© 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.

Der Abonnementspreis für 24 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

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. XXX. 1. März 1910. № 5.

Inhalt: **Wasmann**, Ueber das Wesen und den Ursprung der Symphilie (Schluss). — **Semon**, Der Reizbegriff. — Ostwald, Grundriss der Kolloidchemie.

Über das Wesen und den Ursprung der Symphilie.

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

Von E. Wasmann S. J. (Luxemburg).

(Schluss).

Während Schimmer annimmt, dass *Myrmecophila acervorum* eine im Aussterben begriffene Art, und dass ihr Fehlen im größten Teile Mitteleuropas hierdurch zu erklären sei (S. 417), glaube ich im Gegenteil, dass sie erst in der Ausbreitung von Südosten her begriffen und dass ihre Anpassung an die mitteleuropäische Ameisenfauna erst im Werden ist. Hierfür spricht nicht bloß ihr geographisches Vorkommen, sondern namentlich auch die Tatsache, dass sie in verschiedenen Gegenden ihres Verbreitungsgebietes verschiedene Ameisenarten als „normale Wirte" bevorzugt. Eine derartig lokal schwankende Poikilophilie [13]) trägt sicher nicht den Stempel einer alten, durch lange Vererbung gefestigten und jetzt im Erlöschen begriffenen Anpassung, sondern umgekehrt den Stempel einer relativ jungen, noch nicht definitiv fixierten Anpassung. Vielleicht hängt auch die von Schimmer mit überzeugenden Gründen nachgewiesene parthenogenetische Fortpflanzungsweise von *Myrmecophila acervorum* mit dem Vordringen dieser Art nach Norden zusammen, während die südlichere *M. ochracea* sich noch zweigeschlechtlich fortpflanzt.

1901 (Nr. **115**) hatte ich auf Grund meiner Versuche über die Aufnahme von *M. acervorum* bei böhmischen und bei holländischen *Formica sanguinea* die Ansicht ausgesprochen, dass nicht bloß die „Unerwischbarkeit" dieser Grille und die Reinigungsdienste, die sie den Ameisen leistet, sondern auch eine erbliche instinktive Gewöhnung bestimmter Ameisenarten an jene Gäste den Grund ihrer Duldung bei den normalen Wirten bilde. Hiergegen wendet sich Schimmer (S. 461ff.), indem er gegen die Annahme eines „Grilleninstinktes" bei den Wirtsameisen von

13) Von *ποίκιλος*, bunt.

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

Myrmecophila argumentiert und seine negative Schlussfolgerung sogar dahin ausdehnt, dass es überhaupt keinen „Symphilieinstinkt" gebe. Dazu bemerke ich vor allem, dass der Schimmer'sche „Grilleninstinkt" mit der Frage nach der Existenz oder Nichtexistenz eines Symphilieinstinktes gar nichts zu tun hat, weil die vage und schwankende Anpassung von *Myrmecophila* an die Ameisen weit entfernt ist von einem echten symphiletischen Verhältnis und vielmehr demjenigen mancher diebischen Synoeken wie *Lepismina polypoda* sich nähert. Der Umstand, dass die *Myrmecophila* nach Schimmer's interessanten Beobachtungen gelegentlich ihre Wirte sogar nach echter Ameisenart zur Fütterung auffordert (ähnlich wie die *Atemeles* nach meinen Beobachtungen es tun), begründet noch kein echtes Gastverhältnis, weil die Pflege der Grille durch die Ameisen im übrigen ausgeschlossen ist. Selbst Parasiten wie *Antennophorus* reizen durch Streicheln der Kopfseiten ihrer Wirte mittelst der antennenähnlichen, verlängerten Vorderfüße dieselben „nach Ameisenart" zur Heraufwürgung eines Futtersafttropfens, und ähnlich macht es auch *Braula coeca* (nach Pérez), wenn sie auf der Oberlippe einer Honigbiene sitzt. Die Gründe, welche Schimmer gegen die Annahme eines Symphilieinstinktes überhaupt vorbringt, habe ich bereits oben (S. 136ff.) hinreichend widerlegt und brauche hier nicht weiter darauf zurückzukommen.

Dringt man etwas tiefer in das psychologische Problem ein, welches der instinktiven Duldung von *Myrmecophila* bei ihren Wirten zugrunde liegt, so wird man manche Analogien mit der instinktiven Duldung der *Dinarda*-Arten (bezw. Rassen) bei ihren normalen Wirtsameisen finden. Auch hier beruht die Duldung des Gastes im tiefsten Grunde auf seiner „Unerwischbarkeit", welche aus der Trutzgestalt von *Dinarda* entspringt, während sie bei *Myrmecophila* aus der schnellen und seitwärts ausweichenden Bewegungsweise resultiert. Auch leisten die *Dinarda* ihren Wirten manche Reinigungsdienste, indem sie die Ameisenleichen und andere Insektenreste im Neste beseitigen; manchmal nehmen sie auch in diebischer Weise an der Fütterung zweier Ameisen teil (Nr. **85**). Bei den *Dinarda*-Formen besteht allerdings eine weit festere und bestimmtere Anpassung an ihre Wirte, indem jede *Dinarda*-Form in freier Natur nur auf eine bestimmte Ameisenart (bezw. Rasse) angewiesen ist und nur bei dieser ihre normale Duldung genießt. Versetzt man aber die *Dinarda* zu fremden Ameisen, so werden sie von diesen oft heftig angegriffen und verfolgt, bis die Wirte entweder gegen den ungewohnten Eindruck, den der neue Gast auf sie anfangs machte, abgestumpft sind und die fruchtlose Verfolgung aufgeben, oder bis es ihnen endlich gelungen ist, die Käfer zu erhaschen und zu fressen. Dabei zeigte sich auch die sonderbare Erscheinung, dass in einem meiner Beobachtungsnester von *Formica sanguinea*, in welchem viele Jahre lang die *Dinarda dentata* in normaler Weise geduldet worden war, eine heftige *Dinarda*-Verfolgung ausbrach, nachdem ich einige Exemplare einer etwas größeren, fremden *Dinarda*, *D. Maerkeli* hineingesetzt hatte, die normalerweise bei *F. rufa* lebt. Letztere waren nämlich von den *sanguinea* und ihren Sklaven, auf welche sie einen ungewohnten und feindlichen Eindruck machten, verfolgt und schließlich aufgefressen worden. Daraufhin dehnten dann die Ameisen jenes Nestes dasselbe Verfahren auch auf ihre normale *Dinarda*-Art, *D. dentata*, aus und setzten die *Dinarda*-Jagd fort, bis sie sämtliche Exemplare ausgerottet hatten (Nr. **59**, **95**, **164**). Diese „öfteren Insulte gegen *Dinarda*" werden auch von Schimmer (S. 464) erwähnt, aber dabei nur Escherich als Quelle genannt. Der tiefere psychologische Sinn dieser Vorgänge dürfte sehr lehrreich sein zur richtigen Beurteilung der analogen Erscheinungen bei *Myrmecophila*. Tatsächlich werden ja die *Dinarda*-Formen bei ihren respektiven *Formica*-Wirten, *D. dentata* bei *F. sanguinea*, *Maerkeli* bei *rufa*, *Hagensi* bei *exsecta* und *pygmaea* bei *rufibarbis* normalerweise indifferent geduldet, und zwar infolge eines erblichen Instinktes, welchen Schimmer vielleicht „*Dinarda*-Instinkt" nennen würde. Es ist die erbliche Gewöhnung der Ameisen an die Sinneseindrücke, die von diesen Gästen ausgehen, was die normale Duldung derselben bewirkt. Diese erbliche Gewöhnung

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

kann aber, wie meine Versuche gezeigt haben, durch anormale Verhältnisse aufgehoben werden, indem die Ameisen dann durch eigene Erfahrung „lernen", diese Gäste zu verfolgen und zu fangen. Wer wollte aber hieraus den Schluss ziehen, es gebe überhaupt keine erbliche instinktive Duldung von *Dinarda* bei ihren normalen Wirten? Das wäre eine Behauptung, die den Tatsachen ins Angesicht schlagen würde. Aber eben diesen falschen Schluss hat Schimmer aus seinen Versuchen über die internationalen Beziehungen von *Myrmecophila* gezogen. Da unter anormalen Verhältnissen die Aufmerksamkeit der Ameisen in feindlicher Weise auf die *Myrmecophila* gelenkt werden, und es dann den Ameisen auch manchmal wirklich gelingen kann, diese Grillen zu fangen und zu töten, so folgert Schimmer hieraus, dass *Myrmecophila* auch bei ihren normalen Wirten unter normalen Verhältnissen nicht instinktiv geduldet werde; es gebe deshalb keinen „erblichen Instinkt" der *Myrmecophila*-Duldung bei den Ameisen!

Wie unbegründet diese Schlussfolgerung ist, sieht man sofort aus dem Vergleich mit den ebenerwähnten analogen Vorgängen bei *Dinarda*. Die Ameisen sind keine „Reflexmaschinen", und deshalb kann auch ihre erbliche Gewöhnung an bestimmte Sinneseindrücke, welche die normale Duldung von *Dinarda* und von *Myrmecophila* zur Folge hat, durch neue Sinneseindrücke aufgehoben werden, indem mittelst der individuellen Erfahrung der Ameise neue Assoziationen sich bilden, welche die instinktive Handlungsweise der Ameisen abändern, modifizieren. Aber folgt hieraus etwa, dass der betreffende Instinkt, welcher auf diesem Wege modifiziert worden ist, gar nicht existiert habe? Das ist eben der falsche Schluss, welchen Schimmer gezogen hat. Wollte man wegen der gelegentlichen Modifizierung eines Instinktes infolge der individuellen Erfahrung des Tieres den betreffenden Instinkt einfach leugnen, so müsste man folgerichtig die Existenz aller erblichen Instinkte bei den Ameisen und im Tierreich überhaupt leugnen; denn diese Instinkte sind keine mechanischen Automatismen, sondern werden durch die Sinnesempfindung und die Sinneserfahrung des Tieres geleitet und können deshalb, namentlich unter anormalen Verhältnissen, mannigfache Abänderungen und Störungen in ihrer Äußerungsweise erleiden. Dies ist beispielsweise auch beim Brutpflegeinstinkte der Ameisen der Fall, dessen Betätigung durch anormale Einflüsse so gestört werden kann, dass die Ameisen ihre eigenen Larven auffressen, oder dass sie krüppelhafte Zwischenformen von Weibchen und Arbeiterinnen (Pseudogynen) statt der normalen Weibchen erziehen. Will man deshalb etwa die Existenz eines Brutpflegeinstinktes bei den Ameisen in Abrede stellen? Ich glaube hiermit Schimmer's Beweisführung in bezug auf den „Grilleninstinkt" auf ihren wahren Wert zurückgeführt zu haben. Die Momente, welche von Seite der *Myrmecophila* ihre Behandlungsweise durch die Ameisen begründen, hat er recht gut dargelegt. Aber das psychische Korrelat dieses Problems von seiten der Wirte hat er ganz vernachlässigt und ist deshalb zu irrtümlichen Schlussfolgerungen gelangt. Gegen die Annahme eines Symphilieinstinktes hat er dadurch jedenfalls nicht das geringste bewiesen.

Als Schlussergebnis dieses Abschnittes stelle ich den Satz auf:

Die Symphilieinstinkte der Ameisen (bezw. der Termiten) sind im Laufe der Stammesgeschichte erworbene, erblich gewordene Differenzierungen und Spezialisierungen des allgemeinen Brutpflege- und Adoptionstriebes jener geselligen Insekten. Wegen ihrer erblichen Beziehung auf die Adoption und die Pflege bestimmter echter Gäste sind sie als „besondere Instinkte" zu betrachten. Ihre Annahme ist zur Erklärung der einschlägigen Tatsachen notwendig.

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

3. Der Ursprung der Symphilie und die „Amikalselektion".

Die Symphilie beruht auf Anpassung fremder Insektenarten an die Symbiose mit Ameisen (bezw. Termiten). Sie ist das Ergebnis eines Entwickelungsprozesses, durch welchen frühere Synoeken oder sogar Synechtren[14]) allmählich eine höhere Stufe des Gastverhältnisses erstiegen. Der Anpassungsprozess, dessen Ergebnis die heutigen symphyletischen Beziehungen sind, ist von einer doppelten Seite zu betrachten: von Seite der Gäste und von Seite der Wirte.

Von seiten der Gäste umschließt er die Entwickelung jener morphologischen und biologischen Anpassungscharaktere, welche sie zu „echten Gästen" machen: die Ausbildung bestimmter äußerer Exsudatorgane (Trichome, Hautporen, Hautgruben, Exsudatknospen) und innere Exsudatgewebe (Fettgewebe, Drüsengewebe, Blutgewebe, vgl. Nr. **134**), sowie auch jener Instinkte der Gäste, durch welche sie in geselligen Verkehr mit ihren Wirten treten und sich deren gastliche Pflege sichern (aktive Mimikry in der Ameisenähnlichkeit des Benehmens, namentlich des Fühlerverkehrs und der Aufforderung zur Fütterung, in der Körperhaltung der Käfer (*Lomechusa, Atemeles*) und ihrer Larven etc.). Auf seiten der Wirte entspricht dieser Entwickelung der Anpassungscharaktere der Gäste eine bestimmte Differenzierung und Spezialisierung des Adoptions- und Brutpflegeinstinktes, welche vielfach zur Entstehung erblicher Symphilieinstinkte führte.

Die Beziehung zwischen der Entwickelung der Anpassungscharaktere der Gäste und der entsprechenden Instinkte der Wirte ist stets als eine reziproke zu denken, die auf wechselseitiger Beeinflussung beruht. Indem jene Gäste, welche eine höhere Ausbildung der symphilen Exsudatorgane und Exsudatgewebe erreichten, eine eifrigere Pflege von Seite ihrer Wirte genossen, erhielten sie immer günstigere Bedingungen für die Vererbung und Weiterentwickelung ihrer Anpassungscharaktere; indem andererseits die Wirte ihre Pflege immer eifriger bestimmten echten Gastarten zuwandten, wurden auch jene Instinktmodifikationen der Wirte, die sich auf die Symphilenpflege bezogen, immer mehr spezialisiert und gesteigert.

I. Betrachten wir nun die Faktoren für die Entwickelung der Symphilie etwas näher, und zwar zuerst von seiten der Gäste.

a) Den grundlegenden Faktor für diese Entwickelung bilden jene organisch-psychischen Eigentümlichkeiten, welche bei den Vor-

---

14) Über den doppelten Ursprung der Symphilie vgl. schon **130**, S. 90. Wie aus ursprünglich feindlich verfolgten Eindringlingen zuerst geduldete Einmieter und dann echte Gäste werden können, zeigt sich besonders schön an der Familie der Paussiden (Nr. **76**, **133**, **142**, **143**, **157**).

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

fahren der heutigen Symphilen die Ausbildung bestimmter Exsudatorgane und Exsudatgewebe sowie die Anknüpfung gastlicher Beziehungen zu Ameisen oder zu Termiten ermöglichten; mit anderen Worten: die eigentümlichen organisch-psychischen Konstitutionen der Stammformen. So müssen wir beispielsweise für die Stammform der *Lomechusini* voraussetzen, dass sie die Anlage zur Verbreiterung der Körperform, zur Erweiterung und Aushöhlung des Halsschildes, zur reichlichen Entwickelung lateraler Trichome an den Abdominalsegmenten und zur Hypertrophie des Fettgewebes besaß; in der Beschaffenheit ihres Nervensystems musste ferner die Disposition zur Erwerbung einer aktiven Ameisenmimikry, namentlich eines ameisenähnlichen Fühlerverkehrs, liegen. Alle diese Anlagen sind aber in den allgemeinen Eigentümlichkeiten des Kurzflüglertypus, wenngleich nur schwach ausgeprägt, schon vorhanden und boten deshalb die erforderlichen Anknüpfungspunkte für die Entwickelung der Symphilie bei den *Lomechusini*. Wenn ich diese Anlagen als „innere Entwickelungsgesetze" bezeichne, so meine ich offenbar damit nichts „Mystisches" oder „Übernatürliches", wie Escherich, Plate und andere befangene Kritiker mir wiederholt untergeschoben haben; denn die organisch-psychische Konstitution der Stammformen unserer Symphilen ist ihrerseits wiederum als das Endergebnis eines vorausgegangenen natürlichen Entwickelungsprozesses zu denken, durch welchen die Familien- und Gattungseigentümlichkeiten der betreffenden Stammformen im Laufe der Phylogenese sich spezialisiert haben. Ebenso wie die Entwickelung der Färbung und Zeichnung der Insekten bestimmten inneren Gesetzen unterliegt, so unterliegt auch die Entwickelung der Körperform, des äußeren Hautskelettes mit seinen Trichomen und diejenige der Körpergewebe der Insekten bestimmten organischen Gesetzen, welche für die Anpassungscharaktere der Ameisengäste und Termitengäste die Grundlage bilden. Einige Beispiele werden dies erläutern.

Die Fühler der Paussiden zeigen die Eigentümlichkeit, unter den myrmekophilen Anpassungsverhältnissen die normale Gliederzahl (11) in der verschiedensten Weise zu reduzieren bis auf 10, 6 (5) oder 2 Glieder, indem die benachbarten Glieder untereinander verwachsen; dabei kann die nur mehr eingliedrige Fühlerkeule alle nur denkbaren Gestalten annehmen. Bei keiner anderen Käferfamilie treffen wir eine so hohe Modifikationsfähigkeit der Fühlerbildung, und wir müssen deshalb annehmen, dass sie in der „organischen Konstitution", in den „inneren Entwickelungsgesetzen" der Paussiden in besonderer Weise begründet ist und dadurch ihre Mitglieder zu den mannigfaltigsten symphilen Anpassungen befähigt. Ferner zeigt der Kopf der Staphyliniden in den Unterfamilien der Aleocharinen und der Paederinen eine auffallende Neigung zur

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

Verlängerung statt zur Verbreiterung, wenn er im Vergleich zum Halsschild an Umfang zunehmen und dadurch den relativ großen Ameisenkopf „nachahmen“ soll; nur dadurch ist es erklärlich, weshalb wir bei den Dorylinengästen des Mimikrytypus aus dieser Familie, bei *Mimeciton*, *Ecitophya*, *Dorylomimus*, *Dorylostethus*, *Ecitonides* u. s. w., welche die Körperform ihrer Wirte imitieren, einen exzessiv verlängerten, aber nur schwach verbreiterten Kopf als Abbild des betreffenden Ameisenkopfes antreffen (Nr. **164**).

b) Von den grundlegenden Faktoren, die wir in den inneren Entwickelungsgesetzen der Stammformen gefunden haben, wenden wir uns jetzt zu den treibenden Faktoren der Stammesentwickelung bei den echten Gästen der Ameisen und der Termiten. Es boten sich hier eine Reihe verschiedener Entwickelungsmöglichkeiten, die nur in der Anlage vorhanden und in ihren Grenzen vorbestimmt waren; aber wir müssen nun die Künstlerhand suchen, welche aus diesem Rohmaterial die oft so abenteuerlichen Gestalten der Symphilen, die bei Formen wie *Spirachtha* und *Termitomimus* selbst die abenteuerlichste Phantasie übertreffen, herausgemeißelt hat.

Für die Entwickelung der Exsudatorgane und Exsudatgewebe der echten Gäste müssen wir wohl vor allem eine direkte Reizwirkung als fördernden Faktor annehmen, indem jene Körperteile der Gäste, an denen sie von ihren Wirten hauptsächlich beleckt werden, durch den auf die Trichome und Hautporen ausgeübten Reiz zur rascheren Zellvermehrung angeregt wurden. In diesem Sinne kann man hier wohl den beliebten Satz des Lamarck'schen Prinzips der direkten Anpassung anwenden: „la fonction crée l'organe.“ Diese Reizwirkung allein erklärt jedoch nicht in ausreichendem Maße die so mannigfaltige und hochgradige Entwickelung jener symphilen Anpassungscharaktere. Wir müssen für letztere auch verschiedene Formen der Selektion zu Hilfe nehmen und ihnen einen bedeutenden Anteil an dem hypothetischen Entwickelungsprozesse der echten Gäste zuschreiben.

Die Personalselektion, das Überleben der passendsten Individuen, diente zur Ausmerzung der minder gut ausgerüsteten Konkurrenten, welche für die oft gewaltsame Behandlung durch die Ameisen minder widerstandsfähig waren und ihren Wirten auch einen zu geringen Pflegereiz boten, weshalb sie schlechter ernährt wurden. Auch die Germinalselektion Weismann's konnte in diesen Entwickelungsprozess eingreifen, indem sie jene Keimesanlagen der Gäste verstärkte und befestigte, welche auf die Steigerung der symphyletischen Beziehungen sich bezogen. Eine Hauptrolle spielt jedoch die Amikalselektion, d. h. die positive instinktive Zuchtwahl, welche von den Ameisen und den Termiten gegenüber ihren echten Gästen ausgeübt wurde.

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

c) Schon 1897 (Nr. 60) hatte ich den Begriff der Amikalselektion aufgestellt, um die so ungeheuere Mannigfaltigkeit der Fühlerbildung bei den *Paussini* und *Clavigerini* zu erklären. Dieselbe übertrifft an Vielgestaltigkeit und Abenteuerlichkeit sogar die Produkte der künstlichen Zuchtwahl des Menschen an den verschiedenen Taubenrassen. Sie macht den Eindruck einer von bestimmten „Geschmacksrichtungen" geleiteten Auslese, welche bei den Ameisen und Termiten selbstverständlich nur als eine instinktive Bevorzugung der ihnen angenehmeren Gastformen gedacht werden kann, nicht aber als eine auf ästhetischen Motiven beruhende, bewusst zielstrebige Auslese, wie bei der künstlichen Zuchtwahl des Menschen.

Ich hatte dann 1904 (Nr. 143, S. 258ff.) und 1906 (Nr. 157, S. 380ff.) des Näheren gezeigt, dass wir die spezifische Differenzierung der Fühlerformen in der Gattung *Paussus* durch die Naturzüchtung Darwin's nicht hinreichend zu erklären vermögen. Durch die Naturauslese konnten nur die minder zweckmäßigen Fühlerformen als nicht existenzfähig ausgemerzt werden; die strenge Anpassungsnotwendigkeit, die diesem Prozesse zugrunde liegt, musste auf die Einförmigkeit der Fühlerbildung bei *Paussus* hinarbeiten, auf die Heranzüchtung einer einzigen oder weniger Fühlerformen, die als Exsudatorgane und Transportorgane sich am „zweckmäßigsten" erwiesen. Die Tatsachen bieten uns aber das gerade Gegenteil hiervon, nämlich eine ungeheuere Mannigfaltigkeit der Fühlergestalten. Letztere muss daher einen anderen Grund haben, und diesen suchte ich in der instinktiven Vorliebe der Ameisen für gewisse Formen der Fühlerkeule bei ihren *Paussus*, und auch heute noch vermag ich keine bessere Erklärung für jene Erscheinung zu finden als die ebenerwähnte „Amikalselektion".

Dieselbe unterscheidet sich von der Naturzüchtung dadurch, dass sie kein bloß negativer Faktor — das Überleben des Passendsten — ist, sondern eine positive Auslese darstellt, welche die Wirte gegenüber ihren Gästen ausüben. Dieselbe geht so weit, dass z. B. *Formica sanguinea* und *rufa*, wie ich in meinen Beobachtungsnestern wiederholt konstatierte (Nr. 162, S. 290), unter zahlreichen *Lomechusa*, die man ihnen zugesellt, meist nur ein oder höchstens zwei Pärchen zur „Nachzucht" auslesen, indem sie nur diese Pärchen zur Kopula gelangen lassen, die übrigen dagegen nicht; letztere sind dann schließlich gezwungen, das Nest zu verlassen und andere Kolonien ihrer Wirtsart zur Fortpflanzung aufzusuchen. Hieraus erhellt, dass die Amikalselektion als positive Selektionsform durchaus verschieden ist von der Naturalselektion, und sich weit mehr der künstlichen Zuchtwahl nähert, welche der Mensch gegenüber seinen Haustieren ausübt. Sie unterscheidet sich von letzterer jedoch dadurch, dass sie eine instinktive, keine intelli-

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

gente Auslese ist. Von der Sexualselektion Darwin's ist die Amikalselektion dadurch verschieden, dass sie nicht auf die Züchtung von sekundären Geschlechtsdifferenzen, sondern von symphilen Anpassungscharakteren gerichtet ist.

Die Naturalselektion behält ihre Bedeutung hauptsächlich für jene Anpassungscharaktere der echten Gäste, welche die passive Dauerfestigkeit derselben gegenüber der Behandlung durch ihre Wirte bewirken. Hierher gehört z. B. die breite, kräftige Körpergestalt von *Lomechusa*, die Standfestigkeit ihrer Beine, durch die sie sich auf der Unterlage festzuklammern vermag, wenn die Ameisen sie fortschleppen wollen, ferner auch die starke Verdickung der aufgebogenen Halsschildränder, welche, wie meine Beobachtungen an *Atemeles* gezeigt haben, durch die kräftigen *Formica*-Kiefer sonst leicht verletzt werden könnten, u. s. w. Aber für jene Charaktere, welche die Symphilen zu „Lieblingen" ihrer Wirte machen und durch welche die Gäste eine instinktive Anziehungskraft auf letztere ausüben, glaube ich der Amikalselektion wenigstens die Hauptrolle zuschreiben zu müssen.

In welcher Beziehung steht nun die Amikalselektion zum Symphilieinstinkt? Der Symphilieinstinkt ist der Träger der Amikalselektion. Letztere ist nichts weiter als eine Funktion des ersteren; denn sie stellt die züchtende Wirkung dar, welche der Symphilieinstinkt der Ameisen und der Termiten auf die Entwickelung ihrer echten Gäste ausgeübt hat und noch ausübt. Daher wird durch die Amikalselektion auch die direkte Anpassung der Gäste an ihre Wirte bewirkt, welche hauptsächlich auf der Entwickelung der Exsudatorgane und Exsudatgewebe beruht; denn die letztere haben wir oben als eine Folge des Reizes kennen glernt, welcher bei der Beleckung der Gäste durch die Wirte auf die Organe der ersteren ausgeübt wird. Dass die Fütterung der Gäste aus dem Munde ihrer Wirte und die Brutpflege ihrer Larven durch die Wirte in den Bereich der Amikalselektion fällt, bedarf wohl keiner weiteren Erörterung.

Wir dürfen daher mit Recht den Satz aufstellen:

Die echten Ameisengäste und Termitengäste sind ein Züchtungsprodukt des Symphilieinstinktes ihrer Wirte vermittelst der Amikalselektion.

d) Es erübrigt noch, einige Einwendungen zu prüfen, welche gegen die Annahme einer Amikalselektion erhoben worden sind.

Escherich 1902 (Algerische Myrmekophilen S. 659) meinte, es sei nur bildlich und in gewissem Sinne anthropomorphistisch gesprochen, wenn man die Symphilen „Züchtungsprodukte der Ameisen" nenne; deshalb müsse man sich dieser Ausdrucksweise besser gänzlich enthalten, da sie sonst zu Missverständnissen führen könnte.

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

Hierauf ist zu erwidern, dass die Züchtung der echten Gäste durch ihre Wirte allerdings insofern nur bildlich zu verstehen ist, als jene Züchtung keine absichtliche, zielbewusste, sondern nur eine instinktive, des Zweckes unbewusste, Auslese darstellt. Die „Missverständnisse", welche Escherich befürchtet, sind dadurch wohl hinlänglich beseitigt. Sonst müsste man aus demselben Grunde a fortiori den Ausdruck „Naturzüchtung" als missverständlich ablehnen, weil bei dieser Selektionsform nicht einmal eine instinktive Züchtungstendenz von seiten des „Züchters" vorliegt. Letztere Ausdrucksweise ist also in noch höherem Grade „bildlich und anthropomorphistisch", und doch ist sie zu allgemeiner Geltung gelangt.

Ferner glaubt Escherich, es sei überhaupt unberechtigt, die „Amikalselektion" als eine besondere Form der Selektion aufzustellen; denn sie sei nicht verschieden von der Naturalselektion. „Überall, wo zwei verschiedene Organismen in irgendwelche Verbindung treten, finden solche ‚Amikalzüchtungen' statt. Auch wo Pflanzen mit Tieren miteinander in Beziehung treten, ist ähnliches zu beobachten, z. B. bei den fleischfressenden Pflanzen, und hier kann man doch gewiss nicht von einer ‚Amikalselektion' reden. Die auffallende Färbung von *Nepenthes* und die Honigdrüsen auf dem Rande der Kanne sind auch, wenn wir wollen, Züchtungsprodukte der honigsuchenden Insekten, trotzdem sie lediglich dazu dienen, letztere in die Falle, aus welcher es kein Entrinnen mehr gibt, zu locken."

Hierauf erwidere ich folgendes. Dass die Amikalselektion, d. h. die instinktive Zuchtwahl, welche die Ameisen (und Termiten) gegenüber ihren echten Gästen ausüben, verschieden ist von der Naturalselektion, geht bereits aus ihrem Begriffe als einer positiven, vom Instinkte der Ameisen (Termiten) geleiteten Auslese hervor; die Naturalselektion dagegen ist ein rein negativer Faktor; sie besagt bloß das Überleben des Passendsten durch die Ausrottung des Unpassenden oder minder Passenden. Das von Escherich selbst gewählte Beispiel wird dies beleuchten. Dass die Insekten die auffallende Färbung von *Nepenthes* und die „Honigdrüsen" auf dem Rande ihrer Kanne „gezüchtet haben", bedeutet mit anderen Worten bloß, dass jene *Nepenthes*, welche bessere Lockmittel besaßen, in höherem Maße von Insekten besucht wurden und dadurch im Kampfe ums Dasein einen Vorteil vor ihren Mitbewerbern hatten. Aber in diesem Vorgange ist keineswegs eine aktive Züchtung der Eigenschaften der Pflanze durch die Insekten eingeschlossen. Von „Amikalselektion" kann daher hier keine Rede sein. Die Parallele, welche Escherich zwischen der Züchtung der Lockmittel von *Nepenthes* durch die Ameisen, und der Züchtung der

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

Exsudatorgane von *Lomechusa* weiterhin zieht, weist daher eine klaffende Lücke auf. Letztere Organe werden nicht bloß — wie Escherich allerdings behauptet —, durch die Naturalselektion gezüchtet, sondern sie sind auch das Produkt der direkten Reizwirkung, welche durch die Beleckung von Seite der Ameisen auf jene Organe der Gäste ausgeübt wird; sie sind ferner ein Produkt der instinktiven Pflege, welche die Ameisen ihren echten Gästen angedeihen lassen. Hier können wir demnach wirklich von „Amikalselektion" sprechen, bei *Nepenthes* dagegen nicht.

Ebensowenig hat auch die von Escherich ebendaselbst erwähnte „Züchtung" von *Sitaris* durch *Anthophora* irgend etwas mit „Amikalselektion" zu tun. Hier haben wir eine rein einseitige Anpassung eines Parasiten an den Brutraub in den Bienennestern; die Bienen müssen sich rein passiv dazu hergeben, die Triungulinus-Larven von *Sitaris*, die sich auf den Blüten an sie anklammern, in ihre eigenen Nester zu tragen. Escherich's Frage, „brauchten wir da etwa noch einen Faktor wie Amikalselektion zu Hilfe zu nehmen", war deshalb vollständig entbehrlich.

Ich glaube, hiermit Escherich's Einwendungen gegen die Annahme einer Amikalselektion hinreichend widerlegt zu haben. Übrigens hatte ich dieselben bereits 1903 (Nr. **134**, S. 308) als nicht beweiskräftig zurückgewiesen.

Ferner hat mein geschätzter Kollege Dahl 1907[15]) eingewendet, die „Amikalselektion" sei identisch mit dem von ihm schon 1884 aufgestellten Begriffe der „Überentwickelung", wonach eine Eigenschaft, welche zunächst gewisse Vorteile gewährt, bei ihrer Weiterentwickelung schließlich sogar Nachteile erzeugen kann. So verhalte es sich auch mit der *Lomechusa*-Zucht der Ameisen; die Überentwickelung derselben habe schließlich für die Züchter selbst zu verderblichen Folgen geführt.

Auch hier liegen wiederum Begriffsverwechslungen vor, wie ich bereits 1908[16]) gezeigt habe. Der Begriff der Überentwickelung hat mit dem Begriffe der Amikalselektion an sich gar nichts zu tun. Die Amikalselektion beruht auf dem Symphilieinstinkte der Ameisen, auf ihrer erblichen Neigung zur Pflege und Zucht bestimmter ihnen angenehmer Tierarten. Sie ist die durch jenen Instinkt bewirkte Auslese, welche die Entwickelung der Anpassungscharaktere der Symphilen aktiv fördert. Die nachteiligen Folgen, welche jener Instinkt bei der *Lomechusa*-Zucht für die Ameisen hat, gehören offenbar gar nicht in die Betrachtungsweise der Amikalselektion von seiten der Gäste, sondern von seiten der Wirte,

15) Die Redeschlacht in Berlin über die Tragweite der Abstammungslehre (Naturw. Wochenschr. 1907, Nr. 40. Separat, Jena 1908).

16) Zur Diskussion über die Tragweite der Abstammungslehre (Naturw. Wochenschr. 1908, Nr. 4).

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

mit der wir uns unten näher zu beschäftigen haben. Dass die Folgen der Amikalselektion in manchen Fällen — jedoch nicht allgemein, wie bereits oben im ersten Teile dieser Arbeit gezeigt wurde — für die Wirte selber nachteilig sind, beweist wohl, dass der Symphilieinstinkt der Ameisen einer für sie selber schädlichen Überentwickelung fähig ist, aber es beweist keineswegs, dass der Begriff der „Amikalselektion" mit dem Begriffe der „Überentwickelung" zusammenfällt, wie Dahl behauptet.

Der Begriff der „Hypertelie" ist bereits 1883 durch Brunner von Wattenwyl[17]) für gewisse, über das Ziel hinausschießende Mimikryfälle aufgestellt worden. Er bezeichnet die Überentwickelung von ursprünglich zweckmäßigen Eigentümlichkeiten bis über die Grenze der Zweckmäßigkeit hinaus. Dahl hingegen will den Begriff der Überentwickelung nur für jene Fälle gelten lassen, wo die Weiterbildung einer anfangs nützlichen Eigenschaft schließlich nicht bloß indifferent, sondern für ihre Besitzer sogar schädlich wird[18]). Nur dadurch unterscheidet sich seine „Überentwickelung" von der „Hypertelie" Brunner's. Solche Überentwickelungen kommen allerdings bei sehr verschiedenen Organen und Instinkten im Tierreich vor: bei den Hauern im Oberkiefer des Hirschebers, welche die Oberlippe durchbohren, bei den Augen mancher männlicher Spinnen, welche exzessive Größenverhältnisse annehmen können (Dahl), bei der Sklavenzucht der Ameisen, welche in manchen Fällen die parasitische Degeneration der Herrenart herbeiführen kann, bei der Symphilie der Ameisen, welche manchmal die Wirtskolonien schwer schädigen kann, u. s. w. Von der Form der Selektion, durch welche die betreffende Überentwickelung eingeleitet wurde, ist der Begriff der Überentwickelung gänzlich unabhängig; denn sowohl die Naturalselektion als die Sexualselektion als die Amikalselektion können zu Überentwickelungen führen. Letztere beruhen einfach auf der „Nichtumkehrbarkeit phylogenetischer Prozesse" (Dollo). Es war deshalb von Dahl völlig verfehlt, den Begriff der Amikalselektion deswegen ablehnen zu wollen, weil er mit Überentwickelung „gleichbedeutend" sei! Ebensowenig als wir den Begriff der Sklavenzucht (Dulosis) bei den Ameisen mit dem Begriff der Überentwickelung verwechseln dürfen, weil die Sklavenzucht einer Überentwickelung fähig ist, ebensowenig darf man den Begriff der Amikalselektion deshalb für überflüssig erklären, weil der Symphilieinstinkt, auf

17) Über hypertelische Nachahmungen bei den Orthopteren (Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 1883, S. 247—249).

18) So fasst er diesen Begriff wenigstens neuerdings in der Naturw. Wochenschr. 1908, Nr. 11, S. 163, um ihn von Brunner's Hypertelie zu unterscheiden. Früher (Die Notwendigkeit der Religion, 1886, S. 35ff.) war von einer solchen Unterscheidung noch keine Rede.

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

welchem die Amikalselektion beruht, eine Überentwickelung aufweisen kann. Hiermit dürften Dahl's Einwände gegen die Annahme einer „Amikalselektion" erledigt sein.

Die Ausdehnung, welche H. Friedmann 1904[19]) dem Begriffe der Amikalselektion gegeben hat, indem er ihn auf alle friedlichen Beziehungen zwischen verschiedenen Organismenarten ausdehnte, hat mit dem ursprünglichen Begriff dieses Wortes wenig zu tun und scheint mir nur zu Unklarheiten zu führen. Als Amikalselektion im eigentlichen Sinne darf man nur die Züchtung bestimmter echter Gäste oder Koloniegenossen durch den Symphilieinstinkt ihrer Wirte bezeichnen. Diese Erscheinung kommt aber, soweit bisher bekannt, nur in den Staaten der Ameisen und der Termiten vor.

[Die soeben in die Definition der Amikalselektion eingefügten Worte „oder Koloniegenossen" sind nötig geworden durch die neue, recht gut begründete Exsudattheorie N. Holmgren's, welche auch die Züchtung bestimmter Kasten im Termitenstaate auf die Amikalselektion zurückführt. Die Grundlage ist hierbei dieselbe wie bei der Züchtung der echten Gäste, nämlich die Ausscheidung von angenehmen Exsudaten durch die Pfleglinge, durch welche die Wirte (Ammen) zu einer bestimmten Pflegeweise derselben gereizt werden. Ich werde demnächst in einer eigenen Arbeit auf die neue Exsudattheorie Holmgren's zurückkommen. (Auf den Korrekturbogen beigefügt. E. W.)]

Wir haben bisher die Entwickelung der Symphilie inbezug auf die Gäste betrachtet; wenden wir uns nun zur Betrachtung des korrelaten Entwickelungsprozesses von seiten der Wirte.

II. Der im zweiten Teil der vorliegenden Arbeit (S. 132ff.) erbrachte Nachweis, dass es tatsächlich bestimmte erbliche Symphilieinstinkte bei den Ameisen gibt, welche stammesgeschichtliche Differenzierungen und Spezialisierungen des allgemeinen Brutpflege- und Adoptionsinstinktes darstellen, braucht hier nicht wiederholt zu werden. An dieser Stelle haben wir nur zu erwägen, wie diese Instinkte entstanden sein können, und in welchem Verhältnis sie zur Selektionstheorie stehen.

a) Wir müssen für die stammesgeschichtliche Entwickelung jener Instinkte innere, grundlegende und äußere, treibende Faktoren unterscheiden. Die grundlegenden Faktoren sind bereits im ersten und zweiten Abschnitte (S. 131ff.) dargelegt worden. Der Symphilieinstinkt beruht auf einer Ausdehnung des Geselligkeits- und Brutpflegetriebes der Ameisen auf bestimmte fremde Tierarten; er ist daher aus dem letzteren ursächlich hervorgegangen. Seine zweite Grundlage ist der Nahrungsinstinkt der Ameisen, der

19) Die Konvergenz der Organismen, S. 187 ff.

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

sich in ihrer Naschhaftigkeit äußert, in ihrer Vorliebe für die angenehmen Exsudate der Gäste. Wenn letztere auch keinen Nährwert besitzen wie die zuckerhaltigen Exkremente der Aphiden, so bieten sie doch eine angenehme Reizquelle, und eben wegen dieses Reizes hegen und pflegen die Ameisen ihre echten Gäste. Falls wir daher bei der Entwickelung der Symphilieinstinkte der Ameisen von „inneren Entwickelungsgesetzen" reden, so meinen wir damit nichts anderes als die ebenerwähnten Grundinstinkte der Ameisen, aus deren Kombinierung und Differenzierung die heutigen Symphilieinstinkte hervorgingen. Also auch hier bedeuten die inneren Entwickelungsgesetze nichts Mystisches oder Mysteriöses, sondern etwas durchaus Natürliches, was ich meinen Kritikern nochmals bemerken möchte.

b) Zu diesen inneren, grundlegenden Faktoren mussten sich für die Entwickelung des Symphilieinstinktes aber auch äußere, treibende Faktoren gesellen; und diese müssen wir auch hier vor allem in der direkten Reizwirkung suchen, welche die Gäste auf die instinktiven Anlagen ihrer Wirte ausübten, also im Lamarck'schen Prinzip der direkten Anpassung. Wenn auch auf seiten der Wirte keine besonderen morphologischen Anpassungscharaktere an die Pflege ihrer echten Gäste sich ausgebildet haben, so spezialisierten sich doch ihre Instinkte in ganz bestimmter Richtung, indem die eine Art diese, die andere jene Symphilen vorzugsweise pflegte und dadurch allmählich einen erblichen Instinkt zur Pflege und Zucht bestimmter echter Gäste erwarb. Dass wir die Entstehung solcher erblicher Symphilieinstinkte annehmen müssen, wird durch die Existenz derselben hinreichend bewiesen. Aber wie sie sich durch Vererbung erworbener Eigenschaften ausbilden konnten, das ist eine andere Frage, die schwieriger zu lösen ist. Schon oben (S. 137) wurde darauf aufmerksam gemacht, dass man sich gegen die Möglichkeit einer solchen Entwickelung keineswegs auf das beliebte Axiom berufen kann: „die Arbeiterinnen pflanzen sich nicht fort, also können sie auch keine individuellen Instinkteigentümlichkeiten vererben." Denn durch die Parthenogenese der Arbeiterinnen ist eine solche Vererbung wohl möglich[20]), welche durch das Keimplasma der Männchen vermittelt wird, die von den Arbeiterinnen erzeugt werden. Da ferner die jungen Weibchen (manchmal selbst die alten Königinnen) an der Gastpflege in den Nestern teilnehmen, ist auch eine direkte Beeinflussung des Keimplasmas der Weibchen keineswegs ausgeschlossen, wenn man nicht mit Weismann jeg-

20) 1891 (Nr. 21, S. 219) glaubte ich diese Erklärung ablehnen zu müssen. Seither habe ich mich jedoch davon überzeugt, dass die Parthenogenese bei Ameisen auch unter natürlichen Verhältnissen häufiger vorkommt, als man früher annahm (vgl. Nr. 149 u. 161).

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

lichen physiologischen Zusammenhang des Somas mit dem Keimplasma leugnet. Jedenfalls ist die Vererbung erworbener Eigenschaften der einzige Weg, auf welchem die tatsächliche Existenz der Symphilieinstinkte erklärt werden kann.

c) Dies führt uns auf das Verhältnis der Selektion zu jenem Entwickelungsprozess. Bei der Entstehung solcher Instinkte der Arbeiterinnen, welche für die Erhaltung der betreffenden Kolonien und der ganzen Art nützlich sind, kann ohne Zweifel die Naturalselektion eingreifen, um eine bestimmte Entwickelungsrichtung, die durch die inneren Faktoren bereits in ihren Anfängen vorhanden ist, durch ihre negative Auslese zu fördern. Denn jene Ameisenweibchen, in deren Keimplasma die Anlage zu zweckmäßigeren Instinkten der Arbeiterinnen latent war, vermochten existenzfähigere Kolonien zu gründen und hatten deshalb einen Vorteil im Kampfe ums Dasein, indem sie auch selber leichter und sicherer zur Fortpflanzung gelangten als andere Weibchen, die mit den von ihnen gegründeten Kolonien zugrunde gehen mussten. So können wir uns die Entwickelung der Instinkte der Arbeiterinnen durch Vermittlung des weiblichen Keimplasmas bei jenen Arten, in denen die morphologische und biologische Arbeitsteilung schon so weit fortgeschritten war, dass die Weibchen nicht mehr an den Tätigkeiten der Arbeiterinnen teilnahmen[21]), auf dem Wege der Naturalselektion vorstellen[22]). Dies gilt z. B. für die Differenzierung der Nestbauinstinkte innerhalb der Gattung *Formica*; ferner auch für die Entstehung des so sonderbaren Instinktes der Weberameisen aus den Gattungen *Oecophylla*, *Polyrhachis* und *Camponotus*, ihre eigenen Larven als „Webschiffchen" beim Nestbau zu benutzen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass diese Instinktmodifikationen ursprünglich nicht zuerst bei den Weibchen auftraten, sondern bei den Arbeiterinnen, und zwar anfangs durch rein zufällige individuelle Erfahrung. Die Vererbung erworbener Eigenschaften darf auch hier nicht außer acht gelassen werden; aber dass jene neuen Instinktabänderungen der Arbeiterinnen erblich befestigt und in bestimmter Richtung weitergebildet wurden, dürfte doch großenteils auf Rechnung der Naturalselektion kommen, welche jene Weibchen bevorzugte, welche zweckmäßigere Instinktanlagen der Arbeiterinnen in ihrem Keimplasma enthielten.

Für die Entwickelung der Symphilieinstinkte bei den Ameisen und den Termiten versagt jedoch dieser Entwickelungsfaktor gänzlich; denn die Pflege und Zucht bestimmter echter Gäste bringt den Ameisenkolonien keinen nachweisbaren Nutzen, wenn sie dieselben auch, wenigstens in den meisten Fällen, nicht in nennens-

21) Für jene Instinkte, die den Weibchen und Arbeiterinnen gemeinsam sind, ist die Erklärung selbstverständlich noch einfacher.

22) Vgl. hierüber schon Nr. 21, S. 220ff.

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

wertem Maße schädigt. Jener Differenzierungsprozess des Adoptions- und Brutpflegetriebes der Ameisen, der zur Entwickelung bestimmter Symphilieinstinkte führte, kann deshalb nicht von der Naturalselektion geleitet worden sein.

Die Amikalselektion, welche wir oben als einen Hauptfaktor für die Entwickelung der Symphilie auf seiten der Gäste kennen lernten, ist mit dem Symphilieinstinkt der Wirte sachlich identisch und kann daher ebenfalls an und für sich nicht als ein „Entwickelungsfaktor" des Symphilieinstinktes betrachtet werden: die Amikalselektion ist eine Funktion des Symphilieinstinktes, nicht umgekehrt. Insofern jedoch durch die Amikalselektion die symphilen Anpassungscharaktere der Gäste sich immer vollkommener entwickelten, wurde auch der Symphilieinstinkt der Wirte in bestimmter Richtung gesteigert und spezialisiert, indem der Pflegereiz, welchen die Gäste auf ihre Wirte ausübten, immer stärker und immer einseitiger determiniert wurde. In dieser Hinsicht kann man demnach die Amikalselektion auch als ein förderndes Moment für die Entwickelung bestimmter Symphilieinstinkte bezeichnen.

d) Sehen wir uns nun zum Schlusse das Verhältnis, welches zwischen Amikalselektion und Naturalselektion besteht, etwas näher an. Die Beziehungen, welche zwischen diesen Faktoren in der Entwickelung der Symphilie von seiten der Gäste obwalten, wurde bereits oben (S. 166ff.) dargelegt: hier baut die Amikalselektion auf der Naturalselektion auf und steigert und vervollkommnet den Anpassungsprozess der Gäste an ihre Wirte. Ganz anders gestaltet sich jedoch das Verhältnis dieser beiden Faktoren zueinander, wenn wir die Entwickelung der Symphilie von seiten der Wirte betrachten: hier tritt die Amikalselektion unabhängig von der Naturalselektion auf, ja sie tritt ihr sogar vielfach feindlich entgegen!

Sobald man einmal anerkennt, dass es bestimmte Symphilieinstinkte gibt, welche durch die stammesgeschichtliche Differenzierung des Geselligkeits- und Brutpflegetriebes der Ameisen in bezug auf bestimmte echte Gäste entstanden sind, ist diese Folgerung unvermeidlich. Die Pflege der Symphilen bringt den Wirten selber keinen Nutzen, in manchen Fällen sogar offenbaren Schaden. Die Entwickelung der Symphilieinstinkte der Ameisen muss daher völlig unabhängig von der Naturalselektion erfolgt sein. Letztere musste im Gegenteil auf die Unterdrückung und Ausmerzung jener spezifischen Gastpflegeinstinkte hinarbeiten, sobald dieselben auch nur anfingen, sich für ihre Besitzer schädlich zu erweisen; denn wenn bereits die minimalsten Variationen nach der positiven Seite hin Selektionswert besitzen

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

Weismann), so kann man ihnen denselben auch nach der negativen Seite hin nicht absprechen, ohne eine handgreifliche Inkonsequenz zu begehen.

Ich schließe hieraus: Wäre die Naturzüchtung „allmächtig", so könnte es überhaupt keine spezialisierten Symphilieinstinkte bei den Ameisen geben. Dieselben existieren aber trotzdem; also ist die Naturzüchtung nicht allmächtig, sondern vielfach geradezu ohnmächtig.

e) Gegen diese Schlussfolgerung sind namentlich von Escherich und Dahl Einwendungen erhoben worden, welche wir hier noch kurz prüfen wollen.

1898 (*Paussus turcicus*, S. 62ff.) wollte Escherich den Satz, dass die Amikalselektion gegen die Allmacht der Naturalselektion spreche, dadurch widerlegen, dass er die Prämisse meiner Beweisführung, nämlich „die Annahme eines spezialisierten Symphilieinstinktes" bekämpfte. Dass ihm dieser Gegenbeweis nicht gelungen ist, wurde bereits oben (im 2. Teile dieser Arbeit S. 132ff.) zur Genüge bewiesen. Ich brauche daher auf diesen Einwand Escherich's hier nicht mehr zurückzukommen.

1902 (Algerische Myrmekophilen, S. 656ff.) wandte er sich abermals gegen die Annahme eines besonderen Symphilieinstinktes und einer Amikalselektion. Ersteren erklärte er für identisch mit dem Brutpflegetrieb der Ameisen, letztere für identisch mit der Naturalselektion. Diese beiden Punkte seiner Beweisführung sind bereits oben (S. 132ff. und S. 169ff.) widerlegt worden und bedürfen deshalb keiner nochmaligen Berücksichtigung. Aber es kommt hier noch ein neues Moment hinzu, das ich 1898 (Nr. **92**) und 1901 Nr. **118**, S. 740ff.) besonders hervorgehoben hatte. Da Escherich von der Behauptung ausgegangen war, der Symphilieinstinkt sei kein „eigener Instinkt", sondern bloß eine Ausdehnung des Brutpflegeinstinktes auf fremde Tiere, so hatte ich zu zeigen gesucht, dass auch durch diese Annahme die der Selektionstheorie entgegenstehenden Schwierigkeiten hier nicht beseitigt würden. Denn die Selektion müsse, wenn sie „allmächtig" sei, nicht bloß der Entstehung eines besonderen, für seine Besitzer schädlichen Instinktes erfolgreich entgegenwirken, sondern auch der Ausdehnung eines an sich nützlichen Instinktes auf schädliche Objekte.

Diese Voraussetzung enthielt allerdings einen doppelten Irrtum bezüglich des Symphilieinstinktes. Der erste Irrtum lag darin, dass sie den Symphilieinstinkt identisch sein ließ mit dem Brutpflegeinstinkte der Ameisen, während letzterer doch nur eine der Wurzeln des ersteren ist. Der zweite Irrtum lag in der Annahme, dass die Symphilie schlechthin etwas für die Ameisen Schädliches sei, während sie doch in Wirklichkeit etwas an sich Indifferentes ist, das aber manchmal (durch Überentwickelung) zu schäd-

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

lichen Folgen für die Ameisen führen kann. Diese Voraussetzung war nur als „argumentum ad hominem“ von mir gebraucht worden, um mich dadurch auf Escherich's Standpunkt zu stellen. Ich hatte darum 1898 (Nr. **92**. S. 515) folgendermaßen argumentiert:

„Wenn z. B. bei einem Tiere der Instinkt sich entwickelte, angenehm schmeckende Giftpflanzen zu fressen, obwohl dieselben sich dem Tiere als schädlich erweisen, so wird man nicht leugnen können, dass diese Erscheinung in direktem Widerspruch mit den Prinzipien der Selektionstheorie stehe.“ Um diesen Beweis zu entkräften, hatte Escherich 1899 (Zool. Centralbl. Nr. 1) folgendes geltend gemacht:

„Nur da kann die Selektion wirksam sein als umbildendes Prinzip, wo die schädlichen oder überhaupt die veränderten äußeren Einflüsse auf die ganze Art (alle Individuen) gleichmäßig einwirken, nicht aber da, wo nur einige wenige Individuen davon betroffen werden. Nach Wasmann wäre ja auch jedes Schaf, das Pflanzen mit Cercarien frisst, ein Beweis gegen die Selektionstheorie; und viele andere parasitische und toxische Krankheiten müssten der Selektionstheorie das Todesurteil sprechen, wollte man die letzten Konsequenzen aus den Wasmann'schen Anschauungen ziehen. Auch die Symphilie ist nichts anderes als eine parasitäre Infektionskrankheit, von der die verschiedenen Ameisenkolonien (Individuen 5. Ordnung nach Verworn) befallen werden.“

Hiergegen hatte ich schon 1901 (Nr. **118**, S. 741) folgende drei Momente geltend gemacht:

„Erstens. Es ist nicht richtig, dass die Selektion nur dort als umbildendes Prinzip wirksam sein könne, wo die veränderten äußeren Verhältnisse auf die ganze Art gleichmäßig einwirken. Es genügt völlig, dass sie auf eine bestimmte Individuengruppe innerhalb der Art einwirke; diese Gruppe kann sich dann zu einer neuen Varietät, zu einer neuen Rasse und schließlich zu einer neuen Art unter den veränderten neuen Einflüssen entwickeln.“

„Zweitens. Es wird mir niemals einfallen zu behaupten, dass — wie Escherich mir nahelegen möchte — jedes Schaf, das mit Cercarien besetzte Pflanzen frisst, oder jede parasitäre oder toxische Krankheit einen Beweis gegen die Selektionstheorie bilde. Escherich hat hier ganz verschiedene Dinge miteinander verwechselt. Die Vorliebe der Ameisen für bestimmte echte Gäste und die Neigung zur Erziehung derselben ist ein erblicher Instinkt bei den betreffenden Ameisenarten, also ein erbliches Gemeingut der ganzen Spezies . . . Wie Escherich einen derartigen erblichen Instinkt mit Schafen vergleichen kann, die zufällig mit Cercarien

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

besetzte Pflanzen fressen oder mit einer parasitären oder toxischen Krankheit, das ist mir völlig unverständlich."

„Drittens. Der von Escherich durch Sperrdruck hervorgehobene Satz: ‚Auch die Symphilie ist nichts anderes als eine parasitäre Infektionskrankheit, von der die verschiedenen Ameisenkolonien (Individuen 5. Ordnung nach Verworn) befallen werden' — ist durchaus unhaltbar. Er wird bereits durch die Tatsache widerlegt, dass nicht der allgemeine Adoptionstrieb der Ameisen, sondern ganz bestimmte spezifische Instinkte, welche sämtlichen Kolonien einer Art oder einer Rasse eigen sind, die nächste Grundlage der Symphilie bilden." (Folgen die Beispiele.)

Von diesen drei Sätzen bedarf der zweite und der dritte keines weiteren Kommentars mehr. Denn die Existenz bestimmter Symphilieinstinkte wurde im obigen (im 2. Teile dieser Arbeit) gegen alle Einwendungen festgestellt; ebenso wurde auch (im 1. Teile S. 129) gezeigt, dass es völlig falsch ist, die Symphilie als eine parasitäre Infektionskrankheit der Ameisenkolonien zu bezeichnen. Letzteres hat auch Escherich selber 1902 (S. 661—662) zugestanden, indem er daselbst anerkannte, dass Symphilie und Parasitismus voneinander verschieden seien. 1906 (Die Ameise, S. 171) kehrt jedoch dieser Irrtum, allerdings in milderer Form, bei ihm wieder, indem er die Symphilie für eine „soziale Krankheit" der Ameisenkolonien erklärte. Dass auch diese Ansicht unhaltbar ist, wurde oben (S. 130) zur Genüge gezeigt. Es bleibt also nur der erste der obigen drei Sätze zur weiteren Erörterung übrig.

Gegen diesen hatte Escherich 1902 (S. 661) eingewendet, die Selektion könne erst dann der *Lomechusa*-Zucht bei den Ameisen entgegenwirken, „wenn die Existenz der Art durch *Lomechusa* wirklich gefährdet ist". Er trat hiermit bereits den Rückzug an von seiner 1899 aufgestellten, entwickelungstheoretisch unhaltbaren Behauptung, dass die Selektion nur dann umbildend wirken könne, wenn alle Individuen einer Art den umbildenden Einflüssen unterliegen. Aber auch dieser Rückzug ist misslungen, wie ich schon 1903 (Nr. 134, S. 308) aus Weismann nachgewiesen habe, welcher es in seinen „Vorträgen über Deszendenztheorie" (I, S. 121 ff.) als durchaus irrtümlich bezeichnet, „wenn man eine Verbesserung der Existenzlage einer Art durch Naturzüchtung nur dann für möglich hält, wenn dieselbe in ihrem Bestand schon bedroht ist". In der Tat muss nach den Prinzipien der Selektionstheorie jeder noch so geringe Vorteil oder Nachteil, der mit einer Eigenschaft verknüpft ist, den erforderlichen Angriffspunkt zur Züchtung oder zur Elimination derselben bieten. Ich schloss daher hieraus schon damals (S. 309):

„Die Naturzüchtung musste von jeher jene Kolonien von *Formica* (bezw. die Keimesanlage jener *Formica*-Weibchen)

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

bevorzugen, welche keine oder nur eine geringere Neigung zur *Lomechusa*-Zucht hatten; daher konnte die Neigung zur *Lomechusa*-Pflege niemals zu einem erblichen Gemeingut ganzer Spezies werden, wie sie es tatsächlich doch geworden ist. Dass die Ameisen in den *Lomechusini* — und vielleicht noch in manchen anderen ihrer Symphilen — tatsächlich „ihre schlimmsten Feinde selber züchten", scheint mir daher auch heute noch in offenbarem Widerspruch mit der „Allmacht der Naturzüchtung zu stehen". — Auch 1910 bin ich noch derselben Ansicht und werde sie beibehalten müssen, bis man sie mit besseren Gründen als bisher zu widerlegen vermag.

Die Einwendungen, welche Dahl 1907[23]) gegen meine Ausführungen über das Verhältnis zwischen der Amikalselektion und der Naturalselektion erhob, gehen davon aus, dass er den Begriff der Amikalselektion mit jenem der „Überentwickelung" identifiziert. Die Irrtümlichkeit dieser Begriffsverwechslung wurde schon oben (S. 170) hinreichend nachgewiesen. Die Symphilieinstinkte der Ameisen, die in der Amikalselektion sich betätigen, sind zwar der Überentwickelung fähig, wie so manche andere Organe und Instinkte im Tierreich es sind; aber deshalb fällt doch nicht der Begriff der Amikalselektion mit dem Begriffe der Überentwickelung inhaltlich zusammen. Übrigens ist es nach meiner Ansicht ein evidenter Beweis gegen die „Allmacht der Naturzüchtung", dass es solche „Überentwickelungen" gibt, durch welche ursprünglich nützliche oder doch wenigstens indifferente Eigenschaften auch dann noch in derselben Richtung sich weiterentwickeln, nachdem sie für ihre Besitzer bereits schädlich geworden sind. Dies trifft aber bei der *Lomechusa*-Zucht der Ameisen zu; man kann daher mit Recht sagen, „dass hier die Amikalselektion über die Naturalselektion den Sieg davon getragen hat" (Nr. **157**. S. 346).

Diese Erscheinung ist nur eines der zahlreichen Beispiele für die „Nichtumkehrbarkeit phylogenetischer Prozesse". Ein anderes Beispiel bietet die Entwickelung der Sklavenzucht (Dulosis) bei den Ameisen. Hier handelt es sich um eine ursprünglich nützliche instinktive Eigenschaft, nämlich um die Sitte, durch den Raub und die Erziehung fremder Arbeiterpuppen die eigene Kolonie zu verstärken. Solange die Herrenart noch ihre ursprünglichen Instinkte bewahrt und nicht in gänzliche soziale Abhängigkeit von ihrer Sklavenart gerät, mag die Naturzüchtung wenigstens beitragen zur Weiterentwickelung der Dulosis. Sobald jedoch die Überentwickelung dieses Instinktes seine Besitzer auf die Bahn der parasitischen Degeneration geführt hat — z. B. bei *Strongylognathus*

23) In seiner Rede auf dem Diskussionsabend am 18. Februar. Siehe Wasmann, Der Kampf um das Entwickelungsproblem in Berlin, 1907, S. 83, woselbst auch meine Erwiderung beigefügt ist.

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

testaceus —, müssen wir vielmehr sagen: die Naturzüchtung vermochte die Überentwickelung der Dulosis nicht zu verhindern trotz ihrer für die Erhaltung der Art nachteiligen Folgeerscheinungen. Also erweist sie sich auch hier nicht als „allmächtig", sondern ebenso wie bei der Überentwickelung des Symphilieinstinktes als ohnmächtig.

Ganz ähnlich verhält es sich auch mit der Entwickelung des sozialen Parasitismus bei den Ameisen. Die Sitte mancher Ameisenweibchen (von *F. truncicola*, *exsecta*, *consocians*, *microgyna* etc.), ihre neuen Kolonien mit Hilfe von Arbeiterinnen einer verwandten fremden Art (*F. fusca*, *incerta* u. s. w.) zu gründen, scheint auf den ersten Blick eine höchst nützliche Errungenschaft zu sein; denn jene Weibchen gewinnen dadurch tüchtige Gehilfinnen für die Erziehung der ersten Arbeitergenerationen ihrer Kolonie, welche daher gleich von Anfang an stärker und volkreicher werden kann, als wenn die Königin allein ihre erste Brut hätte aufziehen müssen. Aber schon in ihrem Ursprung ist jene Sitte keineswegs günstig für die Selektionstheorie. Sie setzt nämlich voraus, dass die betreffenden Ameisenweibchen die Fähigkeit zur selbständigen Koloniegründung verloren haben[24]). Dieser Verlust ist aber in seinen Folgen ein sehr bedenklicher „Fortschritt". Wo der temporäre soziale Parasitismus noch fakultativ ist, z. B. bei *Formica rufa*, indem die Königin ihre neuen Niederlassungen meist noch durch Zweigkoloniebildung mit Hilfe von Arbeiterinnen der eigenen Art gründet, können die nachteiligen Folgen des Verlustes der Fähigkeit, selbständig neue Kolonien zu gründen, noch nicht hervortreten. Wir sehen ja auch tatsächlich, dass diese große acervikole *Formica*-Art sehr häufig ist und ungeheuer starke, volkreiche Kolonien besitzt. Aber sobald der temporäre soziale Parasitismus einmal obligatorisch geworden ist, indem die Weibchen regelmäßig fremder Arbeitskräfte bei der Koloniegründung sich bedienen, wird hiermit auch schon die Bahn der parasitischen Degeneration der Herrenart beschritten, welche sich anfangs bloß in der geringeren Körpergröße der Weibchen äußert, aber in ihrem weiteren Verlaufe, wie Emery[25]) und ich (Nr. 170) gezeigt haben, bis zum Verlust der eigenen Arbeiterkaste und damit zur absoluten Abhängigkeit der Herren von ihren Hilfsameisen führen kann. Diese parasitische Degeneration einer Ameisenart ist keines-

---

24) An dem Beispiel von *F. rufa* habe ich gezeigt (Nr. 170, 2 a), wie diese Erscheinung mit der acervikolen Lebensweise der Art zusammenhängt. Durch letztere wurde die selbständige Koloniegründung der Weibchen entbehrlich, und deshalb schwand sie allmählich, wozu das Aufhören der Selektion dieser ursprünglich nützlichen Eigenschaft jedenfalls beigetragen haben dürfte.

25) Über den Ursprung der dulotischen, parasitischen und myrmekophilen Ameisen (Biol. Centralbl. 1909, Nr. 11) S. 359 ff.

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

wegs als „zweckmäßig“ im Sinne der Selektionstheorie zu bezeichnen, wie schon die Seltenheit der Kolonien extrem parasitischer Ameisen beweist; wir dürfen sie im Gegenteil die Vorstufe ihres Unterganges nennen. Viel „passender“ wäre es für diese Arten gewesen, wenn sie auf einer Anfangsstufe des temporären sozialen Parasitismus stehen geblieben wären. Aber auch hier ließen sich die einmal eingeleiteten Entwickelungsprozesse nicht mehr rückgängig machen, trotz aller „Allmacht der Selektion“, die sich hier ebenfalls eher als „Ohnmacht“ erweist.

Diese Erörterungen dürften genügen, um meine wirklichen Ansichten über die Natur des echten Gastverhältnisses, über die Existenz bestimmter Symphilieinstinkte, über die stammesgeschichtliche Entwickelung der Symphilie, insbesondere aber über die Entwickelung der symphilen Anpassungscharaktere durch die Amikalselektion und über das Verhältnis der Amikalselektion zur Naturalselektion klarzulegen. Zugleich ist hiermit allen, die sich für diese Fragen interessieren, ein Einblick in die diesbezügliche Kontroverse zwischen mir und meinen wissenschaftlichen Opponenten gewährt.

Der Reizbegriff.

Von Richard Semon.

Es ist eine bemerkenswerte Tatsache, dass die reizphysiologische Forschung auf dem Gebiet des Tier-, Pflanzen- und Protistenreichs ihre zahlreichen und bewunderungswürdigen Erfolge errungen hat, ohne dass es bisher zu einer schärferen Prägung und allgemeingültigen Fassung eines ihrer Grundbegriffe, des Reizbegriffs selbst, gekommen wäre. Freilich handelt es sich hier um einen Begriff, der bereits als Niederschlag der Erfahrungen unseres täglichen Lebens eine leidlich feste Form angenommen hat, und welchem dementsprechend im gewöhnlichen Sprachgebrauch eine sinngemäße und im allgemeinen treffende Bedeutung beigelegt wird. Nur ist mit der Gepflogenheit, den Reizbegriff einfach im Sinne des täglichen Lebens zu gebrauchen und nicht genauer zu definieren, der Übelstand verbunden, dass ihm dann eben die scharfe Abgrenzung, die „Definition“ fehlt, die seine wissenschaftliche Brauchbarkeit besonders in verwickelteren Fällen und bei der zusammenfassenden Betrachtung weiterer Gebiete bedingt.

Noch viel bedeutendere Einwände, ja ganz unüberwindliche Bedenken erheben sich gegen einige besondere Auffassungen des Reizbegriffs, die neuerdings teils von tier-, teils von pflanzenphysiologischer Seite vertreten worden sind, ohne dass aber ihre Vertreter eine konsequente Durchführung ernstlich versucht hätten. Wir werden unten noch gelegentlich darauf zurückkommen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: 30

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

Artikel/Article: Über das Wesen und den Ursprung der Symphilie. 161-181