Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses (Symphilie) bei den Ameisen- und Termitengästen.

(134. Beitrag zur Kenntnis der Myrmekophilen und Termitophilen.)

Von E. Wasmann S. J.

(Schluss.)

10. *Xenogaster inflata* Wasm. (Fig. 23 u. 24).

Diese interessante physogastre Aleocharine lebt in Südbrasilien (S. Catarina) in Gesellschaft von *Eutermes arenarius* Bates subsp. *fulviceps* Silv. und wurde mir von Herrn J. P. Schmalz aus mehreren Nestern jener Termite zugesandt. Ueber ihre Lebensweise habe ich kürzlich einige Beobachtungen von Schmalz mitgeteilt[1]). Sie lebt im Centrum der Nester, besonders in der königlichen Zelle, wo sie in Gesellschaft der Königin gefunden wurde. Den dicken Hinterleib trägt *Xenogaster* fast immer hochaufgerichtet, so dass er den Vorderkörper fast bedeckt. Bei *Xenogaster nigricollis* und den verwandten Gattungen *Termitoiceus*, *Termitoxophilus* und *Termitosius* Silv. beobachtete Silvestri[2]), dass diese Tiere mit ihrem aufgebogenen Hinterleibe die Termitenarbeiter häufig berühren und „liebkosen", während letztere die Aleocharinen ihrerseits beleckend putzen. Die Fütterung dieser Gäste aus dem Munde der Wirte konnte Silvestri nicht direkt konstatieren, sie folgt jedoch aus der Zungenbildung und der Physogastrie dieser Tiere indirekt.

Bisher habe ich vollständige Schnittserien von vier Weibchen und drei Männchen von *Xenogaster inflata* gemacht. Aus ihnen ergiebt sich, dass die Physogastrie bei beiden Geschlechtern in gleich hohem Grade entwickelt ist und auf der Hypertrophie des Fettkörpers und der Sexualdrüsen beruht, sowie (bei den jüngeren Individuen) auf der mächtigen kropfartigen Erweiterung des Vormagens. Bei einem älteren Weibchen füllen zwei riesige, fast kugelförmige Eier, von vorne nach hinten dicht nebeneinander liegend, den größten Teil der Hinterleibshöhle aus, so dass der Darm an die Rückenwand des Körpers dicht unter das stark entwickelte Vas dorsale zu liegen kommt. Bei einem älteren Männchen bilden die Hoden umfangreiche, mehrfach gewundene Schläuche, welche den Darm ebenfalls nach oben drängen, obwohl nicht so weit wie beim Weibchen. Auch der in den Hinterleib zurückgezogene Penis ist von relativ sehr bedeutender Größe. Bei den jüngeren Weibchen und Männchen, deren Eier resp. Hoden noch nicht so groß sind, erweitert sich der Darmkanal unmittelbar hinter

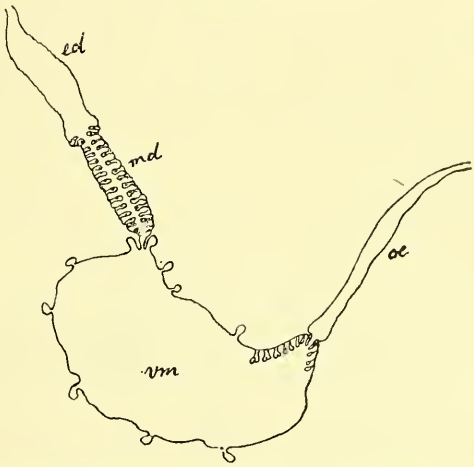
---

1) Species novae insectorum termitophilorum ex America meridionali (Tijdschr. v. Entom. XLV. 1902) p. 97.

2) Note preliminari sui Termitidi e termitofili sudamericani (Boll. Mus. Torino XVII. 1902 n° 419) p. 26.

dem Thorax, wo der Oesophagus mit einer beiderseits nach innen vorspringenden Falte schließt, zu einem mächtigen, kugelförmigen Vormagen, der innen mit resorbierenden Drüsen und außen mit ziemlich spärlichen, kurzen Divertikeln besetzt ist (vgl. Fig. 23) und oft die ganze vordere Hälfte des Hinterleibes ausfüllt, bis er in den kurzen, stark quergefalteten (innen dicht mit resorbierenden Drüsen besetzten) Mitteldarm übergeht, der ebenso wie der folgende Enddarm in gerader Linie in der Dorsalregion der Medianebene des Hinterleibes verläuft. Den Inhalt des Vormagens bildet eine äußerst feinkörnige, eosinophile Masse, die an den sekundären Dotter der Aphiden (Will) erinnert und wahrscheinlich den von den Ter-

Fig. 23.



Darmtraktus eines jungen Exemplars von *Xenogaster inflata* (38 : 1).
oe = Oesophagus; *vm* = Vormagen; *md* = Mitteldarm;
ed = Enddarm.

mitenarbeitern an die Gäste verfütterten Nahrungssaft der Speicheldrüsensekrete der Wirte darstellt. Der vordere und hintere Teil des Darmkanals von *Xenogaster* verläuft (bei den jüngeren Individuen) so schnurgerade, dass man gelegentlich auf einem einzigen medianen Sagittalschnitte (von 10 μ Dicke) den ganzen Darmtraktus übersehen kann (vgl. Fig. 23). Die Entwickelung des Vormagens bei den jungen *Xenogaster* ist eine so mächtige, dass man dieselben fast als lebende Futtertöpfe bezeichnen könnte, und es bleibt zu erwägen, ob dieselben im Haushalte der Termiten nicht vielleicht auch eine entsprechende Rolle spielen wie die zu „Honigtöpfen" herangezüchtete Arbeiterform von *Myrmecocystus melliger* und anderen „Honigameisen". Wegen seiner dünnen Wand und den nur spärlichen Drüsen des Wandepithels scheint der „Vormagen" von

Xenogaster funktionell mehr ein Reservoir der Nahrungsflüssigkeit (Kropf) als ein Verdauungsorgan derselben darzustellen.

Da nur ein einziges älteres Weibchen vorlag, das leider einer schon vor vielen Jahren erhaltenen Sendung angehörte und nicht so gut konserviert war, wie die Exemplare der späteren Sendungen, kann ich über die Viviparität[1]) von *Xenogaster* hier nur folgendes angeben. Von den beiden sehr großen Eiern ist das kaudalwärts gelegene, also am weitesten entwickelte, nicht größer, sondern etwas kleiner als das andere, welches die vordere Hälfte des Hinterleibes einnimmt. Die geringere Größe des älteren Eies kommt daher, dass es, wie man an den Sagittalschnitten verfolgen kann, lateralwärts an einer bestimmten Stelle sein Chorion verliert und daselbst an das Follikelepithel des Ovariums angewachsen ist; hier zeigt sich eine mehrschichtige Zone von Blastoderm(?)-Zellen, die sich in das Ei vorwölbt und den Dotter desselben an sich zu ziehen scheint, so dass das Ei hier gleichsam zusammenschrumpft. Ob wir es hier mit einer wirklichen Embryonalbildung zu thun haben, müssen spätere Untersuchungen an anderen, wo möglich noch älteren, Individuen zeigen.

Im folgenden sollen nur noch einige Resultate über das Exsudatgewebe und die Exsudatorgane von *Xenogaster* gegeben werden.

Als eigentliches, direktes Exsudatgewebe dient bei *Xenogaster* (ähnlich wie bei den *Orthogonius*-Larven, bei *Termitoxenia* und bei anderen physogastren Termitophilen mit vorwiegend membranösem Hinterleib) das Blutgewebe im engsten Sinne; da dieses jedoch ein Derivat des Fettgewebes ist, welches als Blutbildungsgewebe funktioniert, kann man auch das Fettgewebe als indirektes Exsudatgewebe von *Xenogaster* bezeichnen.

Das Fettgewebe (vgl. Fig. 24, *f*) bildet bei beiden Geschlechtern von *Xenogaster* eine mächtige periphere Schicht im Hinterleib, die sich auch zwischen die Organe bandförmig hineinzieht; auch auf der Dorsalseite des Prothorax und unter den Flügeldecken ist das Fettgewebe sehr stark entwickelt. Es besteht meist aus kompakten, badeschwamm- oder bandförmigen Syncytien, die wie das umgebende Blutgewebe von feinen Tracheenzweigen durchzogen werden. Die Zellgrenzen sind meist deutlicher erhalten als im gleichfalls mächtig entwickelten Fettgewebe von *Lomechusa* und *Atemeles*; auch ist es stärker cyanophil (für Haemalaunfärbung empfänglich) als bei letzteren, während das Blutgewebe nur eosinophil ist. Häufig trifft man bei *Xenogaster* auch Gruppen von scharfbegrenzten, großen Fettzellen, deren großer, runder Zellkern

1) Bei *Corotoca* ist dieselbe bereits von Schiödte konstatiert; wahrscheinlich ist sie bei den physogastren termitophilen Aleocharinen allgemeiner verbreitet.

rings um einige centrale dunkle Kernkörperchen eine fast strahlige Anordnung des Chromatins zeigt; in den Syncytien sind die Zellkerne meist von ähnlicher Struktur und Größe (ca. 8 μ im Durchmesser), nur selten sind sie degeneriert. Oenocyten finden sich im Fettgewebe nicht vor. Das Fettgewebe von *Xenogaster* ist sehr reich an kleinen bis mittelgroßen Vakuolen, welch letztere meist nur von der Größe der Fettgewebskerne sind und um letztere kreisförmig verteilt sind. Häufig zeigen sich Fetttröpfchen in den kleineren Vakuolen.

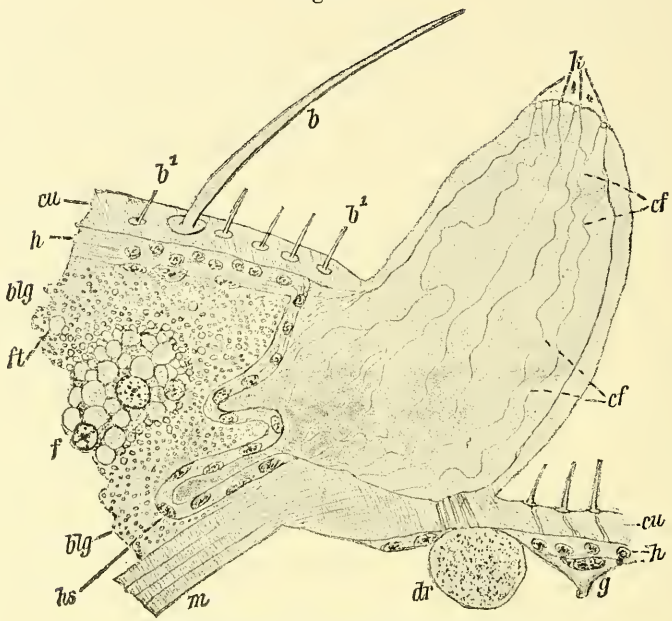
Das Blutgewebe (vgl. Fig. 24, *blg*) von *Xenogaster* ist sehr mächtig entwickelt und in innigem Zusammenhang mit dem Fettgewebe. Auf den lateralen Sagittalschnitten des Hinterleibes übertrifft das Blutgewebe meist alle anderen Gewebsarten zusammen an Ausdehnung. Die Ränder der Fettgewebslappen sind nämlich namentlich gegen die Hypodermis hin von breiten Zonen des Blutgewebes umgeben, welche das Fettgewebe von der Hypodermis trennen; hieraus ergiebt sich auch, weshalb das Blutgewebe als das direkte Exsudatgewebe von *Xenogaster* zu betrachten ist. Häufig zeigen sich die Ränder der hypodermalen Fettgewebslappen gleichsam aufgelöst, indem sie durch eine Schicht kleiner Fetttröpfchen (von 1—2 μ) allmählich in das Blutgewebe übergehen (vgl. Fig. 24). Die Blutkörperchen sind von verschiedener Größe, die größten selten 0,5—1 μ, die meisten kleiner. Sie sind untereinander durch fast unsichtbare Fädchen gewöhnlich zu unregelmäßigen, weitläufig traubenförmigen Gruppen vereint, so dass das Blutgewebe wie eine äußerst zart und fein verästelte Pilzgewebswucherung aussieht. Bei manchen Individuen ist übrigens die Blutmasse viel feinkörniger als bei anderen. Bei einem Männchen bildete sie namentlich in der Umgebung des Vas dorsale eine völlig homogene, äußerst fein granulierte Zone, in welcher auch bei den stärksten Vergrößerungen (Zeiss Apochrom. 2.0, 1.30) die einzelnen Blutkörperchen nicht mehr deutlich zu erkennen waren.

Aeußere Exsudatorgane. Spezialisierte gelbe Haarbüschel sind auf dem Hinterleibe von *Xenogaster* nicht vorhanden. Die längeren und kürzeren Haare, welche auf dem Hinterleibe stehen, erwiesen sich auf den Schnittserien als Sinneshaare. Die größeren gelben Borsten, die wohl hauptsächlich als Reizborsten bei der Beleckung anzusehen sind, stehen hauptsächlich am Hinterrande der Chitinschilder der Segmente, nahe der Grenze, wo letztere in die membranösen Zwischenbänder übergehen. Diese membranösen Zwischenbänder sind namentlich an den Körperseiten stärker oder schwächer nach außen vorgestülpt und bilden hier „Exsudatknospen", welche die eigentlichen äußeren Exsudatorgane von *Xenogaster* sind (vgl. Fig. 24 a).

Diese Exsudatknospen (Fig. 24) sind rein membranös, ihr

Außenrand jedoch ziemlich dick, besonders gegen die Spitze der Knospe, und ausgesprochen eosinophil, während die unten zu besprechenden Kutikulafältchen des Innern der Knospe cyanophil sind oder bei schwächerer Färbung farblos bleiben. Der äußerste Außenrand der Knospe ist wiederum farblos und äußerst fein gekerbt, hunderte von fast unsichtbaren, dicht nebeneinander liegenden Spitzchen bildend. Das obere Ende der Knospe ist von einem

Fig. 24.



Exsudatknospe von *Xenogaster inflata.*
(Zeiss Apochr. 2.0, 1.30 × Compensoc. 4; (500 : 1).
cu = Chitinöse Kutikula; *h* = Hypodermis; *hs* = zurückgezogener Hypodermisstrang der Exsudatknospe; *cf* = Kutikulafältchen des Lumens der Exsudatknospe; *k* = Hautkanäle der Spitze der Exsudatknospe; *m* = Muskelbündel; *g* = Ganglienzelle; *dr* = Drüsenzelle? *blg* = Blutgewebe; *f* = Fettgewebe; *ft* = Fetttröpfchen im Blutgewebe; *b*, *b*¹ = Sinnesborsten.

System feiner weißer Porenkanälchen durchbohrt, oder auch (wie in Fig. 24) von einer geringeren Zahl weiterer Kanälchen mit fast kegelförmigem Lumen. Die Innenwand der Kutikula der Exsudatknospe besitzt keine Matrixschicht (Hypodermis), sondern diese ist zu einem Basalseptum zurückgezogen, welches das Lumen der Exsudatknospe von dem blutführenden Hinterleibslumen abgrenzt. Diese Zurückziehung der Hypodermis ist sicherlich kein zuälliges Artefakt, da sie stets vorhanden ist und zudem manchmal in einer Form, welche die Möglichkeit eines Artefaktes ausschließt, indem

sie einen straff gespannten Strang darstellt, der nur die Hälfte der Länge der Kutikula der Exsudatknospe besitzt. Die Loslösung der Hypodermis von der Innenwand der Exsudatknospe scheint daher ein normales Vorkommnis zu sein, das im Beginne des Imagostandes erfolgen muss, da ich es auch bei jüngeren Individuen bereits überall vollendet fand. An die hornige Kutikula der Basis der Exsudatknospe inseriert sich ein kräftiges Muskelbündel, das durch eine Reihe feiner membranöser Sehnen in die Kutikula hinein sich fortsetzt. Da an demselben Muskelbündel ein Nervenstrang endigt, wird die willkürliche Verengerung und Erweiterung des Lumens der Exsudatknospe ermöglicht. Im Innern der Exsudatknospe zeigt sich ein von der hornigen Kutikula der Basis ausgehendes System von äußerst zarten, gewundenen oder selbst ver-

Fig. 24 a (Photogramm).

Medialer Sagittalschnitt durch ein junges Männchen von *Xenogaster inflata*, um die Verteilung der Exsudatknospen (*e*) zu zeigen (30 : 1).

schlungenen Hautfältchen, welche schließlich in die Porenkanäle der Spitze der Exsudatknospe verlaufen (vgl. Fig. 24, *cf*). Unmittelbar hinter dem Hypodermisstrang, der das Lumen der Exsudatknospe vom Hinterleibslumen scheidet, liegen dichte Massen von Blutgewebe und hierauf von Fettgewebe (Fig. 24, *f*, *blg*). Blutkörperchen fand ich unter normalen Verhältnissen (wo keine Zerreißung jenes Stranges stattgefunden), nur selten und vereinzelt im Innern der Exsudatknospe vor; das Exsudat dieser Knospen scheint daher ein Element der Blutflüssigkeit zu sein, das durch den Hypodermisstrang gleichsam filtriert wird.

Als sekundäres Element des Exsudates kommt vielleicht noch das Produkt von großen, kugelförmigen, eosinophilen, fein und dicht gekörnten Zellen (Fig. 24, *dr*) in Betracht, welche ich für Drüsenzellen zu halten geneigt bin, obwohl ich ein Bläschen in ihnen nicht konstatieren konnte; auch einen Kern fand ich in ihnen

nicht vor. Diese Zellen liegen in kleinen Gruppen im Hinterleibsraum, dicht an der hornigen Basis der Exsudatknospe; wie letztere metamer sich wiederholt, so auch erstere[1]). Die Chitinwand, welche diese Zellen von der Exsudatknospe trennt, zeigt einige feine senkrechte Porenkanälchen. Ob diese Zellen mit dem Exsudat in Beziehung stehen, ist übrigens noch zweifelhaft; mehrmals fand ich sie etwas oberhalb der Exsudatknospe, so dass ihr Sekret nicht in letztere münden konnte. Ferner stehen diese großen kugelförmigen Zellen in inniger Beziehung zu Ganglienzellen des an der Hypodermis verlaufenden Nervenstranges (vgl. Fig. 24, *g*), so dass man an ihrem Charakter als Drüsenzellen zweifeln kann; und wenn es auch Drüsenzellen sind, so kann ihr Sekret vielleicht bloß dazu dienen, die Kutikula an den Verbindungsstellen der Segmente, wo die Exsudatknospen stehen, geschmeidig zu erhalten.

Echte Drüsenzellen fand ich bei *Xenogaster* außer den zum Darmtraktus und zum Fortpflanzungssystem gehörigen Drüsen überhaupt nur in Form von Analdrüsen vor, deren Drüsenbüschel an den beiden Seiten der Hinterleibsspitze stehen.

11. *Termitoxenia* Wasm.

Diese merkwürdige Dipterengattung zählt bisher 5 Arten[2]), von denen 3 der Untergattung *Termitoxenia sensu stricto* angehören (*T. Havilandi* aus Natal, *T. Heimi* und *Assmuthi* aus Ostindien), 2 der Untergattung *Termitomyia* (*T. mirabilis* aus Natal und *T. Braunsi* aus dem Oranjefreistaat). Da über die anatomischen und entwickelungsgeschichtlichen Eigentümlichkeiten von *Termitoxenia* bereits an anderer Stelle kurz berichtet wurde[3]) und zudem in der Zeitschr. f. wiss. Zool. der Gegenstand noch eingehender behandelt werden soll, beschränke ich mich hier auf einige Angaben bezüglich der Exsudatorgane. Es sei noch bemerkt, dass *Termitoxenia* zugleich zu den echten Gästen (Symphilen) und den Brutparasiten ihrer Wirte gehört.

Aeußere Exsudatorgane. Auf dem Hinterleib sind keine spezialisierten äußeren Exsudatorgane vorhanden, indem die Kutikula desselben membranös ist. Sie trägt längere gelbe Borsten, die an der Basis einen Sinneskegel zeigen, als Tastborsten fungieren und als Reizborsten bei der Beleckung auch für die Absonderung des

---

1) In dieser Beziehung erinnern sie an die manchmal metamer sich wiederholenden Oenocyten, mit denen sie übrigens sonst nichts gemein haben.

2) Vgl. *Termitoxenia*, ein neues flügelloses, physogastres Dipterengenus aus Termitennestern. I. Teil (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 67, 4. 1900). II. Teil (Ibidem Bd. 70, 2. 1901). Ferner *Termitoxenia Assmuthi* in Zool. Jahrb. System. Bd. 17, 1. Heft, S. 151 u. Taf. 5, Fig. 4.

3) Zur näheren Kenntnis der termitophilen Dipterengattung *Termitoxenia*. (Verhandl. d. V. internat. Zoologenkongresses 1902, S. 852—872).

Exsudates von Bedeutung sind. Außerdem trägt die Kutikula des Hinterleibs zahlreiche mikroskopisch kleine, gekrümmte Härchen, die wohl ursprünglich Schutzhaare sind, zugleich aber auch als Verdunstungstrichome dienen. Bei starker Vergrößerung und homogener Immersion fand ich die Kutikula, die zwar membranös, aber besonders auf dem vorderen Dorsalteil des Hinterleibs erheblich dick ist, von feinen hellen Querstreifen durchsetzt, die ich für Porenkanäle des Hautskeletts halte.

Der Vorderkörper von *Termitoxenia* hat eine harte, dicke, chitinisierte Kutikula; hier sind spezialisierte äußere Exsudatorgane vorhanden. Das hauptsächlichste ist die Hinteraströhre der den Flügeln morphologisch gleichwertigen Appendices thoracales. Sie stellt ursprünglich (bei *T. mirabilis*) ein durchaus tracheenähnliches Hautrohr dar, bei welchem jedoch (wegen der Ausstülpung aus der Körperwand) die Reihenfolge der Schichten die umgekehrte ist von jener der Tracheenstämme. Gegen das obere Ende der Hinteraströhre findet sich eine Gruppe von 4—5 großen, von einer Membran verschlossenen Poren, welche die eigentliche Exsudatregion der Appendixröhre darstellen. Die Basis der Hinteraströhre entspringt im hinteren Teil des Mesothorax und steht daselbst in offener Verbindung mit dem blutführenden pleuralen Hohlraum des Körpers. Auch das Lumen der Hinteraströhre selbst ist mit feiner Blutmasse erfüllt, die sich gegen die Exsudatporen hin körnig verdichtet.

Als Exsudatorgan des Kopfes dient wahrscheinlich die Stirngrube von *Termitoxenia*; dieselbe zeigt unterhalb einer trichterförmigen Vertiefung eine Gruppe von drüsenähnlichen Fettzellen, die von Blutmassen umspült sind.

Exsudatgewebe. Als solches ist bei *Termitoxenia* wie überhaupt bei den physogastren Termitengästen direkt das Blutgewebe zu betrachten, nur indirekt das Fettgewebe als Blutbildungsgewebe. Dies zeigt sich namentlich an der Hinteraströhre des Appendix thoracalis (siehe oben). Im Hinterleibe sind die hypodermalen Fettzellbänder großenteils von mehr oder minder ausgedehnten Blutzonen umgeben. Ueber die eigentümliche Beschaffenheit der Fettzellen von *Termitoxenia*, über ihre Beziehung zu den Perikardialzellen und ihre Verwandtschaft mit Drüsenzellen habe ich bereits an anderer Stelle aufmerksam gemacht (vgl. die Anmerkung 3 auf der vorigen Seite).

12. Vergleich der defensiven Analdrüsen mit den symphilen Exsudatdrüsen.

Zum Vergleich der insbesondere von Dierckx eingehend beschriebenen Analdrüsen der Carabiden, Paussiden, Staphyliniden etc.

mit dem adipoiden Drüsengewebe von *Chaetopisthes*, *Paussus*, *Claviger* etc. seien hier nur folgende Punkte kurz erwähnt.

1. Der biologische Zweck dieser beiden Drüsengewebsarten ist ein völlig verschiedener, ja diametral entgegengesetzter. Die Analdrüsen dienen als Verteidigungswaffen gegen Feinde, die Exsudatdrüsen als Anlockungsmittel, um die gastliche Behandlung der betreffenden Käfer durch ihre Wirte zu sichern, ebenso wie bei anderen Symphilen das massig entwickelte Fettgewebe (*Lomechusini*) oder das massig entwickelte Blutgewebe (physogastre Termitophilen; z. B. *Xenogaster*, *Orthogonius*-Larven, *Termitoxenia*) diesem Zwecke dient.

2. Dementsprechend ist bei den Analdrüsen und den Exsudatdrüsen auch die Natur des Drüsensekretes eine verschiedene; im ersteren Falle eine übelriechende oder an der Luft gasförmig explodierende Flüssigkeit, im letzteren Falle dagegen ein mit den Produkten des Fettgewebes verwandtes öliges Sekret. Diese Verschiedenheit kommt auch in dem verschiedenen Verhalten beider Drüsenarten gegenüber den Farbstoffen einigermaßen zum Ausdruck. Das Protoplasma der Zellen des adipoiden Drüsengewebes verhält sich hierin viel ähnlicher dem Fettgewebe, dem auch die wabige und oft von Vakuolen durchsetzte Struktur des Spongioplasmas sich häufig nähert.

3. Da bei den defensiven Analdrüsen eine größere Menge des Drüsensekrets plötzlich ausgestoßen werden muss, leiten diese Drüsen ihr Sekret durch einen gemeinsamen Kanal zunächst in ein eigenes, mit einem Ejakulationsapparat verbundenes Reservoir. Bei dem symphilen Drüsengewebe fehlen dagegen die letzteren Vorrichtungen, da ihr Sekret nur in Form eines Exsudates ausgeschieden wird.

4. Aus demselben biologischen Grunde besitzt auch der Bau der Drüsenkomplexe selber eine höhere Konzentration bei den defensiven Analdrüsen als bei den symphilen Exsudatdrüsen; letztere lassen ihre Zusammensetzung aus einzelligen Hautdrüsen viel deutlicher erkennen, und zudem findet sich meist dieselbe Form von secernierenden Zellen, aus denen die betreffenden Pseudoacini bestehen, überdies in derselben Körperregion noch in Form von isolierten einzelligen Hautdrüsen vor.

13. Schlussbemerkung über die Entwickelung der Symphilie.

Eine Zusammenfassung der Resultate des speziellen Teiles dieser Studie wurde bereits im allgemeinen Teile (II. S. 67—72) gegeben. Derselbe enthält auch die Grundzüge der Entwickelung der Symphilie vom vergleichend morphologischen Standpunkte.

Hier möchte ich nur noch einige ergänzende Bemerkungen zu einer früheren Arbeit in dieser Zeitschrift[1]) beifügen, welche die psychologische Seite der Entwickelung der Symphilie behandeln. In seinen interessanten „biologischen Studien über algerische Myrmekophilen“[2]) glaubt nämlich mein geschätzter Kollege Escherich, ich hätte zwei neue Elemente in die Entwickelung der Symphilie eingeführt, „die in Wirklichkeit gar nicht existieren dürften“, nämlich den „Symphilieinstinkt“ und die „Amikalselektion“ (S. 656).

Bezüglich des Symphilieinstinktes hatte ich daselbst hervorgehoben, dass derselbe zwar in seiner psychologischen und stammesgeschichtlichen Wurzel mit dem Brutpfleginstinkt der Ameisen (resp. Termiten) zusammenfalle, aber keineswegs mit demselben identisch sei, sondern eine Spezialisierung desselben auf ganz bestimmte, neue Objekte darstelle, die im Laufe der Stammesgeschichte erfolgte und zum Erbgut der betreffenden Ameisenart oder Ameisenrasse wurde; so z. B. der Instinkt von *Formica sanguinea* zur Pflege und Larvenerziehung von *Lomechusa strumosa*, während *F. rufibarbis* den *Atemeles paradoxus*, *F. fusca* den *Atemeles emarginatus* pflegt und erzieht. Escherich macht hiegegen geltend, es handle sich hiebei bloß um eine Auslösung des allgemeinen Brutpflegetriebes der Ameisen durch den Geruch der Käfer und ihrer Larven. Dass Geruchswahrnehmungen bei der Auslösung des Adoptionsinstinktes, den die Ameisen gegenüber diesen Tieren bethätigen, in hervorragendem Maße beteiligt sind, ist auch meine Ansicht; aber eine reflektorische Auslösung des Brutpflegetriebes infolge des Geruches jener Käfer und ihrer Larven genügt keineswegs zur Erklärung der Thatsachen. Die scharfsichtigen *Formica*-Arten vermögen diese Gäste mittelst des Gesichtssinnes als Wesen zu erkennen, die von ihnen und ihrer Brut verschieden sind; in meinen Beobachtungen und Versuchen über die internationalen Beziehungen von *Lomechusa* und *Atemeles* fand ich zahlreiche Beweise hiefür. Ferner weicht die Behandlung der Käfer von derjenigen der Ameisenbrut ganz wesentlich ab; so werden z. B. die *Atemeles* von ihren Wirten nach Ameisenart, nicht nach Larvenart gefüttert. Wir müssen daher annehmen, dass die betreffenden Ameisenarten eine instinktive Neigung zur Pflege dieser Käfer und ihrer Larven besitzen, obwohl sie dieselben von ihrer eigenen Brut zu unterscheiden vermögen. Daher muss die erbliche Neigung der Ameisen zur Pflege bestimmter

1) Giebt es thatsächlich Arten, die noch in der Stammesentwickelung begriffen sind? Zugleich mit allgemeineren Bemerkungen über die Entwickelung der Myrmekophilie und Termitophilie und über das Wesen der Symphilie, (Bd. XXI, 1901, Nr. 22—23), Teil III u. IV.

2) Biol. Centralbl. XXII, 1902, Nr. 20—22.

Symphilenarten zum mindesten als eine besondere Modifikation des Brutpflegeinstinktes betrachtet werden, die sich von dem allgemeinen Brutpflegetriebe im Laufe der Stammesentwickelung differenziert hat. Deshalb sind wir auch berechtigt, ja sogar genötigt, von besonderen „Symphilieinstinkten" zu sprechen. Dass die Ameisen bei der Behandlung genannter Käferlarven häufig einen Missgriff begehen, indem sie dieselben nach der Einbettung aus der Erde wieder hervorziehen, beweist nur, dass der Symphilieinstinkt in diesem Punkte nicht vollkommen entwickelt ist. Das war auch phylogenetisch unmöglich; denn die pseudogynenhaltigen Kolonien, in denen jene Adoptivlarven meist richtig behandelt werden, sind für die Stammesentwickelung der Wirtsart bereits ausgeschaltet, weil sie keine fortpflanzungsfähigen Weibchen mehr produzieren.

Bezüglich der „Amikalselektion" sucht Escherich zu zeigen, dass sie von der Naturalselektion nicht verschieden sei. Sie ist aber trotzdem von ihr verschieden; denn letztere besteht nur in dem bloßen Ueberleben des Passendsten, ist also rein negativer Natur; erstere beruht auf einer positiven Auslese von Seite der Ameisen, welche die ihnen angenehmeren Gäste instinktiv bevorzugen. Sie ist daher von der Naturalselektion ebenso gut verschieden wie die Sexualselektion Darwins. Gegen letztere könnte man ferner den Vorwurf des Anthropomorphismus erheben, indem sie den Tieren ästhetische Gefühle als Motive der Auswahl unterlegt. Gegen die Amikalselektion gilt dieser Einwand nicht, weil es sich bei ihr nur um die Bevorzugung der sinnlich angenehmeren vor den minder angenehmen Individuen handelt, also um rein instinktive Momente. Der Vergleich der Amikalselektion mit der vom Menschen ausgeübten bewussten Zuchtwahl (Züchtung der Haustierrassen) kann daher gar nicht zu anthropomorphen Missverständnissen führen, wenn man solche nicht hineinzulegen beabsichtigt. Ferner zeigen die von Escherich daselbst mit der *Lomechusa*-Zucht verglichenen Fälle von der „Züchtung" des Parasiten *Sitaris* durch *Anthophora* sowie von der „Züchtung" der *Nepenthes*-Kannen zu Lockfallen, in denen die besuchenden Insekten ertrinken, in Wirklichkeit gerade die Verschiedenheit der Naturalselektion von der Amikalselektion.

Escherich hat ebendaselbst (S. 661) auch zu Gunsten der Naturalselektion den Satz aufgestellt, die Selektion könne erst dann auf die Beseitigung der *Lomechusa*-Pflege bei den Ameisen hinwirken, „sobald einmal die Existenz der Art durch *Lomechusa* wirklich gefährdet ist". Weismann hat jedoch in seinen „Vorträgen über Deszendenztheorie" (Bd. I, S. 121ff.) es als völlig irrtümlich bezeichnet, „wenn man eine Verbesserung der Existenzlage einer Art durch Naturzüchtung nur dann für

möglich hält, wenn dieselbe in ihrem Bestand schon bedroht ist". In der That muss, den Prinzipien der Selektionstheorie zufolge, jeder noch so geringe Vorteil bezw. Nachteil im Kampfe ums Dasein bereits genügen, um der Selektion den erforderlichen Angriffspunkt zur Züchtung oder zur Elimination der betreffenden Eigenschaft zu bieten; denn mit Anknüpfungspunkten von geringem Selektionswert muss ja jeder Selektionsprozess nach der Zuchtwahltheorie angefangen haben, weil er sonst niemals angefangen haben könnte, wenn kleine Variationen nicht bereits selektionsfähig wären. Hieraus folgere ich: die Naturzüchtung musste von jeher jene Kolonien von *Formica* (bezw. die Keimesanlage jener *Formica*-Weibchen) bevorzugen, welche keine oder nur eine geringere Neigung zur *Lomechusa*-Zucht hatten; daher konnte die Neigung zur *Lomechusa*-Pflege niemals zu einem erblichen Gemeingut ganzer Species werden, wie sie es thatsächlich doch geworden ist. Dass die Ameisen in den *Lomechusini* — und vielleicht noch in manchen anderen ihrer Symphilen — thatsächlich „ihre schlimmsten Feinde selber züchten", scheint mir daher auch heute noch in offenbarem Widerspruche mit der „Allmacht der Naturzüchtung" zu stehen.

Auf die phylogenetische Entwickelung der *Lomechusini* und des betreffenden Symphilieinstinktes ihrer Wirte kann hier nicht weiter eingegangen werden. Bei den „internationalen Beziehungen" der *Atemeles*-Arten wird sich Gelegenheit geben, hierauf zurückzukommen, da wir auf Thatsachen, nicht aber auf theoretische Spekulationen unsere Hypothesen zu bauen haben.

Mein Kollege Escherich fasst ferner auch in seiner neuesten Abhandlung das echte Gastverhältnis als ein einseitiges Verhältnis auf, das nur den Gästen zu gute komme; ich dagegen fasse die Symphilie als ein wirkliches Gastverhältnis, und daher als ein wechselseitiges (reciprokes) Verhältnis auf, und ich glaube, dass diese Auffassung allein den Thatsachen entspricht; denn die Gäste bieten ja ihren Wirten eine Gegenleistung für die Pflege, die sie erhalten, und diese Gegenleistung besteht in dem Exsudate, das sie ausscheiden. Wenngleich die Wirte keinen Vorteil im Kampfe ums Dasein von der Pflege ihrer Gäste und von der Pflege der Brut derselben haben, so haben sie doch eine hohe instinktive Annehmlichkeit von jener Gastpflege; sonst würden sie ihre echten Gäste ja ebensowenig „pflegen" als ihre indifferent geduldeten Einmieter!

Escherich begründet seine Auffassung damit, dass auf Seite der Wirte niemals morphologische Anpassungscharaktere an das echte Gastverhältnis sich finden, sondern bloß auf Seite der Gäste. Dies beweist jedoch gar nichts gegen die biologische

Wechselseitigkeit der Symphilie; denn auch bei der Trophobiose ist ganz dasselbe der Fall; und doch bringt die Pflege der Blattläuse, Schildläuse, Honigraupen u. s. w. den Ameisen selber einen großen Nutzen, ja sie ist sogar vielfach ihre Hauptnahrungsquelle. Trotzdem besitzt keine einzige Ameisenart besondere morphologische Anpassungscharaktere an die Trophobiose, sondern diese Anpassungscharaktere finden sich auch hier bloß auf Seite der von den Ameisen besuchten und gepflegten Nutztiere!

Biologische Anpassungen sind jedoch auch auf Seite der Wirte vorhanden, sowohl bei der Trophobiose als bei der Symphilie, und zwar bei beiden Verhältnissen in ganz ähnlicher Weise: gerade so wie z. B. die Gattung *Formica* im Laufe ihrer Phylogenese den erblichen Instinkt erworben hat, die Larven der *Lomechusini* gleich der eigenen Brut zu erziehen, so haben auch manche *Lasius*-Arten im Laufe der Phylogenese den erblichen Instinkt erworben, die Eier bestimmter Aphiden in ihren Nestern aufzubewahren und die jungen Larven dann auf ihre Nährpflanzen zu tragen. Auch hier handelt es sich nur um eine Spezialisierung des allgemeinen Brutpflegeinstinktes der Wirte, aber um eine Spezialisierung in bestimmter phylogenetischer Richtung. Diese biologischen Anpassungscharaktere der Wirte dürfen wir aber für unsere Frage ebensowenig außer acht lassen, als die morphologischen Anpassungscharaktere der Gäste. Das echte Gastverhältnis ist daher als ein reciprokes Verhältnis aufzufassen.

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Vorbemerkungen	63
II. Anatomisch-histologische Resultate	67
III. Spezieller Teil	195
1. *Lomechusa strumosa* F., Imago	195
2. *Atemeles emarginatus* Payk., Imago	200
3. *Lomechusa strumosa* F., Larve	201
4. *Claviger tectaceus* Preyssl.	201
5. *Hetaerius ferrugineus* Ol.	207
6. *Paussus cucullatus* Westw.	232
7. *Chaetopisthes Heimi* Wasm.	261
8. *Orthogonius Schaumi* Chaud.	270
9. Larven von *Orthogonius Schaumi* Chaud. u. *Horni* Wasm.	271
10. *Xenogaster inflata* Wasm.	298
11. *Termitoxenia* Wasm.	304
12. Vergleich der defensiven Analdrüsen mit den symphilen Exsudatdrüsen	305
13. Schlussbemerkung über die Entwickelung der Symphilie	306

Druckfehlerberichtigung.

S. 204 Zl. 5 von oben lies Immersion statt Immusion; S. 205 Zl. 36 von oben lies dieses statt diese; S. 245 unter Fig. 14a lies Drüsenzellengruppe statt Düsenzellengruppen; S. 248 Anm. 2 Zl. 3 lies Java statt Jena; S. 270 Zl. 3 von unten lies Glyptus statt Glypus.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: 23

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

Artikel/Article: Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses (Symphilie) bei den Ameisen- und Termitengästen. 298-310