Arten, 7. deutsche Aufl.; S. 317.

[2]) Diese für einen oberflächlichen Blick durchaus intelligenzähnliche Thatsache zeigt sich bei näherer Prüfung als das gerade Gegentheil eines Beweises für die Thierintelligenz. Im Anschluss an andere Adoptiverscheinungen im Thierreich habe ich dies in einer soeben erscheinenden Schrift „Vergleichende Studien über das Seelenleben der Ameisen und der höheren Thiere" (Freiburg, Herder, 1897) des Näheren nachgewiesen.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

von Eiern und jungen Larven der Ameisen in einer einzigen Colonie und vernichten manchmal die ganze gleichzeitig vorhandene Brut. Ueberdies veranlasst die Erziehung der *Atemeles* und *Lomechusa* in den *Formica*-Colonien die Entstehung einer krüppelhaften Zwischenform von Weibchen und Arbeiterin, die ich als Pseudogynen bezeichnete;[1]) dadurch wird die allmälige Degeneration der betreffenden Colonien herbeigeführt, da diese Individuen weder zur Fortpflanzung noch zu den Berufsgeschäften der Arbeiterinnen taugen. Für *Lomechusa strumosa* habe ich ihren ursächlichen Zusammenhang mit den Pseudogynen von *Formica sanguinea* durch eine bereits 250 Colonien dieser Ameise umfassende Statistik nachgewiesen.[2]) Für die Pseudogynen der übrigen *Formica*-Arten besteht ein ähnlicher Zusammenhang mit den betreffenden *Atemeles*-Arten, die bei ihnen ihre Larven erziehen lassen. Sehr interessant war mir daher auch eine briefliche Mittheilung meines Freundes Prof. Emery (Bologna), dass ihm ein pseudogynes Individuum einer Rasse von *Camponotus senex* Sm. aus Bolivien zugekommen sei. Die einzige bisher bekannte mittelamerikanische Art der *Lomechusa*-Gruppe, *Xenodusa Sharpi* Wasm., lebt nämlich gerade bei einer Rasse desselben *Camponotus*, bei *C. auricomus* Rog.

Der Schaden, den *Lomechusa strumosa* ihren normalen Wirthen zufügt, ist ein so bedeutender und so handgreiflicher, dass man unbedenklich sagen kann: wenn die Selection die auf die Pflege und Erziehung von *Lomechusa* bezüglichen Instincte der Ameisen gezüchtet hat, so hat sie gerade das Gegentheil von dem gethan, was sie als natürliche Zuchtwahl hätte thun sollen. Hieraus darf man wohl schliessen, dass die natürliche Zuchtwahl an der Entwicklung der Symphilie auf Seiten der Wirthe durchaus keinen Antheil haben kann.

Die Richtigkeit dieser Schlussfolgerung wird sich noch klarer aus der Prüfung einiger Einwände ergeben, die man gegen dieselbe machen könnte.

Die Hetaeriini sind durch die allen Histeriden eigene „Trutzgestalt“[3]) gegenüber den Angriffen der Ameisen vorzüglich geschützt. Sie konnten sich daher ihren Wirthen gewaltsam aufdrängen und als Brutparasiten in deren Nestern leben, ohne dass die Ameisen ihrerseits dieses Verhältniss zu befördern brauchten; auf diese Weise sind ja die Synechthren und Synoeken sämmtlich ihren Wirthen einseitig angepasst, ohne dass letztere einen Instinct zur gastlichen Pflege derselben besässen. — Diese ganz richtige Erwägung mag vielleicht eine Erklärung dafür bieten, wie die Hetaeriini ursprünglich in die Gesellschaft der Ameisen kamen; aber sie leben gegenwärtig thatsächlich in derselben nicht als feindliche,

---

[1]) „Die ergatogynen Formen bei den Ameisen und ihre Erklärung“ (Biolog. Centralbl., XV, 1895, Nr. 16 und 17). — Man muss die Thatsache dieses ursächlichen Zusammenhanges von der näheren Erklärung der Entstehungsweise der Pseudogynen unterscheiden. Erstere finde ich immer sicherer bestätigt, bezüglich letzterer dagegen habe ich meine früher im Biol. Centralbl. entwickelte Hypothese in manchen Punkten modificirt.

[2]) Dieselbe wird später veröffentlicht werden mit allen betreffenden Details, Versuchsmethoden u. s. w.

[3]) Vgl. hierüber „Die Myrmekophilen und Termitophilen“, S. 435 ff.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

widerwillig geduldete Eindringlinge (Synechthren), auch nicht als indifferent geduldete Gäste (Synoeken), sondern als echte Gäste (Symphilen), wenngleich manche hieher gehörige Arten einen gewissen Uebergang von der Synoekie zur Symphilie darstellen. Selbst *Hetaerius ferrugineus*, der keine ausgeprägten gelben Haarbüschel besitzt, wird von den Ameisen manchmal beleckt und bei Störung des Nestes im Maule fortgetragen und in Sicherheit gebracht; dieser Transport von *Hetaerius*, den auch E. Janson und Rupertsberger beobachtet haben, beweist mit Sicherheit das echte Gastverhältniss dieses Käfers. Durch die positive Zuneigung, welche die Ameisen für die Gäste hegen, wird letzteren die Ausübung ihres Brutparasitismus selbstredend erleichtert. Dieser Zuneigung hätte die Naturauslese entgegenwirken können, indem sie die entgegengesetzten Keimesvariationen bei den Ameisenweibchen als nützlich bevorzugte. Dass die Ameisen sich dieser Gäste entledigen könnten, wenn sie wollten, steht ausser Zweifel. In einem meiner Beobachtungsnester von *Formica sanguinea* wurde ein *Hetaerius*, den ich von *F. rufa* dorthin versetzt hatte, von den Ameisen aufgefressen. Sie hatten ihn bei der gewöhnlichen spielenden Behandlung dieses Gastes zufällig verwundet und vermochten nun bei der Beleckung der Wunde ihre Naschhaftigkeit nicht mehr zu zügeln.

Selbst von den Hetaeriini, die durch ihre Trutzgestalt unangreifbar scheinen, könnten somit die Ameisen sich befreien, wenn die Selection ihnen eine instinctive Abneigung gegen dieselben anzüchten würde. Noch klarer ist dies bei den Clavigeriden, den Paussiden und der *Lomechusa*-Gruppe, da dieselben keine Trutzgestalt besitzen. Die Selection hat aber thatsächlich keinen Schritt in dieser Richtung gethan. Sie hat im Gegentheile die instinctive Vorliebe der Ameisen für diese echten Gäste bis zu den höchsten Stufen der Symphilie sich entwickeln lassen, trotz des Schadens, der daraus für die betreffenden Wirthe erwachsen musste.

Aber vielleicht ist dieser Schaden nicht so gross, oder er wird durch irgend einen noch unbekannten Nutzen ausgeglichen, den jene echten Gäste ihren Wirthen bringen! — Auf diesen Einwand ist Folgendes zu erwidern: Selbst für den Fall, dass der den einzelnen Ameisencolonien durch den Brutparasitismus ihrer echten Gäste zugefügte Nachtheil nur ein geringer wäre, müsste dies nach den von Darwin und Weismann entwickelten Principien der Selectionstheorie genügen, um der Neigung zur Symphilie bei den Ameisen erfolgreich entgegen zu wirken. Wenn die kleinen Variationen des Instinctes durch kein inneres Entwicklungsgesetz geregelt sind, sondern in jeder beliebigen Richtung erfolgen und bis zu jedem beliebigen Grade gesteigert werden können, falls sie sich nur ein wenig nützlich erweisen, — dann musste es der natürlichen Zuchtwahl auch unschwer gelingen, die Entwicklung des Symphilie-Instinctes der Ameisen wenigstens zu verhindern; dass sie dieselbe nicht bewirken konnte, ist ohnehin bei dieser Voraussetzung klar.

Was den unbekannten Nutzen anlangt, den die Ameisen aus der Symphilie ziehen sollen, so ist dieses argumentum ex ignorantia deshalb hier nicht anwendbar, weil es wenigstens für die am besten bekannten Symphilen that-

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

sächlich feststeht, dass sie ihren Wirthen nicht nutzen, sondern schaden. Ein imaginärer, possibler Nutzen kann dieser Thatsache gegenüber nicht in Anrechnung kommen. Durch zahlreiche Beobachtungen und durch eine ausgedehnte Statistik habe ich es als völlig sicher nachgewiesen, dass *Lomechusa strumosa* die Colonien von *Formica sanguinea* schwer schädigt. Jene Colonien, welche keine Lomechusen halten, besitzen einen grossen Vortheil im Kampfe ums Dasein. Vom Standpunkte der Selection betrachtet, ist die Vorliebe dieser Ameise für *Lomechusa strumosa* somit eine unselige Leidenschaft, welche die Ameisen verführt, einem bösen Dämon zu huldigen, der ihnen in Gestalt eines Lichtengels erscheint. Oder, minder bildlich ausgedrückt: den Vortheil von der *Lomechusa*-Zucht haben blos die Lomechusen, die Ameisen haben nur den Schaden davon. *Lomechusa strumosa* spielt im Naturhaushalte die Rolle des Hemmschuhes, durch den die zu starke Vermehrung der Wirthsameise verhindert und das Gleichgewicht aufrecht erhalten wird. Nach diesen als sicher bekannten Thatsachen müssen wir aber auch das Verhältniss der übrigen Symphilen zu ihren Wirthen beurtheilen, wenigstens derjenigen, die gleich den *Lomechusa* Brutparasiten sind.

Man könnte vielleicht, um diese Schwierigkeit etwas zu vermindern, auf andere Erscheinungen des Brutparasitismus im Thierreich hinweisen, z. B. auf die Erziehung der Kuckucksbrut durch die Pflegevögel. Auch hier, so könnte man sagen, war eine Entwicklung des Brutparasitismus auf Seite des Parasiten ganz gut möglich, trotz des Nachtheils, der daraus für die betreffenden Wirthe erwuchs. Man möge jedoch nicht übersehen, dass die Adoption der Eier und Jungen des Kuckucks durch die Pflegevögel blos einen Specialfall des allgemeinen Brutpflegeinstinctes der Vögel darstellt. Ein besonderer Instinct zur Erziehung des Kuckucks ist bei keiner Vogelart vorhanden. Wir haben hier also den schon von Darwin berücksichtigten Fall, dass ein Thier aus dem Instincte eines anderen Thieres Nutzen zieht, ohne dass man deswegen behaupten könnte, dieser letztere Instinct gereiche blos dem fremden Thiere zum Vortheil. Ferner wehren sich die Pflegevögel meist energisch gegen die Belegung ihres Nestes mit dem Kuckucksei; sie haben gegen den alten Kuckuck eine instinctive Abneigung, obwohl sie seine Jungen vermöge des allgemeinen Brutpflegetriebes erziehen. Bei der Symphilie liegen die Verhältnisse jedoch ganz anders. Die Ameisen besitzen eine positive Zuneigung für ihre echten Gäste und einen besonderen Instinct zur Pflege dieser von den Ameisen und ihrer Brut durchaus verschiedenen Thiere. Allerdings hängen auch diese Symphilie-Instincte mit dem im ganzen Thierreiche verbreiteten Adoptionstriebe psychologisch zusammen; sie sind jedoch in ganz eigenen Richtungen weiter entwickelt. Wir dürfen nämlich, vom descendenztheoretischen Standpunkte aus, unbedenklich sagen: die echten Gäste der Ameisen und Termiten sind mit ihren Anpassungscharakteren **ein Züchtungsproduct ihrer Wirthe.**

Bei der Entwicklung der Anpassungscharaktere der Symphilen bethätigt sich neben der gewöhnlichen Naturauslese noch eine andere Form der Selection, eine instinctive Auslese von Seiten der Wirthe. Manche Eigenschaften der echten Gäste, z. B. die bedeutende Körpergrösse von *Lomechusa strumosa*, ihr verdickter

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Halsschildrand und die stämmigen, verdickten Schenkel sind bereits aus ersterer wenigstens theilweise erklärlich, weil sie die passive Widerstandsfähigkeit des Gastes gegen die oft sehr plumpe Behandlung von Seite der Wirthe erhöhen. Bei der Beobachtung der „internationalen Beziehungen" der *Atemeles*[1]) konnte ich mich wiederholt von der biologischen Wichtigkeit der höheren passiven Widerstandsfähigkeit von *Lomechusa* überzeugen. War ein *Atemeles emarginatus* oder *paradoxus* in einer Colonie von *Formica sanguinea* einmal endgiltig aufgenommen, so wurde er von dieser Ameise ebenso freundschaftlich behandelt, beleckt und gefüttert wie *Lomechusa strumosa*. Aber die kleinen Käfer vermochten die oft ziemlich gewaltsame naschhafte Beleckung von Seite der grossen, starken Ameise nur wenige Wochen auszuhalten; dann erlagen sie ihr und wurden schliesslich meist aufgefressen.

Diejenigen Anpassungscharaktere, welche die passive Dauerfestigkeit der Gäste im Verkehr mit ihren Wirthen bezwecken, sind jedoch von untergeordneter Bedeutung im Vergleich zu jenen, durch welche die Gäste eine instinctive Anziehungskraft auf ihre Wirthe ausüben. Die für ihre Wirthe angenehmsten Gäste werden von diesen am meisten bevorzugt, am besten gepflegt und gefüttert. In diese Classe von Anpassungscharakteren gehören beispielsweise die sämmtlichen Exsudattrichome und ähnliche Secretionsorgane der Symphilen; ferner die zum freundschaftlichen Verkehr mit den Wirthen geeignete Fühlerbildung der Gäste, und die active Mimicry, wodurch sie das Benehmen der Ameisen in der Aufforderung zur Fütterung nachahmen u. s. w. Vom phylogenetischen Standpunkte aus wird man dieser Classe von Anpassungscharakteren, welche auf die Symphilie als solche hinzielen, eine noch grössere Wichtigkeit beilegen müssen. Gegenüber diesen Anpassungscharakteren wurde aber von Seiten der Wirthe eine eigene instinctive Auslese geübt. Im Sinne der Selectionstheorie wird man dieselben daher als ein positives Züchtungsproduct des Symphilie-Instinctes der Wirthe ansehen müssen.

Schon bei einer früheren Gelegenheit[2]) wurde darauf aufmerksam gemacht, dass die wunderbare Mannigfaltigkeit, welche in der Fühlerbildung der Paussiden und Clavigeriden und in der Entwicklung der gelben Haarbüschel bei Angehörigen der verschiedensten Käferfamilien sich zeigt, erst durch die Annahme einer instinctiven Auslese von Seite der Wirthe einigermassen verständlich werde. Die Fühlerformen der echten *Paussus* übertreffen an unerschöpflichem Wechsel und an launenhafter Willkür der Gestalten und Ornamente vielleicht alle andere Formenmannigfaltigkeit im Thierreich; nur die secundären Sexualcharaktere der männlichen Lucaniden und Dynastiden könnten mit ihnen einen Vergleich aushalten. Wer eine reiche Sammlung von *Paussus* aus verschiedenen Welttheilen vor sich hat und die abenteuerlichen Fühlerformen dieser Thiere betrachtet, wird

---

[1]) Meine Beobachtungen und Versuche über die internationalen Beziehungen der *Atemeles* werden wahrscheinlich im Laufe dieses Jahres veröffentlicht werden als Fortsetzung meiner früheren Arbeiten über die internationalen Beziehungen der Ameisengäste (Biolog. Centralbl., XI [1891], Nr. 11; XII [1892], Nr. 18—21).

[2]) Die Myrmekophilen und Termitophilen, S. 426 und 427.

© Zool.-Bot. Ges. Österreich, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

unwillkürlich an die sonderbaren Schopfbildungen mancher unserer Hühner- und Taubenrassen erinnert, in denen die künstliche Zuchtwahl so hohe Erfolge erzielt hat. Ich wüsste nicht, wo im Thierreich Wirkungen einer instinctiven Selection zu finden wären, die eine so auffallende Aehnlichkeit besässen mit den Producten der durch bestimmte Geschmacksrichtungen geleiteten künstlichen Zuchtwahl. Und diese wunderbaren Anpassungscharaktere der Symphilen sind — im Sinne der Selectionstheorie — Züchtungsproducte eines Instinctes, welcher für die betreffenden Züchter nicht als nützlich, sondern als schädlich sich erweisen musste!

Das sind einige Gedanken zur Entwicklung der Symphilie. So schön die einschlägigen Erscheinungen, aus der Ferne betrachtet, mit den Principien der Selectionstheorie zu stimmen scheinen, so verhängnissvoll erweisen sie sich für dieselbe bei tieferer Prüfung. Man wird es daher begreiflich finden, wenn ich von der Allmacht der Naturzüchtung nicht überzeugt bin, und überhaupt den phylogenetischen Speculationen gegenüber eher einen kritischen als einen vertrauensseligen Standpunkt einnehme. Dass eine Entwicklung der Arten wie der Instincte stattgefunden habe, halte ich zwar, sowohl als Philosoph wie als Naturforscher, für wahrscheinlich. Bezüglich der Grenzen und der Ursachen dieser Entwicklung wird man jedoch um so skeptischer, je tiefer man in die phylogenetischen Erklärungsversuche eingeht.

Beiträge zur Kryptogamenflora des Riesengebirges und seiner Vorlagen.

Von

V. v. Cypers.

(Eingelaufen am 25. Februar 1897.)

Laubmoose.

I.

Zu den bryologisch best durchforschten Gebieten gehört das Riesengebirge, dies gilt in erster Reihe von dem schlesischen Antheil desselben und der gesammten Kammpartie, sodann den zunächst angrenzenden Theilen der Süd-, also österreichischen Seite. Die auf österreichischer Seite viel weiter als auf schlesischer Seite ausgebreitete Partie des Riesengebirges, soweit dieselbe dem Urgebirge angehört, noch mehr die dem Rothliegenden angehörenden Vorberge sind bryologisch viel weniger durchforscht, so dass viele Moose, die in Limpricht's Moosflora von Schlesien als im Riesengebirge verbreitet angegeben werden, im Gebiete der Südseite nur von wenigen oder selbst gar keinem speciellen Fundorte bekannt sind.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. Frueher: Verh.des Zoologisch-Botanischen Vereins in Wien. seit 2014 "Acta ZooBot Austria"

Jahr/Year: 1897

Band/Volume: 47

Autor(en)/Author(s): Wasmann Erich P.S.J.

Artikel/Article: Zur Entwicklung der Instincte. 168-183