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

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwickelungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut, einsenden zu wollen.

Bd. XXIX. 1. Februar 1909. № 3.

Inhalt: Fiebrig, *Cecropia peltata* und ihr Verhältnis zu *Azteca Alfari*, zu *Atta sexdens* und anderen Insekten; mit einer Notiz über Ameisen-Dornen bei *Acacia Cavenia* (Schluss). — Bauer, Vertikalwanderung des Planktons und Phototaxis. — Mordwilko, Beiträge zur Biologie der Pflanzenläuse, *Aphididae* Passerini.

Cecropia peltata und ihr Verhältnis zu Azteca Alfari, zu Atta sexdens und anderen Insekten; mit einer Notiz über Ameisen-Dornen bei *Acacia Cavenia*.

Ein kritischer Beitrag zur Ameisenpflanzen-Hypothese.

Von Karl Fiebrig (San Bernardino, Paraguay).

(Schluss).

Entwicklung der Symbiose (Hypothese).

Wenn ich zum Schluss den Versuch machen möchte mir eine Vorstellung zu bilden über die Art und Weise, wie *Azteca* zu den Errungenschaften kam, die mit der endgültigen Besitzergreifung des Baumes, mit dem erreichten Wohlleben zum Abschluss gelangten, so machen diese Schilderungen keinen Anspruch auf faktischen Wert, sie werden die Möglichkeit irgendeiner anderen Evolutionsrichtung offen lassen und nur eine solche in großen Zügen zu skizzieren trachten, welche nach meinen Beobachtungen im Heimatlande von Pflanze und Ameise einen gewissen Grad von Wahrscheinlichkeit haben könnte (die Müller'schen Körperchen und die Haarpolster will ich hier unberücksichtigt lassen, weil meine diesbezüglichen Vorstellungen, wie sie eben skizziert wurden, mir noch als zu vag erscheinen).

Nach meinen obigen Ausführungen über den Standort von *C. peltata* in Paraguay dürfte es erlaubt sein anzunehmen, dass

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

das Moment, welches bei den freiragenden Feigenbäumen den Besuch der Dolichoderide einleitete, wie sicherlich bei vielen anderen Ameisenpflanzen, das Wasser war[22]). Wenn nach stärkeren Niederschlägen oder bei Überschwemmungen die hart bedrängten Ameisen sich auf die über das Wasser hinausragenden Baumkronen zu retten trachteten, so mögen sie auch hin und wieder auf den ohnedies schon an tiefer liegenden Örtlichkeiten besonders häufigen feigentragenden Baumkandelabern gestrandet sein. Während dann, nach dem Rückgange des Wassers, die große Zahl andersartiger, erdbewohnender Ameisen und anderer Tiere zum großen Teile die temporäre, durch die Not aufgezwungene Zufluchtsstätte wieder verließen, mögen einige unserer Dolichoderiden, die schon vegetarisch inkliniert gewesen sein möchten und ganz oben, an den Spitzen, wo sie vor dem Wasser am besten geborgen waren und von den Früchten des Baumes genascht hatten, es nicht so eilig gehabt haben. Derartige Begebenheiten mögen sich in ähnlicher Weise unzählige Male wiederholt haben, und bei dieser Gelegenheit werden die einzelnen Individuen in der Verbannung allerlei angenehme und unangenehme, nützliche und wertlose Entdeckungen und Erfahrungen gemacht haben, die im Laufe der Zeit verwertet, weiter ausgebildet, vom Individuum auf die Gesamtheit übertragen und schließlich zum Instinkte erhärtet wurden. So werden andere Tiere und namentlich Ameisen ihnen die süße Kost streitig gemacht haben, und während der Wassersnot werden sie in dem Tierchaos mannigfachen Kämpfen und Verfolgungen ausgesetzt gewesen sein, die auf die Ausbildung kriegerischer Anlagen gewirkt haben dürften. Einige Male mögen bei diesen *Cecropia*-Bäumen, etwa durch die Gewalt des Windes, ein paar Zweige abgebrochen sein, die in ihrem schrägen, splittrigen Bruche die hohlen Internodialräume bloßlegten, in denen

---

22) In Rettig's „Ameisenpflanzen-Pflanzenameisen" finde ich auf S. 19 eine Mitteilung, die mich belehrt, dass schon Buscalioni und Huber für Ameisenpflanzen eine, auf den Einfluss von Überschwemmungen gegründete Theorie aufgestellt haben. Selbst in einer etwas verallgemeinernden Fassung möchte ich eine solche Hypothese unterschreiben. Meine Beobachtungen in dem Überschwemmungsgebiet einiger Teile des Chaco und von Matto-Grosso führten mich zu dem gleichen Resultate. Ich möchte noch bemerken, dass nicht immer allein das Wandern der Ameisenpflanzen, sondern ein seit langer Zeit allmählich trockener gewordenes Klima es sein dürfte, das in vielen Fällen für den heutigen relativ trockenen Standort solcher Pflanzen verantwortlich gemacht werden könnte. — Es dürfte keine zufällige Erscheinung sein, dass eine so große Zahl von den baumbewohnenden *Azteca*-Arten (und Cecropien!) gefunden wurden (von E. Ule) auf einer Expedition, welche im besonderen — meines Wissens — den Kautschukpflanzen gewidmet war und die in der Hauptsache den Nebenflüssen des (überschwemmungsreichen!) Amazonas folgte. Gewiss waren auch dort die Cecropien etc. zum Teil a priori geschützt gegen bedeutende Blattschneidergefahren, des Wassers wegen. E. Ule dürfte an der Hand seiner bei dieser Expedition gemachten Beobachtungen in der Lage sein in bezug auf die Ameisenpflanzenhypothese manch kritischen Beitrag zu liefern.

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

sich die Ameisen verkriechen konnten. Nach vielen derartigen Vorkommnissen lernte endlich *Azteca* sich hindurchfressen durch die, die einzelnen Hohlräume trennenden Querwände und brachte hier einen Teil ihrer Brut unter, den sie vor der Gewalt des Wassers zu retten vermocht hatte, womit die Bauminsel für sie zu einer zweiten Residenz wurde, die aber noch immer nur in Ausnahmefällen als Aufenthaltsort diente. Als unsere aktiven Ameisen wieder einmal oben auf einem solchen Feigenbaume hausten, dessen Äste aber alle unverletzt waren, da mag es eine Ameise, wahrscheinlich ein befruchtetes Weibchen, das von seinem Brutgeschäfte hinweg hatte flüchten müssen, versucht haben, in banger Sorge um ihre Nachkommenschaft, die sie zu bergen wünschte, von außen her in den Zweig zu dringen, von dessen hohlem Innern sie von früheren Besuchen her eine Vorstellung hatte. Ganz oben, an der noch weichen Spitze des Zweiges gewahrte sie, gerade über der Blattstielbasis, eine kleine Vertiefung und hier bohrte sie sich ein. Jetzt war die Wohnung gefunden, dauernder Schutz und Sicherheit für die Brut . . . die Nachkommen dieses intelligenten Weibchens bildeten die erste *Azteca*-Kolonie auf der *Cecropia*!

Ameisen-Mimosacee (*Acacia Cavenia*).

Wie hier für die Cecropien so ist auch für andere Ameisenpflanzen die Myrmekophilie durch exakte, an Ort und Stelle angestellte Forschungen in Frage gestellt worden, so namentlich in bezug auf die epiphyten Knollen-Rubiaceen der Alten Welt, deren Unabhängigkeit von den Ameisen zuerst Treub nachwies. Ein ziemlich gewichtiges Argument aber für die Ameisenpflanzenhypothese fand man in dem Beispiele einiger Akazienarten, welche in riesigen Dornen ihrer Ameisengarde Quartier gewähren und sie in besonderer Weise nähren sollen (Belt'sche Körperchen). Auch in bezug auf diese Mimosaceen wird vielleicht eine kritische, systematische Prüfung das Beweismaterial beizubringen vermögen, das ein Zusammenleben zum Vorteil der Ameisen bestätigt, nicht aber die Annahme der Abhängigkeit der Pflanze, nicht eines von den Ameisen seitens der Pflanze geforderten Schutzes zulässt, am wenigsten gegen die so übel beleumdeten Attinen. Einen Schritt vorwärts in dieser Richtung werden wir gelangen durch die Beobachtungen, die ich im vorigen Jahre im Chaco[23]) an der bolivianischen Grenze (etwa 21° lat.) machte und die ich hier kurz mitteilen will.

Die in Frage kommende strauchartige gelbblühende Mimosacee (*Acacia Cavenia* H. et A., wie sie Herr Dr. E. Hassler die Güte hatte

23) Noch bevor ich mich eingehender damit beschäftigen konnte war ich genötigt den Aufenthalt dort und die begonnenen Studien zu unterbrechen.

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

zu bestimmen) zeichnet sich durch Dornen aus, die im Vergleich zu den sonstigen Dimensionen des Strauches, dessen Stengel zum größten Teile die Dicke von 1 cm nicht übertreffen, riesenhaft bis 90 × 8 mm groß sind und gerade so wie die bisher in den Handbüchern abgebildeten, sogen. Ameisendornen, nach der Basis zu sich stark verdicken. Diese Dornen, die übrigens nur zu einer gewissen Zeit, wie es scheint durch besonders reichliche Niederschläge (hohe Luftfeuchtigkeit) diese Größe erreichen — nicht etwa durch einen von den Ameisen ausgehenden direkten Reiz (oder schon als vererbte, durch den Reiz hervorgerufene Neubildung?); ich fand vielfach besonders große Dornen, ohne jegliche Spuren von Insektenfraß innen oder außen, während gewöhnlich der weitaus größte Teil bedeutend kleiner ist, — zeigen sehr häufig wie bei *Acacia sphaerocephala* und, wie dort, meist unweit der Spitze, eine Öffnung, und ihr mehr oder weniger ausgefressenes Innere — von einem spontan gegebenen Hohlraum ist keine Rede! — ist ebenfalls meist von Ameisen bewohnt und zwar von *Pseudomyrma Fiebrigi* Forel.

Aber viele Dornen und oft die größten, an denen man äußerlich keine Öffnung wahrnehmen kann, findet man bei näherer Untersuchung ebenfalls mehr oder weniger ausgehöhlt, und zwar von einer Larve, welche von der Markschicht der Dornen lebt; die von mir angestellten Zuchtversuche ließen die Raupen sich zu unscheinbaren Tineiden entwickeln, die durch ein von der Larve von innen her vor der Verpuppung markiertes, umnagtes Loch mit Hinterlassung der aus der Öffnung heraushängenden Puppenhülle ins Freie gelangt waren. In bezug auf Lage, Form und Größe entsprach das Ausflugsloch etwa der Öffnung bei den von den Ameisen bewohnten Dornen. Sowohl bei den von Raupen als bei den von Ameisen bewohnten Dornen beschränkten sich die ausgefressenen Hohlräume durchaus nicht immer auf den Dorn selbst, sondern sie erstreckten sich oft, durch die Holzschicht des Stengels hindurch, hinüber zu dem gegenüberstehenden Dorne oder gar, und das ziemlich häufig, weit hinein in den Zweig selbst, diesen hinauf- oder hinabsteigend und manchmal auf diese Weise eine röhrenartige Verbindung zwischen zwei oder mehreren, übereinander liegenden Dornpaaren herstellend[24]). Der Umstand, dass ich unbesetzte, hohle

---

24) Bei Sharp (Insects, 1899, II, p. 168) finde ich in bezug auf die sogen. bull's — horn thorn — Akazie: „he (Belt) supposes that the ants assume the rigths of proprietors und will not allow caterpillars (!!) or leaf-cutting ants to meddle with their property.“ An einer anderen Stelle (p. 158): „but there is reason to suppose that a critical view of the subject (der den Pflanzen von Ameisen gewährte Schutz) will not support the idea of the association being of supreme importance to the trees“, sicherlich eine schwerwiegende Bemerkung eines, auf dem Gebiete der Insektenbiologie so verdienstvollen Gelehrten!

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

Dornen nicht gefunden und dass ich manchmal in den von den Ameisen okkupierten Spuren einer ehemaligen Anwesenheit von Raupen bemerkt habe, lässt keinen Zweifel darüber aufkommen, dass die durch die Raupen ausgefressenen Hohlräume — mit der zu diesen führenden Pforte — von den Myrmecinen als Wohnung adoptiert worden waren. Es liegen hier also in dieser Beziehung die Verhältnisse umgekehrt wie bei den Cecropien, d. h. nicht die Raupe folgt zunächst den Ameisen, sondern die Ameise besetzt die von den Raupen ausgehöhlten Bäume; bei *Cecropia* wurden die Raupenhöhlen allerdings, wie wir gesehen haben, auch wieder von Ameisen okkupiert. Es möge noch erwähnt werden — in bezug auf die diesbezüglichen irrigen Anschauungen — dass die zu durchbohrende Wand dieser Dornen, auch im grünen Stadium, stets härter ist als die des Grübchendiaphragmas der von der *Azteca* durchbohrten, grünen *Cecropia*-Internodien.

Über irgendwelche Beziehungen dieser zartblätterigen „Ameisenpflanze" zu blattschneidenden Ameisen habe ich keine positiven Beobachtungen machen können, weil dort, wo ich diese Mimosenart, die ohne Zweifel in noch weit höherem Grade als *Cecropia peltata* hygrophil ist und die, soweit ich dies feststellen konnte, nur auf lössartigem alluvialem Schwemmboden vorkommt, ausschließlich angetroffen habe, Attinen nicht vorkommen, sowie ich auch in dem von mir besuchten Teile des Chaco deren Bauten nur an wenigen trockenen, höher gelegenen Stellen, andere sonst hier sehr häufige Erscheinungen aber von unterirdischer Minierarbeit, wie z. B. Termitenhügel, überhaupt nicht finden konnte, was uns nicht Wunder zu nehmen braucht, wenn wir erfahren, dass jener Erdstrich durch fast jährlich wiederkehrende Überschwemmungen heimgesucht wird. — Belt'sche Körperchen habe ich nicht beobachtet, doch mögen sie mir entgangen sein, da ich nur wenige Pflanzen daraufhin untersuchen konnte.

Bevor ich diese Arbeit abschließe, möchte ich noch die Wichtigkeit der Aufstellung numerisch vergleichender Faktoren bei den hier behandelten Ameisenpflanzenhypothesen betonen; das gilt für das pro und contra. Statistisches Material wird in solchen Fragen nach vielen Richtungen hin ausschlaggebend sein müssen. Das für die Müller-Schimper'sche Hypothese beigebrachte Material erscheint mir in dieser Beziehung, soweit ich es kenne, nicht genügend, und auch ich habe es versäumt, von Anfang an die Befunde zahlenmäßig festzulegen; das muss noch nachgeholt werden.

Rekapitulation.

Fassen wir die wichtigsten positiven Resultate zusammen, die ich in bezug auf eine Kritik der Ameisenpflanzenhypothese auf auf Grund meiner Beobachtungen gewonnen habe:

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

In bezug auf *Cecropia peltata*:

1. Nicht nur die spontan gegebenen Internodialräume werden von *Azteca* besetzt, sondern die Ameisen schaffen sich auch selbst Raum oder vergrößern ihn auf Kosten von zum Teil wertvollen Stoffen der Pflanze.

2. Die Bedeutung des Grübchendiaphragmas als myrmekophile Anpassung wird beeinträchtigt dadurch,

dass die Ameisen in das betreffende Internodium gelangen durch Perforierung der Querwände, bevor sie das Diaphragma durchfressen haben, d. h. dass sie häufig in den Besitz des begehrten Raumes gelangen von innen und nicht von außen her,

dass das Diaphragma in gewissen Fällen von innen her durchbohrt wird und manchmal auch an einer anderen Stelle der Rinne die Öffnung sich vorfindet,

dass die Anlage der Pforten nur in den jüngsten, noch ganz zarten, morphologisch unvollkommen differenzierten Internodien der Stengelspitzen erfolgt, zu einer Zeit, in der diese meist noch kaum 1 cm lang und die Stengelwände noch sehr dünn sind, das Diaphragma aber sich zu einer, die ganze Längsausdehnung des Internodiums einnehmenden Vertiefung ohne Rinne reduziert, so dass dem eindringenden Insekte kaum ein anderer Angriffspunkt übrig bleibt als der im Schutze des Blattwinkels.

3. Obwohl sämtliche lebenden Zweige stets von *Azteca Alfari mixta* besetzt sind wird in vielen Fällen ein Ameisenschutz überflüssig, weil der Standort dieses Baumes zum großen Teile Angriffe von seiten der Blattschneider, zum mindesten von der gefährlichen *Atta sexdens*, ausschließt.

4. Der Umstand, dass die Attinen die Blätter des größten Teiles der Holzpflanzen Paraguays schneiden, dass trotzdem nicht ein einziger von diesen dadurch einen für das Fortbestehen wesentlichen Schaden erleidet — in der Regel tun dies nicht einmal einige, ganz allgemein verbreitete Kulturpflanzen —, macht es in hohem Grade unwahrscheinlich, dass die mit hohem Regenerationsvermögen begabte *C. peltata* da, wo es der Standort zulassen würde, auch ohne die Anwesenheit der *Azteca* von den Blattschneidern in bedeutendem Grade geschädigt bezw. in ihrer Existenz gefährdet werden könnte.

5. Der Umstand, dass *C. peltata*, obwohl von *Azteca* bewohnt, in der Jugend (2—3 Jahre lang) und bei niedrigen Temperaturen von diesen Ameisen nicht verteidigt wird, würde einen von den letzteren gegen die Attinen zu erwartenden Schutz imaginär machen.

6. Die Gegenwart von *Azteca* verhindert nicht den temporären oder konstanten Aufenthalt zahlreicher anderer Insekten, die zum Teil beträchtliche Verheerungen an den Blättern und an anderen

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

vitalen Teilen der Pflanze anrichten und den Baum zweifellos häufig wesentlich schädigen (daher wäre auch eine etwa dahingehende Auffassung, dass *Azteca* diese *Cecropia* gegen einen anderen Feind als die Blattschneider beschütze, kaum angängig).

7. Die Summe der Schädigungen, die der Baum durch die sich von ihm nährenden Insekten erleidet — dazu kommen noch die Müller'schen Körperchen und andere Stoffe, welche von *Azteca* regelmäßig in Anspruch genommen werden und wahrscheinlich für die Pflanze ein erzwungenes Opfer bedeuten — dürfte zweifellos größer sein als die event. von Attinen zu befürchtenden Verheerungen.

Durch die Gegenwart von *Azteca* in dem hohlen Innern der Zweige werden einige Tiere angezogen (7584 und Spechte) — bezw. wird deren Entwickelung begünstigt —, die dem Baume wesentlichen, ja wahrscheinlich den bedeutendsten Schaden zufügen von allen Tieren, so dass die sogen. Schutzameise zur indirekten Ursache wird für tiefeingreifende Zerstörungen, die das Absterben eines Teiles der Pflanze nach sich ziehen können.

Ferner in bezug auf *Acacia Cavenia*:

9. Die in gewissen Gebieten sehr häufige, oft große Flächen bedeckende *Acacia Cavenia*, welche in ihren großen Dornen Ameisen beherbergt, in derselben Weise wie *Acacia cornigera* und *sphaerocephala* ist a priori, und ohne die Anwesenheit der auf ihr wohnenden Ameise, geschützt gegen etwaige Verheerungen durch Blattschneider, weil sie nur in Gegenden vorkommt, welche infolge häufiger Überschwemmungen das Einnisten von erdbewohnenden Attinen ausschließt.

10. Der Umstand,

dass häufig diese Dornen, bevor sie von den Ameisen besetzt werden, von Lepidopterenlarven ausgehöhlt worden sind, welch letztere auch die Eingangspforten herstellen,

dass ferner durch die Raupen sowohl als durch die Ameisen auch ein großer Teil des Stengels selbst ausgefressen wird,

dass überhaupt der Hohlraum nicht spontan gebildet, sondern stets durch gewaltsamen, die Pflanze schädigenden Eingriff entsteht, muss für die hier beobachtete Symbiose zwischen *Acacia Cavenia* und *Pseudomyrma Fiebrigi* die Annahme eines myrmekophilen Verhältnisses an sich sehr fraglich erscheinen lassen.

Schlussbetrachtung.

Wenn auch meine hier mitgeteilten Ausführungen einige Beiträge liefern mögen zur Frage der Ameisenpflanzenhypothese, so bleibt in bezug auf *Cecropia peltata* und ihre Gäste noch viel zu tun übrig, namentlich auch betreffs des Studiums der Lebensweise der *Azteca* selbst, mit dem ich mich noch nicht eingehender befasst habe. Scheinen mir auch meine Untersuchungen zu beweisen, dass

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

eine die *Cecropia* ernstlich gefährdende Blattschneidergefahr nicht vorhanden, dass der von *Azteca* gewährte Schutz imaginär, diese von der *Cecropia* „angelockte" Ameise vielmehr dadurch, dass sie ihrerseits durch „ungewolltes Anlocken" der vielleicht größten Feinde der *Cecropia*, statt dem Baume zu nützen, ihm zum Verderben gereicht, so ist, durch den Umstand allein, dass meine Beobachtungen, obwohl sie sich über einen beträchtlichen Zeitraum und über eine große Zahl von Baumindividuen jeden Alters erstrecken, sich im wesentlichen nur auf das in der nächsten Umgegend von San Bernardino und des Lago Ipacaraý vorhandene Material beschränkten, eben dieses Material nicht in dem Maße ausreichend, dass ich mir daraus endgültige Schlussfolgerungen zu ziehen gestatten möchte; denn man muss bedenken, dass das Verbreitungsgebiet von *C. peltata* ein ungeheuer großes ist und für das Vorkommen dieser Moracee Paraguay etwa die Südgrenze vorstellt, wo manche die *Cecropia* betreffenden Verhältnisse möglicherweise andere sind als in vielleicht noch wärmeren und feuchteren Gebieten. Es fehlt mir vor allem noch immer an einer konkreten Vorstellung von dem Wesen der pflanzlichen Produkte, die bisher als Anlockungsmittel für die Schutzameisen aufgefasst wurden, ein Problem, für das durch vergleichende systematische Forschungen vielleicht allein ein befriedigendes Ergebnis erreicht werden kann.

Das Studium der großen Zahl der dendrophilen Ameisen und speziell derjenigen der Gattung *Azteca*, für die Forel bereits festgestellt, dass von den ca. 70 bisher (1905) beschriebenen Arten nicht eine einzige in der Erde nistet, die nach demselben Autor und auf Grund der neuesten Entdeckungen Ules und nach meinen eigenen Beobachtungen in bezug auf die Wahl und Einrichtung ihrer Wohnräume ein hervorragendes und stark variiertes Anpassungsvermögen (sogar innerhalb einer Art)[25]) an den Tag legen, wird voraussichtlich reichlich Material liefern, von dem wir durch vergleichende Forschungen auch zur Klärung der Myrmekophiliefrage zu verwertende Beiträge erwarten dürften. Sollte die große Mehrzahl dieser *Azteca*-Arten, denen in den wenigsten Fällen Hohlräume wie auf der *Cecropia* zur Verfügung stehen dürften, nur mit Lockspeisen auf den Bäumen zu halten sein, sollten sie gar alle dazu „bestimmt sein" die zur Wohnung erkorenen Pflanzen zu verteidigen gegen die blattraubenden Ameisen?!

„Man sieht," sagt Forel (25), „wie innig die *Azteca*-Arten mit den Bäumen und Pflanzen des Waldes zusammenhängen", so innig, möchte ich mir erlauben hinzuzufügen, dass z. B. in dem symbiotischen Verhältnis zwischen *Cecropia peltata* und *Azteca Alfari*

---

25) Forel, Einige biologische Beobachtungen des Herrn Prof. Dr. E. Göldi an brasilianischen Ameisen (Biol. Centralbl. 1905, XXV 6, p. 175).

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

mixta diese Ameise eher als ein Parasit denn als ein Wohltäter dieser Pflanze gelten könnte! So schwer ist es manchmal zwischen Freund und Feind zu unterscheiden! Würde *Cecropia* in ihren hohlen Stengeln keine *Azteca* beherbergen, blieben die Grübchen undurchbohrt, ihre Zweige würden nicht vom Specht durchlöchert, ihre Stengel vielleicht nicht von Raupen ausgefressen! Statt das Auftreten so vieler *Azteca*-Arten auf mehreren *Cecropia*-Spezies vom entwickelungsgeschichtlichen Standpunkte als eine Phase anzusehen, während welcher der Baum sich durch spezielle Anpassungen gegen neu aufgetretene Feinde mit Erfolg zu schützen trachtet, dürfte vielmehr die Folgerung nicht allzu gewagt sein, dass diese Symbioseerscheinungen, bei denen der eine Teil fast parasitären Charakter hat, für dieses Genus der phylogenetisch alten Moraceenfamilie einen Wendepunkt zum Niedergange bedeuten.

Bei dem Studium der Ameisenpflanzen treten die Leistungen der Ameisen immer mehr in den Vordergrund, während die Stellung der Pflanze bei solchen Symbiosen immer deutlicher eine rein passive Natur verrät. Haben es die Ameisen gelernt alle möglichen Arten von Bauten zu schaffen, haben sie es verstanden, für ihre Nahrung Tiere zu züchten, Pilze zu kultivieren und die verschiedensten pflanzlichen Stoffe sich nutzbar zu machen, so werden wir annehmen dürfen, dass die neueren Forschungen in den Tropen, deren Insektenleben noch so wenig bekannt ist, uns von Jahr zu Jahr mehr Beispiele liefern werden von engen Beziehungen, von einer gewissen Art von Symbiose zwischen Pflanze und Ameise, in denen aber wohl in jedem Falle die Pflanze der gebende, die Ameise der allein nehmende Teil sein wird. Wie groß die Zahl der tierischen Synoeken und Symphilen sein mag, die ohne Ameisen nicht zu existieren vermögen, in wie hohem Maße auch das große Heer phanerogamer Pflanzen von den Stammesgenossen der Ameisen, von den Bienen und Wespen abhängig sein mag, so wenig Aussicht scheint mir zu sein dafür, dass es Pflanzen geben sollte, welche von den Ameisen selbst, in symbiotischem Verhältnisse mit diesen einen wirklichen Nutzen haben, die mit Fug und Recht myrmekophile Pflanzen genannt werden könnten.

Nachtrag.

Im Gegensatze zu *Azteca Alfari* scheint die besonders bissige und verhältnismäßig große *Azteca Fiebrigi* Forel rein karnivor zu sein. Sie wohnt hoch oben in der Krone der Bäume in einem kunstvoll und solid gefertigten freihängenden, meist etwa birnenförmigen (ca. 40 × 20 cm) großen Neste und fahndet auf die an den benachbarten Sträuchern und Bäumen befindlichen Arthropoden, die sie in ihren Bau schleppt. Die phytophage *Azteca Alfari* dürfte aber sowohl in bezug auf die Nahrungsaufnahme als auch auf die Wohnungsanlage phylogenetisch auf höherer Stufe stehen.

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

Erklärungen zu den photographischen Aufnahmen: *Cecropia peltata.*

1. Medianlängsschnitt einer Zweigspitze eines ca. 6 m hohen Baumes. Im dritten Internodium Beginn der Aushöhlung von der Querwand her; erste Pforte im sechsten Internodium. Etwa natürliche Größe.
2. Längsschnitt eines Zweiges desselben Baumes wie bei 1 Internodien 16—21 mit den in denselben angetroffenen Ameisenobjekten (die auf die eine Seite geglitten sind): Puppen, Larven und Müller'sche Körperchen (besonders im 19.), in der Mitte des 20. die ursprünglich der Querwand anliegende Masse der gekneteten Markschicht, in der die Weibchen sich einbetten (s. Fig. 5). Etwas größer als 1 : 2.
3. Medianschnitt durch eine Zweigspitze des gleichen Baumes wie bei Nr. 1. Erstes und zweites Internodium noch vollmarkig. Erste Pforte im neunten Internodium, d. h. es sind acht Internodien ausgehöhlt von innen her (einige Querwandhälften abgebrochen). Etwas größer als 1 : 2.
4. Medianlängsschnitt durch einen noch jungen Zweig desselben Baumes (1) zu dessen unteren Internodien die Ameisen sich noch keinen Zutritt geschaffen hatten und in denen infolgedessen das Mark, zum größten Teil, wohl abgestorben und eingetrocknet resp gerissen, noch vorhanden ist. In der vierten Kammer von der ersten geschlossenen Querwand aufwärts eine Pforte. Größe etwa 1 : 2. Die Ameisen hatten sich in diesen Zweig verhältnismäßig spät angesiedelt; ich habe nur einmal einen derartigen Fall beobachtet.
5. Längsschnitt (im Querschnitt größer als Halbkreis) durch ein Zweigstück eines 8 m hohen Baumes. Im 13. Internodium ein geflügeltes Weibchen in der gekneteten Markmasse. In der Nähe des hinteren Leibesendes neben dem die Querwand perforierenden Loche (hier nicht sichtbar) zwei (oder drei?, Männchen. Größe etwa 4 : 3.
6. Geflügeltes Weibchen in einem ganz jungen (dem dritten) Internodium, dessen Markschicht zum Teil zerrissen. Die Ovarien dieses Weibchen waren, wie eine nachträgliche Untersuchung mich belehrte, noch wenig entwickelt (die Kammern der Eiröhren noch kaum differenziert).
7. Ein Internodium, das zwölfte (Längsschnitt), eines Zweiges mit drei Pforten, von denen die eine, nicht in der Rinnenvertikale befindliche, nicht durchgestoßen worden ist. Größe etwa 1 : 1.

7a. Dasselbe Stück wie Nr. 7 von der Außenseite (aufgenommen als es schon trocken war); die unterste Pfortenöffnung undeutlich. Größe etwa 1 : 1.

8. An der Peripherie perforierte Querwände (Querschnitt) eines Zweiges (etwa neuntes und zehntes Internodium, ein jedes ca. 1 cm lang).

8a. Medianer Querschnitt einer die Internodialräume trennenden Querwand wie bei 8.

9. Spitzen von Zweigen eines 8 m hohen Baumes, welche die Grübchen zeigen (Achselknospen und zum Teil auch die Infloreszenzknospen abgeschnitten). Größe etwa 1 : 1.
   α) Grübchen im (von innen gezählten) vierten Internodium: ungeöffnet.
   β) Grübchen im (von innen gezählten) dritten Internodium: innen Fraßspuren, außen die Rinde verletzt und schwärzlichen Saft absondernd.
   γ) Grübchen im (von innen gezählten) vierten Internodium mit offener Pforte.
10. Zweigspitze in der Mediane längsgespalten. Dieser Spalt wurde durch drei Internodien hindurch, quer längs der Zwischenwand von *Azteca* verklebt mit gekneteter, körniger Markmasse, auf allen drei Seiten innerhalb weniger als 24 Stunden. In der Querwand verblieb ein nach außen kommunizierendes Loch (die eine Hälfte der freien Spitze nachträglich abgeschnitten). Größe 4 : 3.
11. Lebende und trockene Stengel mit Spechtlöchern. Größe 1 : 3.

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

α) Junger ca. 3½ m hoher Baumstamm. Vom 9.—16. Internodium abwärts; die Wände eines jeden Internodiums durchbrochen von sehr großen Öffnungen (die größte 50 × 20 mm reichte fast über die ganze Länge des Internodiums). In mehreren Internodien (z. B. dem elften) je zwei Öffnungen. Der größte Teil dieser Löcher in etwa einer geraden (vertikalen) Linie auf einer Seite des Stammes. Der Stamm war von der Spitze an besetzt mit *Azteca*, welche die großen, an den Rändern bereits vernarbten Löcher zum Ein- und Auslaufen benutzten. Außerdem an einigen Internodien, die von den Ameisen hergestellten Zugangspforten. Die Zwischenwände zwischen den Internodien zum Teil durchlöchert, und zwar mehrfach (bis sechsfach), andere geschlossen resp. die Löcher wieder vernarbt. Einige wenige, mit einer Wasserschicht bedeckten Aphiden, die ich hier fand, saßen an den (von den Ameisen) frisch abgenagten Kammerwänden. In einigen der durch die großen Öffnungen bloßgelegten Internodien, mitten in der *Azteca*-Kolonie, mehrere Exemplare der großen 7593 mit zahlreicher Brut. In der 18. Internodialkammer etwa 1 Dutzend *Azteca*-Puppen, und zwar nur Weibchen mit einigen Müller'schen Körperchen; im 19. und 20. Internodium mehrere hundert Larven und Arbeiterpuppen, gemischt mit Müller'schen Körperchen.

β) Junger ca. 3 m hoher Baumstamm, 2.—15. Internodium, jedes mit frischen Spuren eines Specht(?)Überfalles, sämtlich wieder an einer Seite (Vertikale) des Stengels. Kein Weibchen und sehr wenig Brut (die übrige wohl vom Specht gefressen), wenig Arbeiter.

γ) Trockener Ast eines ca. 12 m hohen lebenden Baumes. Vom Specht geschlagene Löcher. Im hohlen Innern des Zweiges Cryptoceriden. Früher, den Indizien gemäß, von *Azteca* und Raupen bewohnt.

δ) Trockener Ast von dem gleichen Baume wie bei γ. Vom Specht (?) geschlagene, größere (mehr aufgerissene) Löcher, die mit zerkleinerten Holzpartikelchen bis auf eine kleinere Öffnung wieder verklebt waren. Im hohlen Innern des Astes 7593.

12. Ein Loch im 19. Intern. eines lebenden, von Raupen besetzten Zweiges. Gr. 1 : 1.
13. Spitze des Zweiges eines 6 m hohen Baumes (die durch den Längsschnitt getrennten beiden Hälften) ohne Ameisen. Im völlig ausgefressenen, sehr dunkeln Innern (ohne Querwände!): dunkler Raupenkot, zwei 20 resp. 30 mm lange Raupen, eine Puppe und zwei Puppenhüllen, Gespinstfäden; in der feuchten Kotmasse einige kleine Fliegenmaden. Größe etwa 1 : 2.
13a. Äußerste Spitze des Zweigstückes von Fig. 12, mit der sich einspinnenden Raupe; etwa natürliche Größe.
14. Drei längsgespaltene, etwa 40 cm lange, jüngere Enden lebender Zweige eines ca. 12 m hohen Baumes. Nicht von Ameisen, sondern von Raupen bewohnt. Ausgefressen und zum Teil mit Raupenkot angefüllt; in jedem Teile (dicht an der Basis) ein Loch. Größe etwa 1 : 6.
14a. Die Spitzen der Zweigenden von Nr. 14. Größe etwa 1 : 2.
15. Blatt mit Miniergängen eines Käfers, 5743, aus Gallen (Käferpuppen) schlüpften Schmarotzerhymenopteren (trocken konserviert). Größe 1 : 3.
16. Insektenfraß an Blättern. Größe 1 : 6.

α) *Cecropia peltata*, die typischen Blattschäden, zum Teil wahrscheinlich verursacht durch die auf Seite 27 angeführten, spontan gebildeten Querrisse, zum anderen Teil vielleicht durch Raupen und Orthopteren.

β) *Cecropia peltata*, Blattstiel.

γ) *Melia Azedarach*, Zweigspitze vom Baume mit frisch getriebenen Blättern, die zum Teil bis auf den Stengel abgefressen sind. — Einzelne Blattteile am Boden liegend. Am Morgen nach dem Überfall.

δ) Zwei Blätter von *Lonicera caprifolium* (an der Pflanze).

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

17. Ungeflügelte Mantide, infolge ihrer Färbung sich nur undeutlich von der Rinde abhebend. Am Stamm auf Raub ausgehend. Größe etwa 1 : 1.
18. Vogelnest auf einem jungen, ca. 5 m hohen, mit *Azteca* besetzten Baume. Größe etwa 1 : 20.
19. Drei Äste mit zum Teil bloßgelegtem Innern (mit verschiedenen Bewohnern), abgeschnitten von einem 11 m hohen Baum mit sieben Zweigquirlen und etwa 90 Zweigen und Nebenzweigen, von denen die Hälfte von der stengelminierenden Raupe besetzt war, ohne dass jedoch schon, außer wenigen älteren abgestorbenen Ästen, der Baum äußerlich Zeichen von Verfall zeigte. Größe etwa 1 : 8.
    α) Spitze (!) des Baumes vom letzten Quirl aufwärts (in drei Abschnitten). Der jüngste Teil, vom dritten Internodium ca. 90 cm abwärts, vollständig ausgefressen, ohne Zwischenwände, mit schwärzlichen Innenwänden und Resten von Raupenkot, eine Puppe und eine Puppe in Gespinst. 48 cm entfernt von der Spitze ein 12 × 7 mm großes Loch. Der übrige Teil bis zum Quirle, 190 cm entfernt von der Vegetationsspitze, mit durchlöcherten Querwänden, besetzt mit der großen 7593 und ihrer Brut, ohne *Azteca*. Blätter und Trieb dieses Zweiges noch frisch (auf dem Bilde welk). Die bei der Gegenwart von Raupen typische Einengung des Stengels dicht vor der Spitze.
    β) 2 m langer Zweig vom untersten Astquirl; ein mit *Azteca Alfari mixta* typisch besetzter *Cecropia*-Zweig. In den ersten freien (4. u. 5.) Internodien je ein Weibchen (ein ungeflügeltes, ein geflügeltes) im 13. Internodium Separatkammer aus gekneteter Markmasse mit einem geflügelten Weibchen und drei (?) Männchen. Eier, Larven, Puppen, Arbeiter und einige weitere Geschlechtstiere. Tief unten in der Zweigrinne, etwa in der zehnten Internodialkammer, Puppen der Geschlechtstiere in großer Zahl. Keine Spechtlöcher.
    γ) Teil eines vollkommen ausgehöhlten und trockenen Zweiges mit *Cryptocerus* und Brut. Mehrere alte und frische Spechtlöcher.
20. Junger, ca. 3 m hoher, dreistämmiger Baum, aus dem Stumpf eines vor zwei Jahren gefällten Baumes in einer Capoeira. Alle drei Vegetationsspitzen abgefressen, ebenso ein großer Teil der Haarpolster. Blätter reichlich, mit geringen Spuren von Insektenfraß (Raupen). In jedem Stamme eine oder mehrere Gründungskammern mit Weibchen und Brut und einigen Arbeitern; in einer Kammer zwei junge Raupen von 7584. Größe 1 : 50.

20a Spitze eines Stammes von Nr. 20, mit abgefressener, offener Spitze und Fraßspuren an den Haarpolstern; im Innern einige mittelgroße Raupen von 7584.

21. Ca. 10 m hoher Baum an einer quelligen Stelle. Am Fuße *Philodendron* sp., rechts im Vordergrund, gestrüppartig, *Mimosa asperata*. Links unten und rechts (nicht sichtbar) einige durch 7584-Raupen zum Absterben gebrachte trockene Zweige. (In der Spitze ein das Treiben der *Azteca* betrachtender Beobachter.) Größe 1 : 120.
22. Krone einer von *Atta sexdens* entblätterten, jungen *Melia Azedarach* (wurde in den nächstfolgenden Nächten bis auf einen Zweig vollkommen kahl gefressen. Größe 1 : 40.
23. In einer Kammer (siebentes Internodium eines jungen Zweiges) ca. 400 Müller'sche Körperchen auf einem Haufen. Größe ca. 1 : 1.
24. Raupen (oder Specht?) -Loch, zugewachsen; mit Stromata einer Pyrenomycete. Größe ca. 1 : 1.
25. Haarpolster. Größe 1 : 1.
    α) Weiß, jung, noch ohne sichtbare Müller'sche Körperchen.
    β) Bräunlichweiß mit 227 Müller'schen Körperchen.
    γ) Asch-schwärzlichgrau, von abgestorbenem Blatte.

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

Fig. 1.

Fig. 4.

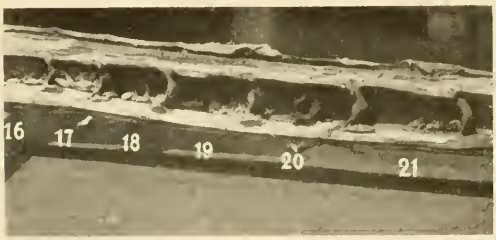

Fig. 2.

Fig. 5.

Fig. 3.

C. Fiebrig, San Bernardino.

Verlag von Georg Thieme, Leipzig.

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

Fig. 6.

Fig. 10.

Fig. 7. Fig. 12.

Fig. 11.

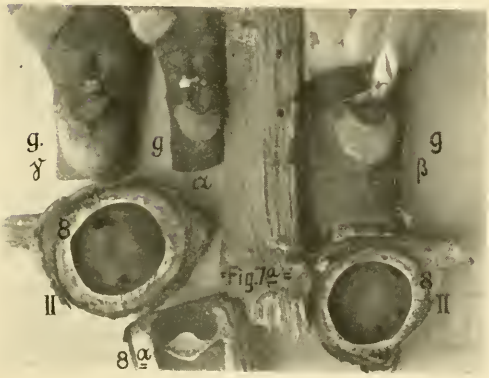

Fig. 8. Fig. 9.

Fig. 13.

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

Fig. 13a.

Fig. 15.

Fig. 14.

Fig. 16.

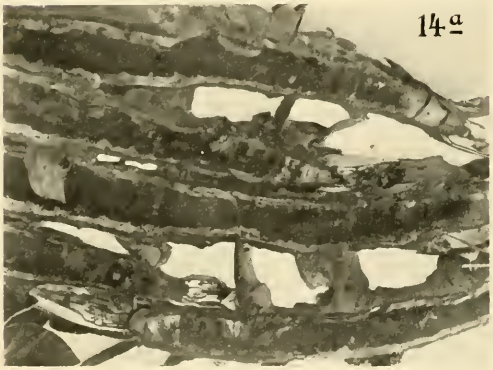

Fig. 14a.

Fig. 17.

C. Fiebrig, San Bernardino.

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

Fig. 18.

Fig. 20a.

Fig. 19.

Fig. 21.

Fig. 20.

Fig. 22.

Verlag von Georg Thieme, Leipzig.

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

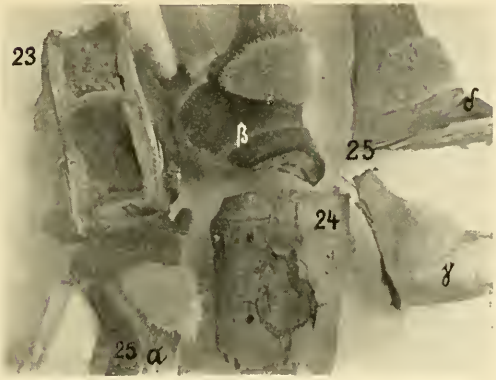

Fig. 23—25.

Fig. 28.

Fig. 26.

Fig. 29.

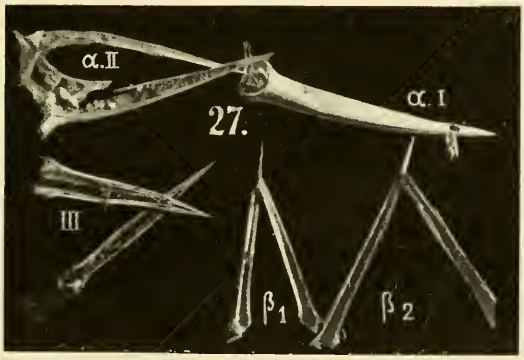

Fig. 27.

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

δ) Schwärzlich, Haare in Gruppen zusammengeklebt, Stromata einer Pyrenomycete.

26. Von Raupen ausgefressene, im Absterben begriffene Zweigspitze.

26a. Zweigspitze eines vom Blitz getroffenen Baumes mit frischen Seitentrieben.

27. Dornen von der im Chaco gefundenen gelbblühenden Mymosacee. *Acacia sp.*

α) Von Raupen ausgefressene Dornen. Größe ca. 1 : 1.

I. Von außen, aus dem Loch die Puppenhülle hängend (das Innere ausgefressen von der Larve der Tineide, die aus der Puppenhülle schlüpfte).

II. Erst teilweise ausgefressener Dorn noch mit zum Teil durch Gespinstfäden verbundene Kotmasse der Raupen; ohne Öffnung nach außen.

III. Das Innere eines solchen Dornes (wie bei I), mit Resten von Mark und Raupenkot, noch ohne Außenöffnung, von einer Raupe besetzt.

β) Ausgefressener Dorn, besetzt mit *Pseudomyrma Fiebrigi* Forel. Größe ca. 1 : 1.

I. Ohne Öffnung nach außen, aber kommunizierend mit dem Stengel der Pflanze.

II. Mit Öffnung (an der umgebrochenen Stelle).

Vertikalwanderung des Planktons und Phototaxis.

Erwiderung an J. Loeb.

Von Victor Bauer (Neapel).

J. Loeb benutzt einen gegen eine Äußerung von mir gerichteten Angriff, um die Resultate seiner bekannten Phototaxisuntersuchungen, soweit sie sich auf das Problem der periodischen Tiefenwanderung des Planktons beziehen, noch einmal im Zusammenhang darzustellen[1]). Ich glaube mich in der Erwiderung auf diesen Angriff um so eher kurz fassen zu können, als ich das Problem der Abhängigkeit der täglichen Vertikalwanderungen des Planktons vom Licht in meiner Arbeit nur kurz gestreift habe, in der es mir wesentlich um andere Dinge zu tun war. Auf die von Loeb mit herangezogenen Untersuchungen, welche mit meiner Äußerung in keinem direkten Zusammenhang stehen, werde ich daher hier nicht eingehen. Loeb's Vorwürfe beziehen sich auf meinen folgenden Passus: „Sie (nämlich „die vertikalen Wanderungen, welche der Tag- und Nachtperiode entsprechen"), setzen stets das Vorhandensein regulierender Apparate voraus, welche die Tiere bei abnehmender Tageshelligkeit in hellere Schichten hinaufführen und wiederum aus zu intensiver Beleuchtung in die schützende Tiefe hinabtauchen lassen. Ganz allgemein hat man nun die Tiefenregulierungsreflexe mit der Phototaxis oder gerichteten Bewegung in einem horizontalen Lichtgefälle identifiziert. Die bei der üblichen Phototaxis-

---

1) Loeb, J. (1908). Über Heliotropismus und die periodischen Tiefenbewegungen pelagischer Tiere. Diese Zeitschr., Vol. 28, p. 732—736.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: 29

Autor(en)/Author(s): Fiebrig Karl

Artikel/Article: Cecropia peltata und ihr Verhältnis zu Azteca Alfari, zu Atta sexdens und anderen Insekten; mit einer Notiz uÌˆber Ameisen-Dornen bei Acacia Cavenia. Ein kritischer Beitrag zur Ameisenpflanzen-Hypothese. 65-77