© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

M.F. = Müller'sche Kolossalfasern.
N.F. = Nervenfaser (Dendrit).
N.Z. = Nervenzelle.
o—z. = Orte von Nervenzellen und Faserursprüngen.
P.Fl. = Pigmentfleck.
S.Str. = Seitenstränge.
S.Z. = Sehzelle.
$S.Z._1$ u. $_2$ = Desgleichen.
V. = Ventral.
V.G.M. = Ventrale gelatinöse Masse.
V.Str. = Vorderstränge.
V.W. = Vordere Wurzel.
I. = Edinger'scher Nerv.
II. = Bisheriger Nerv I.

Die Ameisen und Blattläuse in ihren gegenseitigen Beziehungen und das Zusammenleben von Lebewesen überhaupt.

Eine biologische Skizze.

Von Privatdozent A. Mordwilko.

(Schluss.)

Während nun *Lasius flavus*, welcher in Freiheit vielleicht niemals von Blattläusen der Gattung *Stomachis* Nutzen zieht, sich deren Eier annimmt, wenn ihm solche vorgelegt werden, beachtet *Lasius brunneus*, welcher ausschließlich auf Kosten von *Stomachis*-Arten lebt und letztere durch Gewölbe aus faulem und zerkrümeltem Holz von der Außenwelt isoliert, die Eier der Blattläuse, welche man ihm in der Gefangenschaft vorlegt, nicht im geringsten. Ich hielt diese Ameisenart (*L. brunneus*) in einem Reagenzglas, in welches ich auch Eier von *Stomachis* legte, bemerkte jedoch kein einzigesmal, dass die Ameisen sich in irgend welcher Weise um diese Eier gekümmert hätten, selbst dann, wenn die Eier dem Licht ausgesetzt waren, während sie doch die Läuse selbst nicht am Licht belassen hätten. Allein diese Ameisen bedürfen auch keiner besonderen Fähigkeit, sich um die Blattlauseier zu kümmern, indem die Eier der von ihnen kultivierten Blattläuse in den Gängen der Ameisen selbst abgelegt werden, wo die im Frühjahr ausschlüpfenden Blattläuse denn auch anfangen zu saugen, zu wachsen und sich zu vermehren; dabei werden diese Eier an Orten abgelegt, wo ihnen keine Gefahr droht.

Zum Schluss muss noch auf die Eigenschaft einiger Ameisen hingewiesen werden, den geflügelten Individuen der von ihnen besuchten Blattläuse die Flügel abzubeißen.

Schon Huber[1]) hatte beobachtet, dass die Ameisen sich ihrer Nahrung wegen auch an geflügelte Blattläuse wenden, obgleich dies in weniger beharrlicher Weise geschieht. Allein es versteht sich

1) Huber, P. l. c., pp. 165—166.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

von selbst, dass die Flügel bei den Blattläusen, indem sie deren Hinterleib dachförmig bedecken und häufig mehr oder weniger beträchtlich über das Hinterleibsende hinausragen, den Ameisen bedeutende Schwierigkeiten bei der Erlangung der flüssigen Exkremente von den Blattläusen in den Weg legen müssen. Augenscheinlich um ein solches Hindernis zu beseitigen, beißen nun einige Ameisenarten den Blattläusen die Flügel ab. Eine solche Fähigkeit besitzt *Lasius niger* und vielleicht auch die gelben Ameisen: *flavus* und *umbratus*. Lichtenstein beobachtete, wie schwarze Ameisen (wahrscheinlich *L. niger*) geflügelten *Schizoneura corni*, welche auf die Wurzeln von Gramineen herübergeflogen waren, die Flügel abbissen[1]); E. Bogdanoff fand geflügelte *Trama troglodytes* mit abgebissenen Flügeln in Nestern von Ameisen[2]); ich selbst fand geflügelte Weibchen von *Aphis piri-farfarae* und *Schizoneura corni-venusta* (Anfang Sommers, an den Wurzeln von Gewächsen) sowie von *Trama radicis* (in der zweiten Hälfte des Sommers und Anfang Herbst) mit abgebissenen Flügeln. Allein die Flügel werden nicht immer von den Ameisen abgebissen; so trifft man nach meinen Beobachtungen geflügelte Weibchen von *Aphis farfarae* und *Schizoneura corni* nur im Anfang des Sommers mit abgebissenen Flügeln an, während die später an Wurzeln angetroffenen Blattläuse ganze Flügel besitzen. Wahrscheinlich lässt sich dieser Umstand dadurch erklären, dass die Ameisen die Flügel der geflügelten Individuen von Blattläusen nur in dem Fall abbeißen, wenn sie es vorzugsweise mit diesen zu tun haben, d. h. wenn die ungeflügelten Blattlausweibchen aus irgend welchem Grunde nicht in größerer Anzahl aufgetreten sind, was im Anfang des Sommers (an Wurzeln) bei *Aphis farfarae* und *Schizoneura corni* der Fall ist.

Hiermit wollen wir unsere Betrachtungen über die Beziehungen der Ameisen zu den Blattläusen beschließen. Wir sahen, dass die Ameisen von den Blattläusen einen beträchtlichen Nutzen ziehen und dass einige Ameisenarten hohe Fähigkeiten in der Pflege der Blattläuse und sogar ihrer Eier erworben haben. Wir wenden uns nunmehr der Frage zu, ob auch die Blattläuse irgend einen Nutzen von den Ameisen haben, und wenn dies der Fall ist, welcher Art dieser Nutzen ist. Indem wir diese Frage beantworten, entscheiden wir damit gleichzeitig noch eine andere Frage, — und zwar: zu welcher Kategorie von Erscheinungen gehören die gegenseitigen Beziehungen zwischen den Ameisen und Blattläusen?

Wie schon weiter oben erwähnt wurde, gibt es Arten von Blattläusen, welche sogar bei der Abwesenheit von Ameisen Exkrementtröpfchen an ihren perianalen Härchen zurückhalten, obgleich

1) Annales Soc. Entom. France, 5. sér., T. X, 1880, Bulletin, p. CIII.

2) Bogdanoff, E. Die in Petrowsko-Razumowskoje vorkommenden Blattläuse (Vorl. Mitteil., Russisch). Moskau, p. 13.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

es für sie in diesem Fall zweifelsohne vorteilhafter wäre, dieselben von sich zu spritzen, indem diese Tröpfchen, namentlich beim Austrocknen, mehr oder weniger klebrig sind. Es unterliegt keinem Zweifel, dass die erwähnte Eigentümlichkeit der Blattläuse (*Stomachis*, *Trama*, *Pentaphis*, *Pemphigus caerulescens*, *Aphis farfarae* u. a.) einzig und allein auf den Besuch dieser Blattläuse durch Ameisen berechnet ist. Bei den durch Ameisen besuchten Blattläusen sind die perianalen, dabei an dem äußersten Hinterleibsende angebrachten Härchen überhaupt mehr oder weniger gut ausgebildet (Fig. 3), und nur an diesen Härchen können die Exkrementtröpfchen aufgehalten werden, besonders zu der Zeit, wo die Blattläuse von den Ameisen besucht werden (Fig. 4f.). Bei den von Ameisen nicht besuchten Blattläusen dagegen sind die perianalen Härchen nur sehr schwach oder fast gar nicht ausgebildet, wie bei *Pemphigus bursarius*. Infolgedessen sind alle diese Blattläuse der Fähigkeit beraubt, Exkrementtröpfchen am Hinterleibe zurückzuhalten. Außerdem besitzen einige der genannten Blattläuse am Hinterleibsende, über der Analöffnung einen mehr oder weniger langen Fortsatz — ein Vorsprung des letzten (Anal-)Segments des Hinterleibs (sogen. Schwänzchen) (Fig. 2 u. 2a). Dieser Fortsatz bildet an und für sich ein großes Hindernis für die Ameisen bei dem Auflecken der Exkrementtröpfchen, selbst für den Fall, dass bei den betreffenden Blattläusen Perianalhärchen vorhanden wären. Andere der von Ameisen nicht besuchten Blattläuse scheiden an der Oberfläche des Hinterleibes einen wachsartigen Staub oder selbst eine mehr oder weniger lange Wolle ab, welche zum Teil in Staubform von oben herab auf die Exkrementtröpfchen fällt und diese letzteren vielleicht dadurch für die Ameisen ungenießbar macht; vielleicht aber steht auch die Ausscheidung von Wachs in Gestalt von Wolle oder Staub an der Oberfläche des Körpers in irgend welchem Zusammenhang mit einer etwas abweichenden Zusammensetzung der Exkremente bei den betreffenden Blattläusen; jedenfalls besteht die erstmals von dem Verf. (1894—95) konstatierte Tatsache, dass alle solche Blattläuse von Ameisen nicht besucht werden[1]).

Nach allem, was oben gesagt worden ist, wird man kaum annehmen können, dass die hier besprochenen Eigentümlichkeiten im

1) Es ist von Interesse, dass die einer Wachsbestäubung entbehrenden grünen Fundatrices von *Aphis padi* Kalt. nach meinen Beobachtungen mehr oder weniger eifrig von Ameisen (so z. B. von *Lasius niger*) besucht werden, während zwischen den mehr oder weniger bestäubten Generationen dieser Fundatrices nur selten Ameisen angetroffen werden. Allein die auf Gräser migrierten Generationen von Blattläusen, wo sie früher unter dem Namen *Aphis avenae* Fabr. bekannt waren (vgl. Mordwilko, 1897, 1901) sind zwar nicht bestäubt, werden aber doch fast gar nicht von Ameisen besucht. Diese Erscheinung lässt sich aber vielleicht durch irgend welche besonderen Ursachen erklären, z. B. durch den hier erschwerten Besuch von Ameisen oder dgl. m.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Bau und in den Instinkten der von Ameisen besuchten Blattläuse sich vollständig unabhängig von dem Besuch der Blattläuse durch Ameisen herausgebildet haben; alles weist im Gegenteil darauf hin, dass sich diese Eigentümlichkeiten bei den Blattläusen einzig und allein zum Zweck einer intensiveren Anlockung der Ameisen herausgebildet haben, und dass aus diesem Grunde der Besuch durch Ameisen von großem Vorteil für die Blattläuse sein muss.

Forel hat zuerst eine richtige Darstellung von dem Nutzen gegeben, welchen die Blattläuse aus dem Besuch der Ameisen ziehen, indem er darauf hinwies, dass „l'alliance entre les fourmis et les pucerons consiste en un échange de bons services, car les fourmis protègent leur bétail contre ses nombreux ennemis, soit contre les larves de coccinelles, de diptères etc.[1])." Später stellte der Botaniker Büsgen auch unmittelbare Beobachtungen darüber an, wie die Ameisen den Kampf mit einigen die Blattläuse räuberisch überfallenden Insekten aufnehmen, und zwar mit den Larven von Marienkäferchen (*Coccinellidae*), den schwerfälligen Larven gewisser Fliegen (*Syrphidae*) und den Larven der Blattlauslöwen (*Chrysopa*)[2]).

Die hier aufgezählten Feinde der Blattläuse gehören zu den allergefährlichsten für diese Insekten: diese Räuber leben ausschließlich auf Kosten der Blattläuse, welche sie in ungeheuren Mengen vertilgen. Hierauf hat seinerzeit bereits Réaumur[3]) hingewiesen:

„L'histoire des Pucerons nous a appris qu'il y en a tant d'Espèces, et si prodigieusement fécondes, qu'on doit être étonné que toutes les feuilles et toutes les tiges des plantes, des arbustes et des arbres n'en soient point couverts: mais lorsqu'on observe ces petits animaux, on voit bientôt ce qui les empêche de se multiplier excessivement; on trouve parmi eux d'autres insectes de plusieurs Classes, de plusieurs Genres et de plusieurs Espèces différentes, qui ne semblent naître que pour les dévorer, et entre lesquels il y en a de si voraces, qu'on est surpris ensuite que les Pucerons, malgré leur grande fécondité, puissent suffire à les nourrir."

Außer den oben erwähnten, ausschließlich auf Kosten dieser Insekten lebenden Blattlausfeinden, gibt es auch noch andere Feinde derselben, und zwar sowohl unter den Insekten (Ohrwürmer[4]), Wanzen der Gattung *Anthocoris*, Sandwespen u. a. m.) als auch unter anderen Tierklassen, so z. B. unter den Spinnen und den Vögeln, welche neben anderer Beute oder Nahrung überhaupt auch Blattläuse verzehren. Es gibt außerdem noch Parasiten, welche

---

1) Forel, A. l. c., p. 421.

2) Büsgen, M. Der Honigtau. 1891, p. 80.

3) Réaumur, A. R. Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes. T. III, 2. Partie, 1738, mém. XI, p. 110.

4) Mordwilko, A. Zur Biologie der Blattläuse der Unterfamilien *Aphididae* und *Pemphigidae* (Russisch). Warschau 1896, pp. 105, 139.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ebenfalls auf Kosten der Blattläuse leben und zwar oft nur von diesen, wie z. B. einige kleine Schlupfwespen u. a. m. Im vorliegenden Fall interessieren uns jedoch im wesentlichen nur die früher erwähnten Feinde der Blattläuse, von welchen letztere in ganz besonders beträchtlicher Menge vertilgt werden, und gegen welche die Blattläuse demnach ganz besonders des Schutzes bedürfen, mag dieser Schutz nun durch Eigentümlichkeiten der Organisation und durch ihre Gewohnheiten geboten werden, oder durch etwas anderes. Es erweist sich nun, dass die Ameisen den Blattläusen einen ganz hervorragenden Schutz gegen Feinde gewähren, vor allem natürlich die kriegerischen und fleischfressenden Ameisenarten. Diese letzteren greifen andere Insekten an und töten dieselben nach Möglichkeit, während sie den Blattläusen selbst, von welchen sie ihre Nahrung beziehen, nicht den geringsten Schaden zufügen. In Nadelwäldern trifft man an Trieben und Stämmen von Kiefern häufig *Lachnus*-Arten, bald zu Kolonien vereinigt, bald fast vereinzelt an, welche eifrig von Ameisen, namentlich von *Formica rufa* besucht werden; es erweist sich nun, dass diese Blattläuse fast gar keinen Angriffen durch Feinde ausgesetzt sind. Ende Juli beobachtete ich in einem Kiefernwald in der Umgebung von Warschau auf Eichenzweigen ansehnliche Kolonien der großen, rasch laufenden Blattlaus *Dryobius roboris* L., welche eifrig von Ameisen der Art *Formica rufa* besucht wurden. Unter den Blattläusen fand ich keinen einzigen Feind. Von Interesse war das Gebahren der Ameisen auf den Zweigen. Bereits bei der geringsten Beunruhigung derselben bogen sie ihren Hinterleib in der Richtung nach dem vermutlichen Feinde und spritzten Tropfen von Ameisensäure aus, welche, indem sie Gesicht und Hände des Beobachters trafen, eine ziemlich unangenehme Empfindung hervorriefen. An einem Orte beobachtete ich die glänzend-schwarzen *Lasius fuliginosus*, welche mehrere Arten von Blattläusen besuchten, und zwar *Lachnus taeniatoides mihi* auf den Trieben einer Kiefer, *Myrus cerasi* Fabr. unter den Blättern der Kirsche, *Aphis frangulae* Koch und einige andere Arten; alle diese Blattläuse waren frei von Feinden, während *Myrus cerasi*, *Aphis frangulae* und andere Arten gewöhnlich stark von diesen letzteren zu leiden haben.

In jenen Fällen, wo die Ameisen um die von ihnen besuchten Blattläuse aus Erde gefertigte und andere Bauten (gedeckte Gänge und Hütten) errichten, und auf diese Weise die Blattläuse von der Außenwelt abschließen, schützen sie dieselben schon dadurch vor deren verschiedenen Feinden, und zwar sowohl vor räuberischen Insekten als auch vor Parasiten. *Lasius brunneus* bringt den von ihm kultivierten Blattläusen der Gattung *Stomachis* sogar einen größeren Nutzen als *Formica rufa* oder *Lasius fuliginosus* den von ihnen besuchten Blattläusen — obgleich letztere Ameisenarten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

fleischfressend und kriegerisch sind, *L. brunneus* dagegen eine ängstliche und ruhige Art darstellt, welche so schwach ist, dass sie im Kampf mit dem braunen *Lasius niger* sofort den Kürzeren zieht: *Lasius brunneus* isoliert nämlich die von ihm kultivierten Blattläuse fast gänzlich von der Außenwelt.

Allein die unkriegerischen Ameisenarten, welche Blattläuse an offenen Stellen besuchen, wie z. B. *Formica fusca*, *Lasius alienus* und selbst der mehr oder weniger tapfere *Lasius niger* bringen den Blattläusen verhältnismäßig wenig Nutzen durch den Schutz dieser letzteren vor Feinden, indem sie solchen wenig oder fast gar keine Beachtung schenken. So fand ich häufig Blattläuse der Arten *Aphis sambuci* L., *evonymi*, *papaveris* Fabr. (*papaveris* oder *rumicis* L.[1]) auf Kräutern), welche von *Lasius niger* aufgesucht wurden und dennoch der Vertilgung durch Larven von Syrphiden und Marienkäferchen, sowie durch die Käfer dieser Art anheimfielen. Nach den Beobachtungen von Büsgen nimmt jedoch auch *L. niger* den Kampf mit den Larven von Syrphiden und *Chrysopa* auf.

An den Wurzeln der Pflanzen sind die Blattläuse fast gänzlich von den Angriffen seitens ihrer Feinde — mögen es nun räuberische Insekten oder Parasiten sein — verschont. Von welcher Art ist nun wohl der Nutzen, welchen die Wurzelläuse von den sie besuchenden Ameisen ziehen? Diesen Läusen können die Ameisen schon aus dem Grunde nützlich sein, weil sie die Blattläuse von ihren Exkrementen befreien, welche andernfalls (infolge ihrer Klebrigkeit) sowohl die Blattläuse selbst, wie auch deren Behausungen verunreinigen könnten. Allein einen bedeutend größeren Nutzen bringen die Ameisen den Blattläusen dadurch, dass sie für diese letzteren neue Wurzelteile und unterirdische Pflanzenteile überhaupt, an welchen dieselben saugen, von Erde reinigen und bloßlegen und sogar die Blattläuse nach neuen für das Saugen geeigneten Plätzen hinüber transportieren. Wir haben bereits oben gesehen, wie die Ameisen *Lasius umbratus* und *flavus* in Reagenzgläsern Gänge um Pflanzenteile anlegen und wie sie die Blattläuse in die Erde schleppen, wenn man eine von Blattläusen bewohnte Pflanzenwurzel aus dem Boden zieht. Augenscheinlich sind die Ameisen dazu befähigt, das Gleiche auch im Freien unter natürlichen Lebensbedingungen auszuführen. Wahrscheinlich schließen die Ameisen bei dem Überwintern der Wurzelläuse diese letzteren in besser vor ungünstigen äußeren Bedingungen geschützte Orte in der Erde ein, zum Teil vielleicht sogar in ihre eigenen Behausungen.

---

1) Es ist von mir festgestellt worden, dass *A. evonymi* von dem Spindelbaum auf Kräuter (*Papaver*, *Vicia faba*, *Rumex*, *Rhoeum*, *Lappa* u. s. w.) migriert, auf welchen sie unter dem Namen *A. papaveris* Fbr und *rumicis* L. bekannt war. Zur Biologie und Morphologie der Blattläuse. (Russisch.) T. I, 1897, pp. 19—21; T. II, 1901, pp. 56—57.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Diejenigen Ameisen (*Lasius flavus*), welche die Eier von Blattläusen in ihre unterirdischen Behausungen einsammeln und ihnen hier Pflege angedeihen lassen, erweisen den betreffenden Blattlausarten einen ganz bedeutenden Nutzen, indem die Eier der Blattläuse im Freien vielen ungünstigen Bedingungen ausgesetzt sind, namentlich vor dem Beginn des Winters und nach Verlauf dieses letzteren; bei dem Beginn des Frühjahrs ist dies auch in bezug auf die aus den Eiern ausgeschlüpften Larven der Begründerinnen von neuen Blattlauskolonien der Fall.

Im Zusammenhang mit dem Umstand, dass verschiedene an freiliegenden Pflanzenteilen von Ameisen besuchte Blattlausarten schon durch diesen Besuch allein vor Überfällen verschiedener räuberischer Feinde geschützt sind, können wir uns auch jene Eigentümlichkeit dieser Blattläuse erklären, die in dem Fehlen gewisser Schutzmittel des Organismus, sowie in den Lebensgewohnheiten besteht, welche umgekehrt bei den von Ameisen nicht besuchten Arten vorhanden sind. Als ein spezielles Organ gegen Überfälle von räuberischen Feinden dienen bei vielen Blattläusen die sogen. Dorsalröhrchen (Fig. 2), welche früher irrtümlicherweise als Saftröhren aufgefasst und auch so bezeichnet wurden, in Wirklichkeit aber nicht einen süßen, von den Ameisen benützten Saft ausscheiden, sondern runde Kügelchen einer besonderen wachsähnlichen Substanz. Diese letztere ist bei dem Austritt aus den Röhrchen flüssig, erstarrt aber an der Luft sehr rasch[1]). Es ist klar, dass, wenn die Blattlaus einem ihrer Feinde mit dieser Ausscheidung die Kiefern oder den vorderen Teil des Kopfes einschmiert, sie diesem damit eine große Unbequemlichkeit verursacht, indem diese Ausscheidung rasch auf den Kiefern oder auf dem Kopf des sie überfallenden Feindes trocknet; dieser letztere wird nun gezwungen sein, sich auf irgend welche Weise von der Substanz zu befreien, wozu wiederum eine gewisse Zeit erforderlich ist. Dazu kommt, dass die langen Röhrchen der Blattläuse mehr oder weniger beweglich sind, was in direktem Zusammenhang mit der erwähnten Funktion steht. Diese Röhrchen sind besonders stark bei denjenigen Blattläusen entwickelt, welche nicht von Ameisen besucht werden und auch auf keine andere Weise vor den Überfällen ihrer Feinde geschützt sind, wie z. B. bei den Gattungen *Siphonophora* (Fig. 2 u. 2a), *Rhopalosiphum* u. a. m. Bei denjenigen Blattläusen dagegen, welche von Ameisen besucht werden und vor allem bei denjenigen Arten, welche diesen Besuch in besonders starkem Maße erhalten, sind die dorsalen Röhrchen verhältnismäßig schwach entwickelt.

Außer den mit mehr oder weniger gut entwickelten Röhrchen

1) Büsgen, M. (1891); Mordwilko, A. (1894—95).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

versehenen Blattläusen gibt es auch noch solche Gattungen und Arten, bei welchen diese Röhrchen nur sehr schwach entwickelt oder aber durch Höckerchen, ja sogar durch einfache Öffnungen an Stelle der nicht zur Entwickelung gelangten Höckerchen ersetzt sind (Fig. 1 u. 3). Endlich gibt es Gattungen und Arten von Blattläusen, bei welchen jegliche den Röhrchen entsprechenden Gebilde gänzlich fehlen. Viele solcher Blattläuse werden von Ameisen besucht, andere wiederum nicht. Wenn nun aber die Dorsalröhrchen bei einigen Gattungen und Arten von Blattläusen verhältnismäßig stark entwickelt sind, indem sie ein Organ darstellen, welches diesen letzteren Schutz gegen räuberische Feinde gewährt, so drängt sich die Frage auf, warum denn solche Röhrchen nicht auch bei anderen Gattungen und Arten von Blattläusen zur Entwickelung gelangt sind, welche den Röhrchen entsprechende Höckerchen besitzen und im Falle des Nichtbesuchtwerdens von Ameisen ebenfalls von seiten räuberischer Feinde bedroht erscheinen könnten?

Vor allem muss hierbei berücksichtigt werden, dass den Überfällen von Feinden namentlich diejenigen Blattläuse ausgesetzt sind, welche dicht aneinandergedrängt, d. h. in großen Kolonien leben, indem nur solche Blattläuse den wenig beweglichen fußlosen Syrphidenlarven und sogar den zwar mit Füßen versehenen, aber immerhin (weil ungeflügelt) zu rascherer Bewegung unfähigen Larven von Coccinelliden und *Chrysopa* genügende Nahrung verschaffen können. Aus diesem Grunde bedurften die gedrängt lebenden Blattläuse ganz besonderer spezieller Schutzorgane gegen Angriffe durch räuberische Feinde, und deshalb eben sind bei vielen gedrängt lebenden Blattläusen (*Siphonophora*, *Rhopalosiphum* und anderen Gattungen) die Dorsalröhrchen stark entwickelt. Außerdem zeichnen sich viele derartige Blattläuse durch die Befähigung aus, sich leicht zur Erde fallen zu lassen, andere durch die Fähigkeit, ziemlich rasch zu laufen[1]); hierzu kommt bisweilen noch, wie bei *Drepanosiphum*, *Callipteroides* u. a., eine größere Beweglichkeit und leichterer Flug.

Viele der mit Höckerchen statt Röhrchen versehenen Blattläuse leben einzeln — und sind schon aus diesem Grunde den Überfällen durch ihre Feinde weniger ausgesetzt (viele *Callipterus*-Arten, alle *Drepanosiphum*-Arten, einige Arten der Gattungen *Chaitophorus*, *Rhopalosiphum* u. a. m.); andere Blattläuse dagegen leben in mehr oder weniger dicht abgeschlossenen Behausungen, so z. B. in verschiedenartigen Gallen, wo sie ebenfalls für ihre Feinde fast unzugänglich sind; einige Arten endlich finden Schutz vor ihren Feinden

1) Die Mittel und Wege, womit die Blattläuse sich gegen ihre verschiedenartigen Feinde schützen, sind von mir in ausführlicher Weise in meiner Arbeit „Zur Biologie und Morphologie der Blattläuse" (Russisch). T. II. 1901, pp. 398—461 (Sep.) und speziell 438—452 behandelt worden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at
durch besonderen Körperbau, welcher bisweilen von geringer Körpergröße begleitet wird (so z. B. die Sommerlarven von *Chaitophorus testudinatus* und *aceris* unter und auf den Blättern der Ahornarten), durch sehr geringe Größe der Individuen gewisser Generationen (die Geschlechtsindividuen der Pemphigidae auf der Rinde verschiedener Baumarten), durch übereinstimmende Körperfärbung mit der Färbung der bewohnten Oberfläche u. s. w. In Anbetracht dessen, dass viele der hier angeführten Blattlausarten bei ihrer verhältnismäßig geringen Körpergröße vereinzelt leben, erweisen sie sich für die Ameisen als ebenso minderwertig, wie auch für die Feinde der Blattläuse, indem sie denselben nicht eine genügende Menge von Nahrung bieten können, obgleich ihre Exkremente den Ameisen von mehr oder weniger bedeutender Annehmlichkeit sein würden. Gänzlich unzugänglich sind den Ameisen die in Gallen lebenden Blattläuse. Die in offenen Kolonien wohnenden Blattläuse dagegen werden größtenteils in stärkerem oder geringerem Maße von Ameisen besucht, so z. B. *Vacuna betulae* Kalt., verschiedene Arten der Gattungen *Chaitophorus*, *Cladobius*, *Callipterus* u. a. m., und sind dank den Ameisen in genügender Weise vor Angriffen räuberischer Feinde geschützt. Einige große, mit Höckerchen statt der Röhrchen versehene Blattläuse leben zwar fast vereinzelt, wie z. B. *Lachnus pineus mihi* (Fig. 1) u. a. m., werden aber doch durch Ameisen besucht, was sich natürlich dadurch erklären lässt, dass bei diesen Blattläusen auch einzelne Individuen den Appetit der Ameisen in genügender Weise stillen können. Abgesehen von den Ameisen bietet diesen Blattläusen auch ihre rasche Fortbewegungsweise Schutz vor Angreifern.

Es muss jedoch die Tatsache hervorgehoben werden, dass gewisse mit wachsabscheidenden Höckerchen ausgerüstete oder solcher gänzlich entbehrende Blattlausarten (welche demnach eines der Mittel der Verteidigung gegen Feinde beraubt sind), zwar in offenen Kolonien leben, aber nicht von Ameisen besucht werden. Hierher gehören z. B. *Phyllapis fagi*, *Lachnus pineti*, *Pemphigus nidificus* und *xylostei*, *Schizoneura lanigera* u. a. m. Obgleich diese Blattläuse eine reichliche Wachswolle oder Staub ausscheiden, so dass der Nichtbesuch durch Ameisen in dieser Hinsicht bis zu einem gewissen Grade erklärlich ist, so erscheint es doch unbegreiflich, dass diese Blattläuse — als in Kolonien lebend und daher den Angriffen räuberischer Feinde ausgesetzt — dennoch nicht die Fähigkeit erworben haben, Ameisen anzulocken. Man wird annehmen müssen, dass diese Blattläuse auf irgend welche besondere Weise gegen beträchtliche Vernichtung durch Feinde geschützt sind. Sollte es nicht die reichliche Wachswolle sein, welche hierbei eine Rolle spielt? Es ist bekannt, dass im allgemeinen die am stärksten mit Wachs bedeckten Arten den Angriffen von Feinden

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at
am wenigsten ausgesetzt sind. Vielleicht spielen hier aber auch noch irgend welche bisher unbekannte Gründe eine Rolle. Um solche andere Ursachen zu illustrieren, halte ich es für nötig, auf eine meiner Beobachtungen an Ohrwürmern hinzuweisen: während diese Ohrwürmer von Wachswolle bedeckte *Pemphigus spirothecae* Pass. gierig aufzehrten, ließen sie Individuen von *Trama radicis*, welche ich ihnen ebenfalls anbot, fast gänzlich unbeachtet.

Außer den räuberischen Insekten besitzen die Blattläuse noch Feinde aus der Zahl der Parasiten; insbesondere haben sie von kleinen Schlupfwespen zu leiden, welche ihre Eier in den Körper der Blattläuse ablegen. Allein gegen diese Feinde können die Ameisen den Blattläusen keinen Schutz gewähren; aus diesem Grunde weisen die von Ameisen besuchten wie auch die von ihnen nicht besuchten Blattläuse gewisse gemeinsame Eigentümlichkeiten im Bau und in den Lebensgewohnheiten auf, welche ihnen Schutz vor den Schlupfwespen gewähren.

Wir wissen nunmehr, welch wirksamer Schutz gegen Feinde den Blattläusen von den sie besuchenden Ameisen gewährt wird und zwar besonders von den kriegerischen und sarkophagen Arten dieser letzteren. Wenn dem aber so ist, dann muss die Frage aufgeworfen werden, warum sich die Fähigkeit, Ameisen heranzulocken, nicht bei allen Blattläusen und nicht einmal bei allen koloniebildenden und offenlebenden Arten derselben, herausgebildet hat, während sich bei den Gattungen *Siphonophora*, *Rhopalosiphum*, *Hyalopterus*, sowie einigen anderen — in Gestalt eines langen Fortsatzes (sogen. Schwänzchen) am Hinterleibsende (Fig. 2) — sogar eine Eigentümlichkeit des Baues entwickelt hat, welche gleichsam ausschließlich darauf gerichtet ist, den Ameisen das Ablecken der Exkrementtröpfchen dieser Blattläuse unmöglich zu machen?

Wahrscheinlich spielte bei den ersten Entwickelungsvorgängen in den gegenseitigen Beziehungen der Ameisen und Blattläuse die Qualität und der Charakter der Exkremente verschiedener Blattläuse eine gewisse Rolle[1]). Sind die Exkremente der Blattläuse mehr oder weniger verlockend für die Ameisen, so dass die Blattläuse imstande waren, starke und fleischfressende Ameisen anzulocken, so wird es für sie außerordentlich vorteilhaft, sich einen beständigen und eifrigen Besuch solcher Ameisen zu sichern; so haben sich denn schließlich als Ergebnis der natürlichen Auslese, d. h. des Überlebens der den gegebenen Umständen am besten angepassten Individuen oder Tierformen, bei einigen Blattläusen

1) Dafür, dass die Zusammensetzung der Exkremente bei den verschiedenen Blattläusen eine verschiedene ist, spricht nach Büsgen schon der Umstand, dass die Exkremente der einen Blattlausarten das Material zur Entwickelung von „Rustaupilzen" abgeben, die Exkremente anderer Arten dagegen fast gar nicht (Büsgen, M., 1891, p. 80).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at
Eigentümlichkeiten des Baus und der Lebensgewohnheiten herausgearbeitet, welche fast ausschließlich auf einen Besuch dieser Formen durch Ameisen berechnet sind. Wenn dagegen die Exkremente der Blattläuse nicht besonders verlockend für die Ameisen erschienen, so waren sie natürlich nicht dazu angetan, diese letzteren stark anzulocken und werden daher von den stärkeren und tapferen Ameisen weniger starken und ruhigeren Arten, wie z. B. *Formica fusca*, *Lasius alienus* und sogar *L. niger* überlassen. Wir haben aber gesehen, dass nur der Besuch von Ameisen der ersteren Kategorie den Blattläusen einen wirklichen Schutz gegen räuberische Feinde gewährt, während schwächere und weniger energische Ameisen, zumal wenn sie es nicht verstehen, die Blattläuse zu isolieren, diesen letzteren in dieser Hinsicht nicht von Nutzen sind.

Es konnte sich infolgedessen herausstellen, dass es für einige Blattlausformen von Vorteil war, den Besuch durch Ameisen gänzlich zu beseitigen; ich bin geneigt anzunehmen, dass z. B. der lange schwanzförmige Fortsatz bei der Gattung *Siphonophora* (Fig. 2), den meisten *Rhopalosiphum*-Arten und einigen anderen Formen von Blattläusen sich als ein spezieller, gegen den Besuch durch Ameisen gerichteter Apparat herausgebildet hat, indem diese letzteren den Blattläusen keinen wesentlichen Schutz durch Verteidigung gegen Angriffe von verschiedenen Feinden gewähren konnten, oder denselben sogar umgekehrt nur Schaden zufügten.

Wir können uns demnach vorstellen, dass sich die Beziehungen zwischen Ameisen und Blattläusen nach zwei Richtungen hin entwickeln konnten — sowohl in einer positiven als auch in einer negativen —, und dass die betreffende Richtung nur dadurch bestimmt wurde, ob das Zusammenleben mit den Ameisen für die Blattläuse von Vorteil war oder nicht. Und in der Tat kann man gegenwärtig, wie wir bereits gesehen haben, dreierlei Arten von Beziehungen zwischen den Ameisen und Blattläusen beobachten. Gewisse Formen der Blattläuse werden beständig von irgend einer Ameisenart besucht (*Stomachis, Dryobius roboris*, mehrere *Lachnus*-Arten und viele andere Blattläuse) oder leben sogar beständig mit einer Ameisenart zusammen (*Stomachis bobretzkyi mihi* mit *Lasius brunneus*, *Trama radicis* mit *L. umbratus*, *flavus* und seltener mit anderen Ameisen u. s. w.); viele Formen der Blattläuse werden im Gegenteil niemals von Ameisen besucht und endlich gibt es noch eine Gruppe von Blattläusen, welche nur mäßig oder sogar sehr wenig von Ameisen besucht werden.

Es ist noch eine weitere Frage zu entscheiden: Wie konnten die oben dargelegten Beziehungen zwischen den fleischfressenden Ameisen und den Blattläusen entstehen? Warum haben jene Ameisen die Blattläuse nicht einfach getötet und gefressen? In Erwägung des Umstandes, dass die Ameisen die Blattläuse über-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at
haupt in Frieden lassen, kann man annehmen, dass letztere als Nahrung durchaus nichts Verlockendes für die Ameisen haben.

Wenn dem so ist, so lässt sich die Entwickelung der oben besprochenen Beziehungen zwischen den Ameisen und Blattläusen schon verhältnismäßig leichter erklären. Und zwar kann man annehmen, dass die Ameisen, indem sie auf den Pflanzen herumkrochen und die vegetativen Säfte ableckten, welche an verschiedenen Teilen der Pflanze aus besonderen Drüsen ausgeschieden werden, auf den Blättern und Zweigen der Gewächse häufig auch auf sogen. Honigtau stoßen konnten, dessen Hauptbestandteile getrocknete Exkrementkörnchen von den Blattläusen ausmachen. Wir haben schon gesehen, dass die offen auf Blättern und Zweigen lebenden Blattläuse in Abwesenheit von Ameisen ihre Exkrementtröpfchen von sich spritzen. In der unmittelbaren Nähe der Kolonien und in der Kolonie selbst wird jedoch auch hier offenbar stets Honigtau zu finden sein. Die Ameisen konnten auf diese Weise den leckeren Honigtau[1]) beständig in der Nähe von Blattlauskolonien und mitten unter den Blattläusen antreffen; indem sie jedoch an solchen Stellen den Honigtau aufleckten, konnten sie auch auf frische, aus dem After der Blattläuse hervortretende Tröpfchen der süßen Exkremente stoßen. Gerade in dieser Weise kann und wird man sich die ursprünglichen gegenseitigen Beziehungen zwischen den Ameisen und Blattläusen vorstellen müssen.

Wenn nun bei vielen Blattläusen, und zwar bei denjenigen, welche von Ameisen besucht werden, gewisse Vorrichtungen zu finden sind, welche zweifellos dem Zweck des Zusammenlebens mit Ameisen oder der Herbeilockung dieser letzteren dienen, so wird man auch bezüglich der Ameisen das Vorhandensein entsprechender Vorrichtungen für das Zusammenleben mit den Blattläusen und für die Nutzbarmachung dieser letzteren zugeben müssen, wozu weiterhin noch verschiedene andere Eigentümlichkeiten ihrer Organisation und ihres Benehmens treten konnten. Man braucht nur die Lebensweise sowie die mit dieser im Zusammenhang stehenden Eigentümlichkeiten der Organisation und des Benehmens einiger ausschließlich auf Kosten von Blattläusen lebender Ameisen ins Auge zu fassen, um sich von der Richtigkeit einer solchen Annahme zu überzeugen. Am besten einem Leben auf Kosten von Blattläusen angepasst sind folgende Ameisen: *Lasius brunneus* und verschiedene gelbe, beständig in der Erde lebende Formen, wie *L. flavus*, *umbratus* u. a. m. Indem die Blattläuse die einzige Quelle der Enährung für diese Ameisen darstellen, so sehen wir in Übereinstimmung hiermit, dass verschiedene Eigentümlichkeiten in dem

1) Der Honigtau bildet ferner für verschiedene Wespen und Fliegen einen Leckerbissen, wovon ich mich auch persönlich überzeugen konnte.

© Biblioteka Instytutu Ochrony Roślin - Państwowego Instytutu Badawczego, www.ibl.waw.pl, www.zbc.ibl.waw.pl, www.zbc.ibl.waw.pl, www.zbc

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zusammenleben kann man als Zusammenleben im engeren Sinne oder als Symbiose bezeichnen, während wir für das Zusammenleben von Konkurrenten den Ausdruck Genossenschaftsleben vorschlagen möchten. Haben wir dabei nur die jeweiligen zwei unmittelbar abhängigen Parteien im Auge, so können wir von paarweiser Symbiose sprechen. Aus den paarweisen Symbiosen sind jedoch die Beziehungen zwischen den Raubtieren und ihren Opfern auszuschließen, weil erstere gar kein Interesse an dem Wohlbefinden ihrer Opfer haben, während in allen übrigen Fällen von Symbiose die zusammenlebenden Parteien an dem gegenseitigen Wohlergehen interessiert sind, oder doch wenigstens der einen derselben an dem Wohlergehen der anderen liegt. Auf Grund dieser Betrachtungen kann der Begriff der Symbiose durch zwei Momente bestimmt werden: a) die gegenseitige oder einseitige Abhängigkeit der zusammenlebenden Parteien, und b) das gegenseitige oder einseitige Interesse an dem Wohlergehen derselben.

Eine genauere Klassifikation der verschiedenen Arten von Symbiose bei Lebewesen wurde erstmals von P. van Beneden[1]) festgestellt. Dieser Autor unterscheidet drei Formen von Symbiose: den Mutualismus, begründet auf gegenseitigem Austausch nützlicher Dienste[2]); den Kommensalismus, wo die am Zusammenleben interessierte Partei, der Kommensalist, aus dem Nahrungsüberfluss und den Nahrungsüberresten des Wirtes Nutzen zieht[3]), bisweilen aber auch aus den Zerfallsprodukten, dabei häufig auch noch aus der Wohnung oder Behausung, bisweilen aber nur aus der Behausung des Wirts (Einwohner); endlich c) den Parasitismus, wobei die eine Partei, der Parasit, berufsmäßig auf Kosten seines Nachbars lebt, und ihr ganzes Streben darin besteht, denselben haushälterisch auszubeuten, ohne sein Leben in Gefahr zu bringen. „Es ist ein Armer, welcher der Hilfe bedarf, um nicht auf offener Straße zu sterben, der aber den Grundsatz befolgt, die Henne nicht zu töten, um die Eier zu haben[4])“. Die Unterschiede zwischen dem Parasitismus bezw. dem Kommensalismus und der Räuberei sind nach van Beneden folgende: „Wie man sieht, unterscheidet er (der Parasit) sich wesentlich von dem Kommensalisten, der ein-

1) Die Schmarotzer des Tierreichs. Leipzig 1876.

2) De Bary (1866) und O. Hertwig gebrauchen für diesen Begriff den Ausdruck Symbiose, worin ihnen viele andere nachgefolgt sind. O. Hertwig, Die Symbiose oder die Genossenschaften im Tierreich. Jena 1883.

3) Häufig werden die Kommensalisten unrichtig als Parasiten bezeichnet, und zwar wenn dieselben einen großen Teil der Nahrung des Wirts, oder fast dessen ganze Nahrung verzehren, wodurch sie diesen letzteren dem Untergang weihen. Hierzu gehören z. B. die Kuckucksbienen und Wespen (Inquilini) unter den Hymenopteren, zum Teil auch gewisse Käfer, z. B. einige Cantharidae und Fliegen, wie z. B. *Miltogramma*, endlich auch der gewöhnliche Kuckuck.

4) van Beneden, Die Schmarotzer, p. 94.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

fach ein Tischgenosse ist. Das Raubtier tötet seine Beute, um sie zu fressen; der Schmarotzer tötet sie nicht, er nutzt vielmehr alle Vorteile aus, deren der Wirt, dem er sich anheftet, sich erfreut[1]).“ Einige Parasiten genießen ausschließlich die Nahrung des Wirts, andere benützen außerdem auch noch dessen Wohnung[2]).

Obgleich nun auch in der Natur keine scharfen Grenzen zwischen diesen drei Gruppen von Erscheinungen gezogen werden können, so wird doch der Charakter der gegenseitigen Beziehungen bei den Lebewesen durch die van Beneden'sche Einteilung sehr gut ausgedrückt, wenn auch in gewissen Fällen der Mutualismus, Kommensalismus und Parasitismus nur einzelne Momente irgend welcher gegebener Symbiosen der Lebewesen darstellen mögen, z. B. wenn irgendein Symbiont die Elemente des Kommensalismus und Parasitismus in sich enthält.

Es versteht sich von selbst, dass eine jede allgemeine Kategorie von Beziehungen zwischen Lebewesen in speziellere Kategorien zerlegt werden kann, für welche besondere spezielle Bezeichnungen am Platze sein werden. So wird das Zusammenleben der Pilze mit den Algen in den Flechten — von Warming nicht als Mutualismus, sondern als Helotismus bezeichnet; hier ist seiner Ansicht nach „die Gegenseitigkeit nicht gleich groß, denn der Pilz muss sich mit der Alge verbinden, um sich zu seiner vollkommensten Form entwickeln zu können, aber die Alge braucht den Pilz keineswegs und zieht es sicher vor, frei, von ihm geschieden, zu leben“; in diesem Fall liegen die Dinge folgendermaßen: „Die Alge ist in dem Pilze offenbar in Sklaverei, und dieser ist eine Art Parasit, der von gewöhnlichen Parasiten namentlich dadurch abweicht, dass er den Wirt in seinem Körper aufnimmt und dass er selbst für einen Teil der im Haushalte des Wirtes verbrauchten Nahrung sorgt[3]).“

Ohne auf die wahre Natur der Beziehungen zwischen den

---

1) van Beneden, P. J. Die Schmarotzer, p. 94.

2) Indem ich das Zusammentreffen zweier Momente: a) der Art der Speise und b) das Interesse an dem Wohlergehen der Wirte als charakteristisch für die Parasiten erachte, halte ich es für möglich, nachfolgende Definition des Parasitismus zu geben: „Als Parasiten erscheinen alle jene abhängigen Symbionten, welche sich auf Kosten der Blutflüssigkeit des Wirts, verschiedener lebender Gewebe desselben, der Produkte seiner verschiedenen Organe, welche dem Wirte selbst von Nutzen sind, oder endlich auf Kosten der von dem Wirt durch die Tätigkeit seiner verdauenden Organe aus der Nahrung für seine eigenen Zwecke produzierten Nutzsäfte ernähren und dabei ihr ganzes Leben hindurch oder doch wenigstens während eines mehr oder weniger beträchtlichen Abschnitts desselben an dem Leben und dem Wohlergehen ihrer Wirte interessiert sind.“ Bei dieser Definition kann der Parasitismus leicht von dem Kommensalismus (nach der Art der Nahrung) und von einigen Formen des Raubtierwesens (auf Grund der Beziehungen zu den Wirten) unterschieden werden.

3) Warming, E. von. Lehrbuch der ökologischen Pflanzengeographie. Berlin 1896, pp. 98—99.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Algen und Pilzen in den Flechten einzugehen, muss man zugeben, dass der Helotismus Warming's einigermaßen an die Erscheinungen der Domestizierung von Tieren und die Kultivierung von Pflanzen durch den Menschen erinnert. Bei der Domestizierung resp. Kultivierung genießen zwar auch die Tiere oder Pflanzen gewisse Vorteile, allein hier geht die eine der zusammenlebenden Parteien, der Mensch, aktiv und gewaltsam dieses Zusammenleben ein, die andere Partei dagegen durchaus nur passiv. Besonders tritt hier aber der Umstand hervor, dass der Mensch in bezug auf die domestizierten Tiere und kultivierten Pflanzen bewusst oder unbewusst eine künstliche Auslese angewandt hat und noch anwendet; dabei konnte allerdings auch der Mensch, soweit ein solches Zusammenleben ihm Vorteile im Kampf ums Dasein bot, sich verändern, indem er sich einem derartigen Zusammenleben anpasste. In dem Helotismus von Warming dagegen kann von einer künstlichen Auslese gar nicht die Rede sein.

In derselben Hinsicht, d. h. in dem Fehlen der Elemente der künstlichen Auslese, unterscheidet sich auch das Zusammenleben der Ameisen und Blattläuse von der Domestikation. R. Hertwig drückt sich in seinem Lehrbuch der Zoologie über die Beziehungen zwischen den Ameisen und myrmekophilen Blattläusen und Ameisen anderer Arten in folgender Weise aus: „Solche Fälle Zusammenlebens entsprechen aber vielmehr der Haustierzucht oder Sklaverei, wie sie von Menschen betrieben werden.

Die Ameisen halten die Blattläuse, um die süßen Säfte zu lecken, welche in ihren Fäkalien enthalten sind . . . Das Verhältnis beruht somit nicht auf Gleichberechtigung, indem das eine Tier, in dem vorliegenden Beispiele die Ameise, das Zusammenleben veranlasst, das andere Tier passiv in dasselbe hineingerät[1]).“

Die hier angeführte Charakteristik bezieht sich jedenfalls nicht auf die Blattläuse, indem die Ameisen und Blattläuse, wie wir gesehen haben, in gleichem Maße an dem Zusammenleben miteinander interessiert sind und sich gegenseitig an dieses Zusammenleben angepasst haben, wobei von irgendwelchem Züchten der Blattläuse durch die Ameisen gar nicht die Rede sein kann.

In die Kategorie der Domestikation gehört schon eher, wenn auch natürlich nicht vollständig, jene Erscheinung der Sklaverei, welche, wie Wheeler[2]) und Wasmann[3]) nicht ohne Grund annehmen, bei den Ameisen aus zufälligen Gesellschaften zwischen

1) Hertwig, R. Lehrbuch der Zoologie. 3. Aufl. Jena 1895, pp. 138—139.

2) Wheeler, W. M. Social Parasitism among Ants. Americ. Mus. Journ. Vol. VII, Nr. 4, 1904 — A new Type of Social Parasitism among Ants. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. Vol. XX, 1904, pp. 347—375 (Zitat nach Escherich's Referat im Zool. Cbl., Bd. XII, 1905, Nr. 1/2, pp. 46—48). Biol. Cbl. 1905. 637.

3) Wasmann, E. Über die Entstehung der Sklaverei bei den Ameisen. Biol. Centralbl. 1905. 117 u. s. w. 647.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

befruchteten Ameisenweibchen und Arbeiterinnen ihnen nahe oder mehr oder weniger ferne stehender Formen entstanden sind. In diesem Zusammenleben unterliegen jedoch nur die Ameisensklavenhalter adaptiven Veränderungen, was auch ganz begreiflich ist, indem die Sklaven durch unfruchtbare Arbeiterindividuen (sogen. neutra) repräsentiert sind. (Vielleicht wären die Ameisen auch imstande, unbewusst besondere Arten von Sklaven hervorzubringen, wenn sie die aus Nestern anderer Arten geraubten Larven und Puppen von Geschlechtstieren bis zum Stadium der Imago aufziehen und hierauf auch deren Nachkommenschaft utilisieren würden.)

In den Gesellschaften der Ameisen und Termiten leben verschiedene Tiere, namentlich aus der Klasse der Insekten, welche von Wasmann[1]) unter der allgemeinen Benennung als Myrmekophile und Termitophile zusammengefasst worden sind, wobei dieser Autor diejenigen Miteinwohner als Symphile ausscheidet, in bezug auf welche die Ameisen resp. die Termiten einen gewissen Grad von Pflege oder gastfreundlichen Verhaltens an den Tag legen. Im Gegensatz zu Wasmann beschränken Janet und nach ihm auch Escherich den Begriff der Myrmekophilie resp. der Termitophilie auf nur diejenigen Tiere, „die aus eigener Initiative die Ameisengesellschaft aufsuchen, um bei ihnen zu leben"; dagegen schließen sie alle diejenigen davon aus, welche ihrer Sekrete oder Exkremente halber von den Ameisen aufgesucht (Aphiden, Lycaeniden-Raupen) oder als Larven oder Puppen in die Kolonie eingeschleppt und zu späterer Dienstleistung herangezogen werden (Sklaven)[2])."

Was die Ameisen und Termiten betrifft, so stellt die Sorgfalt, welche sie ihren Gästen und sogar deren Brut gegenüber an den Tag legen, zweifellos eine Ausbreitung der geselligen und mütterlichen Instinkte auf ihnen fremde Tierformen dar. Namentlich erblickte Wasmann (1897) in der Symphilie zuerst einfach eine Erscheinung der Adoptierung, d. h. eine Ausbreitung des Instinkts der Brutpflege auf andere Wesen, als wäre dies die eigene Brut, und verglich die Symphilie mit dem Brutparasitismus des Kuckucks. Späterhin jedoch (1897) begann Wasmann die Symphilie als einen speziellen Instinkt anzusehen, welcher in der Weise aus dem Brutpflegeinstinkt hervorgegangen ist, dass dieser letztere in bezug auf Gäste eine besondere Richtung einschlug und sich zu dem speziellen Instinkt der Symphilie oder sogar zu verschiedenartigen symphilen Instinkten differenzierte; da sich nun aber häufig die symphilen Tiere als die schlimmsten Feinde ihrer Wirte erwiesen, indem sie

1) Wasmann, E. Die Myrmekophilen und Termitophilen. Compte-rendu des séances du 3. Congrès internat. de Zoologie. Leyde 1896, pp. 410—440.

2) Escherich, K. Über myrmekophile Arthropoden, mit besonderer Berücksichtigung der Biologie. Zool. Centralbl. Bd. 6, 1899, p. 3.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

deren Eier und Brut auffressen, so soll der Instinkt der Symphilie nach Wasmann der natürlichen Auslese widersprechen. Noch später hat Wasmann[1]) seine Auffassung einigermaßen modifiziert. Indem er nunmehr die Wirkung der natürlichen Auslese bei der Erklärung der Entstehung verschiedener Anpassungen zum Zusammenleben mit den Ameisen und Termiten, und zwar namentlich bei den indifferenten und räuberischen Gästen, zulässt, will Wasmann trotzdem diese Einwirkung in bezug auf die Symphilen eingeschränkt wissen. Er vermutet nämlich, dass bezüglich der Symphilen eine besondere Form der Auslese wirksam ist, welche er als Amikalselektion bezeichnet. „Sie beruht auf dem Adoptionsinstinkt der betreffenden Wirte. Indem die Ameisen (Termiten) die ihnen angenehmeren, bequemer zu transportierenden und aus ihren Exudatsorganen ein reichlicheres Fettsekret absondernden Gäste bevorzugten, ihnen eine sorgfältigere Pflege angedeihen ließen und diese Pflege sogar manchmal auf die Brut der Gäste ausdehnten, züchteten sie dieselben im Laufe der Zeit zu einer immer höheren Vervollkommnung und einer mannigfaltigeren Differenzierung jener Anpassungscharaktere heran, welche mit der Symphilie direkt in Verbindung stehen[2]).“ Da die Symphilen von den Ameisen resp. Termiten ohne irgendwelche Beziehung auf den Nutzen oder Schaden, welchen erstere ihren Wirten zufügen konnten, ausgesucht wurden, so musste die Amikalselektion offenbar häufig der natürlichen Auslese entgegenwirken, indem „die Ameisen in manchen ihrer echten Gäste (besonders aus den Gattungen *Lomechusa* und *Atemeles*) ihre größten Feinde gezüchtet haben und noch gegenwärtig züchten“ (p. 740). Zu Symphilen konnten nach Wasmann die Parasiten und Feinde der Ameisen (Termiten) werden, während umgekehrt der Parasitismus selbst aus der Symphilie entstehen konnte[3]).

Im Gegensatz zu Wasmann hält Escherich (1899) mit vollem Recht die Annahme eines besonderen Instinkts der Symphilie für überflüssig und unrichtig. Nach Escherich „spielen die Ameisen bei der Symphilie nur eine passive Rolle, indem ihr Brutpflegeinstinkt durch die Gäste (sei es durch Nachahmung der Gestalt oder des Benehmens, sei es durch angenehme Sekrete) reflektorisch ausgelöst wird. Die Gäste haben sich dem Brutpflegeinstinkt angepasst, indem sie sich allmählich die Mittel angeeignet haben, den Pflegetrieb der Ameisen zu reizen und auszulösen. Letzterer ist jedoch unverändert geblieben und hat sich keineswegs etwa durch „Weiterentwickelung in ganz eigenen Richtungen“ der Pflege der

1) Wasmann, E. Gibt es tatsächlich Arten, die noch heute in der Stammesentwickelung begriffen sind? Biol. Centralbl. Bd. 21, 1901, pp. 737 u. ff.

2) Wasmann, E. l. c., p. 739.

3) Wasmann, E. l. c., pp. 746—747.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at/Biodat.at

Gäste besonders angepasst. Es geht dies daraus hervor, dass die Ameisen den Gästen gegenüber nur solche Pflegehandlungen anführen, die sie auch gegen ihre eigene Brut betätigen, und zwar in genau derselben Weise, was für einige „echte Gäste" (*Lomechusa*) sogar recht verhängnisvoll wird. Escherich sieht aber in der Symphilie keine gegenseitige, sondern nur eine einseitige Anpassung; und da diese nur den Gästen zum Nutzen, den Ameisen aber zum Schaden gereicht, so betrachtet er dieselbe (die Symphilie) als reinen Parasitismus, dessen Zustandekommen durch genau dieselben Faktoren bewirkt wird, wie der Brutparasitismus des Kuckucks. Auch Janet bezeichnet die Myrmekophilen als Parasiten[1]). Die verschiedenen speziellen symphilen Instinkte dagegen lassen sich von dem Gesichtspunkt Escherich's aus betrachtet, einfach dadurch erklären, dass die Gäste sich an verschiedene eigenartige elterliche Instinkte der Ameisen angepasst haben, dass z. B. nur *Atemeles emarginatus* (nicht aber *paradoxus*) imstande ist, den Pflegeinstinkt von *Formica fusca* auszulösen, ebenso wie nur *At. paradoxus* allein (nicht aber *emarginatus*) den nötigen Reiz auf *Formica rufibarbis*[2]) auszuüben vermag. „Die Symphilie ist demnach nur der Vorwand oder Deckmantel, oder kurz das Mittel, mit welchem die Symphilen ihren Zweck (gleichgültig ob Parasitismus oder Kommensalismus) am sichersten erreichen können[3])."

Diejenige Erscheinung, welche sich nach Wasmann als am meisten charakteristisch für die Symphilie erweist, ist demnach nichts wie eine der Anpassungen, durch welche das für eine der Parteien — und zwar die Gäste — vorteilhafte Zusammenleben mit der anderen Partei — den Ameisen und Termiten — sichergestellt wird. Das Eigenartige liegt hier darin, dass es vorzugsweise die Brutpflegeinstinkte und die sozialen Instinkte dieser polymorphen, gesellig lebenden Insekten waren, hinsichtlich welcher die entsprechenden Veränderungen in den Eigentümlichkeiten des Baues und der Lebensgewohnheiten bei den mit den Ameisen und Termiten zusammenlebenden Insekten eintraten. Dem Wesen nach, soweit beide Parteien, d. h. die Wirte und die sogenannten Gäste, an diesem Zusammenleben interessiert sind, haben wir es hier jedoch mit einem Mutualismus zu tun. Hierher gehören z. B. die Beziehungen zwischen *Myrmecocystus viaticus* und *Oxysoma oberthüri*[4]), bei den Ameisen und Blattläusen. Hat jedoch an dem Zusammenleben mit den Ameisen und Termiten nur die eine Partei ein Interesse, und zwar die Gäste,

1) Escherich, K. 1899, p. 17.

2) Escherich, K. Biologische Studien über algerische Termitophilen. Biol. Centralbl. Bd. 22, 1902, pp. 655—658.

3) Ibid. p. 662.

4) Escherich, K. 1902, l. c.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

so werden wir entweder Kommensalismus oder Parasitismus, oder endlich eine besondere Art von Räuberei vor uns haben. Ein einfacher Kommensalist der Ameisen aus der Zahl der sogen. „echten Gäste" (oder Symphilen) ist z. B. der in Gesellschaft von *Lasius fuliginosus* lebende Käfer *Amphotis marginata*; echte Parasiten der Ameisen sind die Proctotrupiden: *Tetramopria*, welche bei *Tetramorium caespitum* lebt und ihre Eier in Ameisenlarven ablegt, und *Solenopsia imitatrix* Wasm., welche bei den gelben Zwergameisen *Solenopsis fugax*[1]) lebt. Die Mehrzahl der Symphilen von Ameisen und Termiten repräsentiert dagegen nicht den Parasiten dieser letzteren, wie sie fälschlicherweise von Escherich und Wasmann genannt werden, sondern eine besondere Art von Raubtieren, welche sich gewissermaßen zuerst des gastfreundschaftlichen Verhaltens der Wirte ihnen gegenüber versichern, um darauf deren Brut — die Eier, Larven und Puppen — aufzufressen. Die Beziehungen der Gäste zu ihren Wirten möchten wir bloß in dem Fall als Parasitismus bezeichnen, wenn die Gäste, gleich den Parasiten, an dem Wohlergehen ihrer Opfer, der Wirte (Ameisen und Termiten), interessiert wären, und einer oder mehrere derselben ihre beträchtliche Entwickelung auf Kosten eines der Wirtstiere erlangen würde, wobei der Wirt gleichzeitig fortfährt, zu leben und sich zu ernähren oder zu entwickeln; in dem gegebenen Fall frisst dagegen ein jeder Käfer (oder die Larve von *Lomechusa*) die Brut seiner Wirte, gleich jedem anderen räuberischen Insekt. Man wird die Raubtiernatur der Gäste der Ameisen und Termiten mit irgendeinem entsprechenden Namen, z. B. symphile Raubtiere, belegen können, allein diese letztere werden trotzdem ihrem Wesen nach stets Raubtiere bleiben (vgl. p. 246 dieses Aufsatzes).

Die biologische Bedeutung des Silberglanzes der Fischschuppen.

(Übersetzung des Artikels erschienen in Nr. 1 vom Januar 1905 der russischen Zeitschrift „Estestwosnanije i Geografija.)[2])

Von **W. Kapelkin.**

Oft hat die Färbung der Fische die Aufmerksamkeit der Biologen auf sich gelenkt. Schon längst ist darauf hingewiesen, dass man die helle Färbung der Bauchseite der Fische als Schutzvorrichtung bezeichnen kann. Bei Betrachtung eines schwimmenden Fisches von oben aus gleicht die dunkle Färbung des Rückens in der Tat der Farbe des

1) Wasmann, E. Über die Gäste von *Tetramorium caespitum*, sowie über einige andere Myrmecophilen, 1898 (nach dem Referat von Escherich, Zool. Centralbl., Bd. 6, 1899, pp. 300—301).

2) Vortrag gehalten den 16. Sept. 1904 in der Sitzung der Moskauer Kaiserlichen Gesellschaft der Naturforscher.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: 27

Autor(en)/Author(s): Mordwilko A.

Artikel/Article: Die Ameisen und Blattläuse in ihrer gegenseitigen Beziehung und das Zusammenleben von Lebewesen überhaupt. 243-252