den. Die Vermutung liegt nahe, anzunehmen, daß das Bewegen dieser Glieder die *Rhabditis*-Larven zum Festheften reize, daß unbewegliche Körper, auch wenn sie chitiniger Art sind, nicht den nötigen Anreiz ausüben. Diese Annahme scheint sich auch durch eine briefliche Mitteilung von Herrn Prof. Dr. J. A. Müller zu bestätigen. Er war nämlich, ohne Kenntnis von der Leuckart'schen Beobachtung zu haben, zuerst bei Studien an Dipteren-Larven auf die Zysten der vorliegenden *Rhabditis* aufmerksam geworden. Dieselben sollen an einer solchen Dipterenlarve oft bis zu hundert Exemplaren am Kopfe festsitzen. Leider ist es mir bis jetzt nicht gelungen, derartige Fliegenlarven aufzufinden. Wir müssen aber annehmen, daß der lebhaft bewegte Kopf der Fliegenlarven hier auf die *Rhabditis*-Larven denselben Anreiz ausübte, wie dort die Gliedmaßen des Käfers. Aber, und hier ist für die Auffassung der ganzen Erscheinung als zweckmäßiger Einrichtung ein springender Punkt, die Dipterenlarven können für die Ausbreitung der Zysten nicht die Bedeutung haben, wie jener Käfer. Die Dipterenlarven werden ja lediglich im schon bewohnten Dunghaufen bleiben, hier höchstens immer wieder die feuchten Stellen aufsuchen, aber beim Vertrocknen oder Schwinden des Dunghaufens nicht an eine örtlich entfernte neue Nahrungsstelle zu gehen vermögen. Ja, bei der Verwandlung zur Imago wird die Larvenhaut abgeworfen und damit bleiben auch die an dieser festsitzenden Zysten liegen und die Einrichtung scheint uns wenn nicht völlig nutzlos so doch von weit weniger förderndem Charakter für die *Rhabditis* als die Festheftung der Zysten am Käfer. Es liegt nahe, anzunehmen, der Vorgang des Festheftens dieser Zysten sei hier noch unvollkommen ausgebildet. Die *Rhabditis*-Larven sind in ihren Instinkthandlungen noch nicht genügend scharf nur auf den weit vorteilhafteren Käfer eingestellt. Wenn hier Selektion einsetzt, was uns möglich scheint, könnte schließlich eine völlige Einstellung nur auf den Käfer erfolgen. Dies sind Probleme, die sich uns aufdrängen beim Betrachten der merkwürdigen Zystenanheftung, wie die *Rhabditis coarctata* Leuckart sie ausübt. Wir glaubten einen weiteren Kreis hier auf diese interessante Erscheinung aufmerksam machen zu müssen.

Die metöke Myrmekoidie.

Tatsachenmaterial zur Lösung des Mimikryproblems.

(Mit 13 Textfiguren.)

Von **Franz Heikertinger**, Wien.

Das Mimikryproblem kann nur streng kritisch-empirisch, nur an der Hand von Tatsachenreihen gelöst werden. Hypothetische Erörterungen über die größere oder geringere Wahrscheinlichkeit

dieser oder jener Möglichkeit — eine heute noch vielfach beliebte Methode der Problembehandlung — sind müßig und führen zu keinem realen Ergebnis.

Die folgenden Erörterungen gelten der tatsachengemäßen Untersuchung der metöken Myrmekoidie, d. i. der insektenfressertäuschenden Nachäffung von Ameisen durch wehrlose Arthropoden.

Diese Erörterungen zerfallen in drei Abschnitte. Im ersten soll das objektiv gegebene Tatsachenmaterial der Ähnlichkeiten an sich vorgeführt werden. Im zweiten Abschnitt sollen die heute geltenden Meinungen der biologischen Forscher über die vor Feinden schützende Bedeutung dieser Ähnlichkeiten und über die natürlichen Feinde der Ameisennachahmer Darstellung finden. Im dritten Abschnitt endlich sollen exakt erforschte Erfahrungstatsachen über die natürliche Nahrung dieser Feinde als Prüfung der fundamentalen Voraussetzungen der Ameisenmimikry, zusammengestellt werden, aus welchen zahlenmäßig ein Urteil zu gewinnen sein wird, ob eine metöke Myrmekoidie als Selektionsergebnis wahrscheinlich oder möglich ist. Die Untersuchung wird demnach hier ausschließlich nach der ökologischen Methode erfolgen[1]).

In allen drei Teilen legen mir Raumesrücksichten Knappheit und Beschränkung auf. Immerhin soll eine hinreichend große Anzahl von Fällen dargelegt werden, um dem unbefangenen Leser das allen Tatsachen gemeinsam zugrunde liegende Prinzipielle ohne Zweifelsmöglichkeit erkennen zu lassen. Die Untersuchungen sollen sich nur auf Tatsachen beschränken, damit das Urteil ein zwingendes und die Lösung der Frage eine endgültige sei.

*

Begriff und Wort „Myrmekoidie", primär lediglich im Sinne von „Ameisenähnlichkeit", rühren von E. Wasmann her. Er unterscheidet[2]): „Es gibt eine Myrmekoidie, die bloß eine morphologische Familieneigentümlichkeit ist, ohne nachweisbare biologische Bedeutung; es gibt ferner eine andere Myrmekoidie, welche zum Schutze gegen insektenfressende Wirbeltiere dient; es gibt endlich eine Myrmekoidie, welche auf Täuschung der Ameisen hinzielt und einen An-

1) In einer anderen Arbeit habe ich ähnliche Untersuchungen ausschließlich nach der morphologisch-analytischen Methode, nach der vergleichenden Beurteilung der Ähnlichkeiten in morphogenetischer Hinsicht, die hier völlig außer Betracht gelassen ist, geführt (Die morphologisch-analytische Methode in der Kritik der Mimikryhypothese, dargelegt an der Wespenmimikry [Sphekoidie] der Bockkäfer. Zoolog. Jahrbücher v. Spengel [in Vorbereitung]). Beide Methoden führen in wissenschaftlicher Durchführung zu übereinstimmenden Ergebnissen.

2) Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. Zoologica, Heft 26, Stuttgart 1899, S. 41.

passungscharakter an die myrmekophile Lebensweise bildet." Er bezeichnet diese letztere als „Mimikry der Ameisengäste, deren Zweck die Täuschung der eigenen Wirte ist" und teilt sie in eine „passive Mimikry", welche täuschende Ähnlichkeit der äußeren Erscheinung, und in eine „aktive Mimikry", welche Nachahmung des Benehmens der Wirte ist.

Hieraus möchte ich hervorheben, daß Wasmann erstens das Dasein einer biologisch wertlosen Ameisenähnlichkeit ausdrücklich feststellt und daß er zweitens die täuschende Ähnlichkeit der Gäste mit ihren Wirten eine „Mimikry" nennt. Mit letzterem Vorgehen steht er allerdings im Einklang mit allen Autoren vor ihm und nach ihm. Dennoch scheint mir dieses Vorgehen nicht zweckmäßig.

A. Jacobi, der Verfasser des neuesten zusammenfassenden Mimikrywerkes[3]), folgt ihm hierin und führt zwei neue Termini ein. Er bezeichnet die gegen Insektenfresser schützende Ameisenähnlichkeit als „metöke Myrmekoidie" oder „Metökie", die gegen die Wirtsameisen schützende Ähnlichkeit als „synöke Myrmekoidie" oder „Synökie".

Wenn aber Jacobi den Begriff „Mimikry" in zeitgemäßem, klarem, engem Sinne als „schützende Nachäffung gemiedener Tiere durch andere Tiere desselben Wohngebietes" definiert[4]), dann ist die von ihm als Mimikry aufgeführte Synökie gar keine Mimikry. Dann fehlt ihr ja das für den Mimikrybegriff Typische, die auffällige, gewissermaßen drohende, warnende Ähnlichkeit mit einem von dem Feinde gemiedenen Tiere.

Der nachahmende Ameisengast will gar nicht auffallen, will gar nicht drohen, nicht warnen; und das Modell ist kein von dem Feinde, d. i. von der Wirtsameise, gefürchtetes oder gemiedenes Tier, sondern der eigene, wohlwollend behandelte oder unbeachtete Artgenosse desselben. Der Nachahmer will nur unbeachtet, nur verborgen bleiben. Das Prinzip seiner Nachahmung ist ein kryptisches; das Prinzip jeder Warntracht (Warnfärbung und Warnform) und Mimikry — welch' letztere ja lediglich nachgeahmte Warntracht ist — aber bleibt das Auffallen, Drohen, Warnen. So kann Synökie dem Prinzip nach nur ein Fall jener Erscheinungen sein, die Jacobi als „schützende Ähnlichkeit" bezeichnet[5]), wobei diese Kategorie allerdings vom unbeweglich verharrenden Modell auf das sich bewegende auszudehnen sein wird[6]).

---

3) Mimikry und verwandte Erscheinungen. Braunschweig 1913, Verl. Friedr. Vieweg & Sohn. S. 95 ff.

4) l. c. p. 64.

5) l. c. p. 10—42.

6) R. Puschnig (Carinthia II, Mitt. Verein Naturhist. Landesmus. Kärnt., 106.—107., 1917, S. 50) hat für Jacobi's „Schützende Ähnlichkeit" das Wort „Mimese"

Von der synöken Myrmekoidie, die somit — was bislang übersehen wurde — keine Mimikry ist, wird in den folgenden Ausführungen nicht mehr die Rede sein.

Mit voller logischer Strenge beurteilt, entspricht allerdings auch die metöke Myrmekoidie dem Mimikrybegriffe nicht. Mimikry oder Scheinwarntracht ist vorgetäuschte Warntracht. Warntracht aber ist ein grelles, auffälliges Kleid, das durch Grellheit, Auffälligkeit warnend wirkt. Nur zur selektionistischen Erklärung der Daseinsmöglichkeit grellbunter Trachten wurde der Warntrachtbegriff („Trutztracht") von A. R. Wallace aufgestellt; eine nicht auffällige Warntracht wäre widersinnig. Nun tragen aber die Ameisen kein grellbunt auffälliges, sondern weit eher ein unauffälliges, verbergendes Kleid. Ihre Tracht kann logisch keine Warntracht, deren „Nachahmung" keine Scheinwarntracht oder Mimikry sein (Näheres hierüber in meinem Artikel Exakte Begriffsfassung usw.). Lediglich die außerhalb des Rahmens dieser Arbeit fallende „Mutilloidie", die Ähnlichkeit mit grellbunten Mutillen wäre eine Mimikry genauen Sinnes. Im folgenden soll indes der Mimikrybegriff noch im alten, die unauffälligen Ameisen umfassenden Sinne Anwendung finden.

I. Ähnlichkeitstatsachen.

Für eine Ameisenähnlichkeit kommen naturgemäß fast ausschließlich aptere Arthropoden in Betracht. Der Hauptsache nach sind es drei Gruppen, die typische Mimetiker stellen:

Arachniden,
Hemipteren,
Orthopteren.

Bei Koleopteren und Lepidopterenraupen ist die metöke Myrmekoidie nur unvollkommen entwickelt. Unter den Ameisen selbst sollen einige besonders wehrhafte Arten durch minder wehrhafte „nachgeahmt" werden. Hier wie bei den ameisenähnlichen Hymenopteren überhaupt ist indes der Begriff der Mimikry kaum mehr gegeben und die Ähnlichkeit findet ihre Erklärung in der natürlichen Verwandtschaft der Tiere untereinander.

---

geprägt. Ich möchte die Annahme dieses gut klingenden Terminus befürworten und den auch auf die Ähnlichkeit mit lebenden Tieren — sofern Unbeachtetbleiben das wirkende Prinzip ist — ausgedehnten Begriff unterteilen in eine Zoomimese, eine Phytomimese und eine Allomimese, je nachdem das Modell ein Tier, eine Pflanze (Pflanzenteil) oder irgend ein anderer Gegenstand ist. (Näheres hierüber in meinen Aufsätzen: Exakte Begriffsfassung und Terminologie im Problem der Mimikry und verwandter Erscheinungen. Zeitschr. f. wissensch. Insektenbiologie 1919 (im Erscheinen). — Versuch einer kritischen Übersicht der Form- und Färbungsanpassungen der Organismen (in Vorbereitung).)

Die Myrmekoidie der Spinnen wurde eingehender zuerst von E. G. Peckham behandelt[7]). Auf Peckham's Darlegungen fußen die Angaben E. Haase's in seinem großen Mimikrywerke[8]). Spätere Angaben hat R. J. Pocock[9]) und nach ihm Jacobi zusammengestellt. Nachstehend eine Anzahl Einzelheiten.

Die südamerikanische Clubionide *Myrmecium nigrum* ähnelt täuschend der Ameise *Pachycondyla villosa*. Die Clubionide *Micaria scintillans* ist nicht nur in Gestalt, sondern auch im Gebahren der schwarzen Waldameise *Formica rufibarbis*, zu der sie sich gesellt, ähnlich. Die nordamerikanischen Salticiden (Attiden) *Peckhamia picata* und *Synemosyna formica*[10]) ähneln gleichfalls in Gestalt (Fig. 1—2)

Fig. 1—3. Myrmekoide Spinnen.

Fig. 1. *Synageles (Peckhamia) picata.* Fig. 2. *Synemosyna formica.* Fig. 3. *Myrmarachne formosana.*
Fig. 1—2. Nordamerikanische Springspinnen, nach G. W. u. E. G. Peckham, Occasional Papers of Nat. Hist. Soc. Wisconsin. I. p 110—112; 1889. — Fig 3. Asiatische Springspinne, nach A. Jacobi, Mimikry und verwandte Erscheinungen. Braunschweig 1913, p. 99.)

wie Bewegungen auffällig Ameisen. Einzelne Forscher betonen sogar, daß im allgemeinen das ameisenhafte Gebahren einer Spinne das an der Täuschung wirksamere sei und selbst dann Verwechslungen her-

---

7) Protective Resemblance in Spiders. Occas. Papers of Nat. Hist. Soc. Wisconsin. Vol. I/2, Milwaukee 1889. — Ant-like Spiders of the Family Attidae. Ibid., Vol. II/1, 1892.

8) Untersuchungen über die Mimikry auf Grundlage eines natürlichen Systems der Papilioniden. II. Teil: Untersuchungen über die Mimikry. Mit 8 Taf. Bibliotheca Zoologica VIII. Stuttgart 1893.

9) Mimicry in Spiders. Journ. Linn. Soc. Zool. Bd. 30, p. 256—270, Taf. 32.

10) Beide Arten abgebildet bei Peckham und reproduziert bei: E. B. Poulton, Natural Selection the Cause of Mimetic Resemblance and Common Warning Colours. Journ. Soc. Zool., Bd. 24, 1898, p. 589.

vorrufe, wenn die Gestalt der Spinne kaum etwas Myrmekoides an sich habe.

Auf Ceylon lebt *Myrmarachne plataleoides* in Gemeinschaft mit der ihr Nest aus Blättern zusammenspinnenden Ameise *Oecophylla smaragdina*, ihr ähnlich. F. Doflein[11]) bildet diese Art, Jacobi[12]) bildet *Myrmarachne formosana* ab (Fig. 3). Das Bild einer ameisenähnlichen Salticide *(Salticus ichneumon?)* aus Ostafrika bringt J. Vosseler[13]). Bei den amerikanischen Argiopiden *Ildibaha mutilloides* und *myrmicaeformis* findet sich sogar mimetischer Sexualdimorphismus: die verborgener lebenden Weibchen sind dornbewaffnet, die — angeblich mehr Gefahren ausgesetzten — Männchen dagegen myrmekoid[14]).

Die letzte Zusammenfassung myrmekoider Spinnen (nebst charakteristischen Habitusbildern von 7 Arten und einem reichen Literaturverzeichnis) bietet F. Dahl[15]). Ich zitiere die Darlegungen dieses Spinnenkenners etwas ausführlicher.

„Die Ameisenähnlichkeit kommt bei den Spinnen dadurch zustande, daß erstens der Körper gestreckt und mehr oder weniger mit Quereinschnürungen bezw. mit Querzeichnungen, welche Einschnürungen vortäuschen, versehen ist, daß zweitens die Vorderfüße gebogen vorgestreckt und tastend bewegt werden wie die Fühler der Ameisen, daß drittens der Körper oft, wie der gewisser Ameisen, mit Stacheln versehen ist, daß viertens die Taster der Spinnen oft verbreitert sind und die Mandibeln der Ameisen vortäuschen und daß fünftens auch die Farbe bezw. der Seidenhaarglanz der Ameisen bei den Spinnen sich wiederholt. Ameisenähnlichkeit kommt in verschiedenen Spinnenfamilien vor, besonders allerdings in denjenigen Familien, die schon ohnedies einen gestreckten Körper besitzen, wie die Clubioniden und Salticiden; dann aber auch bei den Theridiiden *(Laseola)*, den Micryphantiden, den Araneiden und sogar bei den Krabbenspinnen oder Laterigraden, bei denen eine gestreckte Körperform geradezu Ausnahme von der Regel ist. Unter den Clubioniden sind es besonders die Gattungen *Sphecotypus*, *Myrmecium*[16]), *Micaria*,

11) Ostasienfahrt. Leipzig 1906. — Auch: Hesse-Doflein, Tierbau und Tierleben. Bd. II: Das Tier als Glied des Naturganzen. Leipzig 1914, S. 400.

12) l. c. p. 99.

13) Die Gattung Myrmecophana Br. Zool. Jahrb. (Spengel), Abt. f. Syst., Bd. 27, 1908, S. 196.

14) In der Regel soll bei geschlechtlich verschieden gestalteten Tieren das für die Fortpflanzung bedeutungsvollere Weibchen mehr Schutz benötigen und auch besitzen.

15) Vergleichende Physiologie und Morphologie der Spinnentiere mit bes. Berücksichtigung der Lebensweise. I. Teil: Die Beziehungen des Körperbaues und der Farben zur Umgebung. Jena 1913, S. 88—90. Literaturverzeichnis S. 111—112.

16) Abbildungen von *Sphecotypus niger* und *Myrmecium fuscum* bringt R. Heymons in Brehm's Tierleben (4. Aufl., Bd. II, 1915, S. 668).

Phrurolithus, Castaneira, Thargalia u. s. w., welche man mehr oder weniger leicht mit Ameisen verwechseln kann. So gleicht der südamerikanische *Sphecotypus niger* (Fig. bei Dahl) einer dortigen Ameise *Neoponera unidentata*, wie Vichmeyer hervorhebt, in überraschender Weise. Die *Myrmecium*-Arten (Fig. bei Dahl) gleichen *Eciton*-Arten. Unter den Salticiden sind es besonders die Gattungen *Salticus, Synageles, Synemosyna, Peckhamia, Tutelina* u. s. w., die sich durch Ameisenähnlichkeit auszeichnen. Am meisten fallen einige Tropenformen, z. B. *Salticus contractus* von Ceylon (Figur bei Dahl) durch ihre Ameisenähnlichkeit auf. Aber auch unser einheimischer *Salticus formicarius* ist, wenn man ihn am Boden kriechen sieht, von einer Ameise kaum zu unterscheiden. Derartige ameisenähnliche Spinnen erscheinen uns allerdings namentlich dann als ameisenähnlich, wenn Ameisen nicht zum Vergleich zur Stelle sind. Zu den interessantesten ameisenförmigen Spinnen gehört eine Krabbenspinnengattung *Aphantochilus* (Fig. bei Dahl), weil sie gewissen stacheligen Ameisen täuschend ähnlich ist. Eine zweite Krabbenspinne von eigenartiger Form *Amyciaea lineatipes* (Fig. b. D.) soll nach Angabe der Forscher, welche sie lebend beobachteten, der im Orient so häufigen Papierameise, *Oecophylla smaragdula* sehr ähnlich sein, und zwar soll der Körper in umgekehrter Form wiedergegeben werden: Die schwarzen Flecke auf dem Abdomen sollen die Augen darstellen. Aus der Familie der Micryphantiden ist es besonders die südeuropäische *Formicina mutinensis* (Fig. b. D.), welche einer Ameise recht ähnlich ist und welche auch, wie diese am Boden laufend gefunden wird. Aus der Familie der Radnetzspinnen besitzt die südamerikanische *Ildibaha mutilloides* Ameisenform (Fig. b. D.)."

Über die ameisenähnlichen Wanzen lieferte zuerst O. M. Reuter eine übersichtliche Arbeit [17]). Auf seinen Angaben fußen jene Haase's. Später hat G. Breddin eine Reihe von Fällen zusammengestellt [18]) und einen letzten Überblick gibt Jacobi. Literaturangaben bei diesen Autoren. Reuter kennt etwa hundert myrmekoide Wanzenarten [19]).

Es handelt sich zumeist um die flügellosen Larven und Nymphen von Arten der Heteropteren, hauptsächlich aus den Familien der Capsiden (Miriden), Alydiden und Lygaeiden. So gleicht die Larve von *Alydus calcaratus* den Arbeitern von *Formica rufa*, mit denen sie oft zusammenlebt [19a]). Das brachyptere Weibchen von *Mimo-*

17) Til kännedomen om mimiska Hemiptera etc. Öfvers. Finsk. Vetensk. Soc. Förh. Bd. 21, 1879, p. 140—198.

18) Nachahmungserscheinungen bei Rhynchoten. Zeitschr. f. Naturwiss., Leipzig, Bd. 69, 1896, S. 31—35.

19) O. M. Reuter, Lebensgewohnheiten und Instinkte der Insekten. Berlin 1913, S. 138.

19a) Abbildung bei H. Stitz in Ch. Schroeder's Insekten Mitteleuropas, Bd. II, 1914, Taf. II, Fig. 34.

coris coarctatus ist myrmekoid, desgleichen das Weibchen von *Systellonotus triguttatus*[20]), das in den Kolonien von *Formica fusca* und *Lasius niger* lebt. Ameisenähnlich sind weiters etliche andere Capsiden (Miriden) wie *Pilophorus bifasciatus (cinnamopterus)*, der zusammen mit *Formica congerens* auf Kiefern, *Pilophorus (Cammaronotus) clavatus*, der mit *Lasius fuliginosus* auf Birken, Weiden u. s. w. und *Pil. confusus*, der mit *Lasius niger* an Weiden gefunden wurde.

Groß soll die Ameisenähnlichkeit der nordischen *Myrmecoris gracilis*[21]) sein; diese Art bildet nach Reuter sogar zwei Formen, deren eine, die mehr gelbrote var. *rufuscula*, unter der entsprechend gefärbten *Formica rufa*, deren andere, die mehr schwarzbraune var. *fusca*, unter der gleichfarbigen *Formica fusca* lebt. Eine andere nordische ameisenähnliche Capside ist *Myrmecophyes alboornatus*, die unter einer schwarzen *Lasius*-Art lebt. Auch *Diplacus* und *Camponotilea* sollen myrmekoid sein.

„Durch einen wahren Geniestreich der Natur", wie sich Breddin ausdrückt, wird die Larve unseres *Nabis lativentris (Reduviolus lativentris)*, die in ihren Körperumrissen nichts Ameisenähnliches hat, zur Ameise verkleidet[22]). An der Basis des Hinterleibs tritt nämlich ein weißlicher Fleck auf, der die dunkle Grundfärbung einengt und so die Körpereinschnürung einer Ameise vortäuscht (Fig. 4)[22a]).

Nach E. Wasmann[23]) scheint diese Wanze zu den Myrmekophagen zu gehören. (Nichtsdestoweniger kann die genial erdachte Ähnlichkeit derselben mit Ameisen nicht zur Täuschung der letzteren dienen, denn die Ameisen schweben nicht über der Wanze in der Luft.)

Die ostafrikanische Pyrrhocor.de *Myrmoplasta myra*[24]) ähnelt der Ameise *Polyrhachis gagates* (Fig. 5—6); der Ameisengattung *Polyrhachis* ähnelt auch die Coreidengattung *Dulichius (Formicoris)*

---

20) Abbildung bei Reuter, 1913, S. 138. — Nach Mjöberg saugt es die Larven und Nymphen der Ameisen, in deren Bauten es lebt, aus (synöke Myrmekoidie? = Zoomimese; protektiv und aggressiv?).

21) Abbildung bei Breddin, a. a. O., Taf. I, Fig. 11. — Auch bei Stitz, a. a. O., Taf. II, Fig. 33.

22) Abb. gleichfalls bei Breddin, Fig. 10. — Auch in Brehm's Tierleben, Insekten. 4. Aufl., Bd. II, Farbentafel bei S. 142.

22a) Es sei erwähnt, daß ähnliche Abdominalzeichnungen auch bei geflügelten Hemipteren vorkommen, wo sie funktionslos sein müssen (vgl. z. B. *Mictis tenebrosa*. Bild bei Distant, Fauna of Brit. Ind., Rhynch I, p. 345.

23) Kritisches Verzeichnis der myrmekophilen und termitophilen Arthropoden. Berlin 1894, S. 179.

24) Abb. nach Gerstaecker bei E. B. Poulton, Journ. Linn. Soc. Zool., 1898, p. 591. — Reproduziert in: K. Kraepelin, Einführung in die Biologie. Leipzig 1909, S. 121; und: K. Kraepelin, Die Beziehungen der Tiere und Pflanzen zueinander. Bd. I (Aus Natur und Geisteswelt, Nr. 426), Leipzig 1913, S. 70.

mit der indischen Art *inflatus*[24a]). Vosseler[25]) bildet eine ameisenähnliche, vermutlich in die Nähe der Gattung *Mirperus* zu stellende Wanzenlarve ab. G. A. K. Marshall[26]) bringt die Bilder von südafrikanischen *Camponotus*-Arten und der diesen ähnlichen Wanze *Megapetus atratus*. Die chinesische Randwanze *Riptortus linearis* gleicht im Larvenzustande zuerst einer kleinen, gelben Ameise, dann als Nymphe einer größeren schwarz-weißen.

Fig. 4.
Myrmekoide Wanze. Larve der Reduvide *Nabis lativentris*. (Original.)

Fig. 5—6.
Myrmekoide Wanze. *Myrmoplasta myra*, Ostafrika. (Nach Gerstäcker, Fr. Stuhlmann's Zoolog. Ergebnisse einer Reise in Ostafrika. I. Art. 6, Hemiptera, p. 9; Berlin 1893. [Poulton 1898, p. 591].)

Mehr als bei den Spinnen noch betonen die Forscher bei den Wanzen, daß die Ameisenähnlichkeit nicht bloß durch die Ähnlichkeit der Gestalt, sondern in wirksamerer Weise noch durch die Ähnlichkeit der Bewegungen veranlaßt werde.

24a) Bild bei W. L. Distant, The Fauna of British India incl. Ceylon and Burma. Rhynch. I, London 1902, p. 408.

25) Die Gattung Myrmecophana. S. 194, 196.

26) Five Years Observations and Experiments (1896—1901) on the Bionomics of South African Insects etc. Trans. Ent. Soc. Lond. 1902, p. 535, Taf. XIX.

Fälle von Ameisenähnlichkeit bei Homopteren (Zikaden) führt E. B. Poulton in Wort und Bild vor[27]).

Unter den Membraciden (Buckelzirpen), deren Pronotum in phantastischer Überentwicklung abenteuerliche Formen annimmt, finden sich Gestalten, deren Halsschildauswüchse, von oben betrachtet, eine gewisse Ähnlichkeit mit einem Ameisenkörper besitzen, so bei den Gattungen *Heteronotus*[28]) (Fig. 7—8) und *Hemiconotus*.

Eine Mimikry, von der ich nie gewußt habe, ob ihre Vorführung so recht ernst gemeint sei, ist die von Poulton[29]) dargestellte angebliche Ähnlichkeit einer aus Britisch-Guiana stammenden Mem-

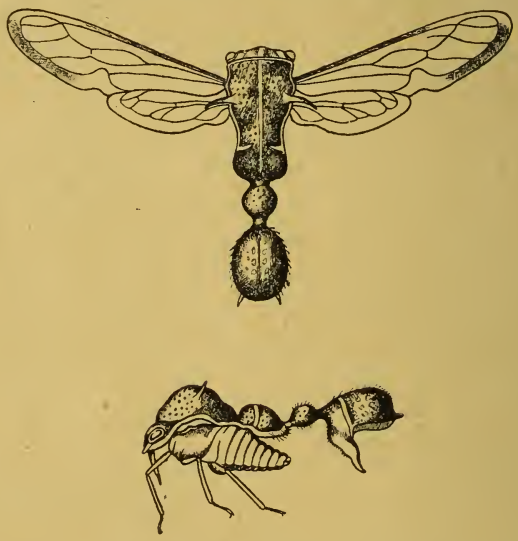

Fig. 7—8. Myrmekoide Buckelzirpe (Membracide). *Heteronotus trinodosus*, Zentralamerika. (Nach W. W. Fowler, Biologia Centrali-Americana, Rhynch., Homopt. II., pl. 6 [Poulton 1898, p. 593].)

bracidenlarve, deren Körper seitlich flachgedrückt und deren Pronotum noch ungeformt ist, mit einer blattstücktragenden Blattschneiderameise, *Oecodoma cephalotes* (Fig. 9—10). —

Was die myrmekoiden Geradflügler anbelangt, so stellen hiezu die Gruppen der Fangheuschrecken, der Grillen und der Laubheuschrecken Vertreter. Die vorwiegend jüngere Literatur hierüber findet sich bei Jacobi zusammengestellt.

Von den Mantiden sind es nur junge Larven exotischer Arten, die an Ameisen erinnern.

---

27) Journ. Linn. Soc. Zool., 1898, p. 593—595. — Ferner: Suggestions as to the meaning of the shapes and colours of the Membracidae, in the struggle for existence. In: Buckton, A monograph of the Membracidae, p. 275, 281.

28) Bild bei Poulton nach W. W. Fowler, Biologia Centr. Amer., Rhynch. Homopt. II, t. 6.

29) Nach W. L. Sclater; erwähnt bei G. J. Romanes, Darwin und nach Darwin. I, 1892, p. 382.

Unter den Grylloden fand K. Fiebrig in Paraguay eine ameisenähnliche Form, *Phylloscirtus macilentus* (Fig. 11), die in Gemeinschaft mit *Camponotus rufipes Renggeri* auf einer Mimose lebte[30]. Auch *Myrmegryllus dipterus* ist myrmekoid.

Fig. 9—10. Südamerikanische Membracidenlarve (rechts), eine blattragende Blattschneiderameise (*Oecodoma cephalotes*, links) nachahmend. (Nach Poulton, Linn. Jour. Zool. 26, 1898, p. 594.)

Fig. 11.
Myrmekoide Gryllide. *Phylloscirtus macilentus* ♂, Paraguay. (Nach K. Fiebrig, Zeitschr. f. wissenschaftl. Insektenbiologie III, 1907, p. 101.)

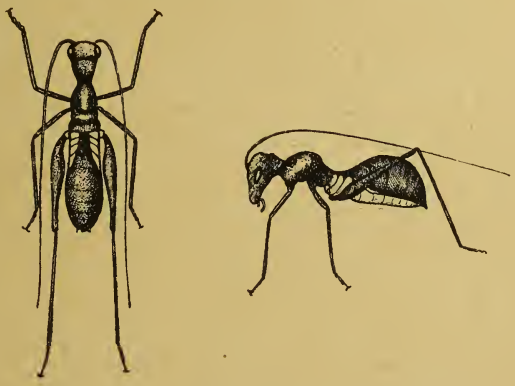

Fig. 12—13. Myrmekoide Laubheuschrecke. Larve von *Eurycorypha* (*Myrmecophana*) *fallax*, Ostafrika. (Nach C. Brunner v. Wattenwyl, Verhandl. d. k. k. zool.-botan. Ges., Wien 1883, Taf. XV, Fig. 1 a b. Fühlerlänge korrigiert nach J. Vosseler, Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. 27, 1908, Taf. 8.)

Vielleicht zum bekanntesten Ameisenmimetiker aber ist durch J. Vosseler's ausführliche Arbeit[31]) die Larve der Phaneropteride

30) Nach den Abbildungen, die Fiebrig gibt (Zeitschr. f. wissensch. Insektenbiologie, III, 1907, S. 101—106) scheint mir die Ameisenähnlichkeit eine geringe. Die Arten der Gattung *Phylloscirtus* sind durch ihre „Nachahmung" von Cicindelen bekannt. Ein unbefangener Blick in die Bearbeitung der Gattung durch H. Burmeister (*Cephalocoema* und *Phylloscirtus*, zwei merkwürdige Orthopterengattungen der Fauna Argentina. Abh. Nat. Ges. Halle, XV, 1880) und auf die derselben beigegebene Tafel zeigt lediglich kleine Grillen mit etwas vortretenden Augen und etwas verschmälerten Halsschilden, von denen Fiebrig's Art nicht nennenswert abweicht.

31) Die Gattung Myrmecophana Br. Zool. Jahrb. (Spengel), Bd. 27, 1908, 157—210, Taf. 8.

Eurycorypha fallax geworden. C. Brunner v. Wattenwyl erhielt sie aus dem Sudan und beschrieb sie in der Meinung, ein reifes Tier vor sich zu haben, unter Hinweis auf ihre Ameisenähnlichkeit als *Myrmecophana fallax*. Vosseler fand sie in Deutsch-Ostafrika wieder, beobachtete und schilderte ihre Entwicklung zur *Eurycorypha*, die eine blattähnliche grüne Laubheuschrecke ist. Das Bild dieser Heuschreckenlarve, das zuerst Brunner[32]), dann Vosseler gab, ist in zahlreichen Werken reproduziert worden[33]) (Fig. 12—13). Bis zur vierten Häutungsstufe trägt das Tier mimetische Ameisentracht und zeigt Ameisenbetragen; sodann tauscht es hiefür kryptische Blattähnlichkeit und eine dieser entsprechende träge Ruhe ein. Dieser Fall gilt als gut untersuchtes Musterbeispiel schützender Myrmekoidie.

Kaum erwähnenswert ist der Fall der angeblichen Ameisenähnlichkeit junger Schmetterlings-Raupen, von *Stauropus fagi*, den Poulton[34]) nach Portschinski in Wort und Bild vorführt. Die langsame Bewegungsart der Raupe sowie der Umstand, daß der Kopf der Larve als Hinterleib der Ameise gelten soll, dürfte diese „Mimikry" wohl von ernsthafter Erwägung ausschließen.

Unter den Käfern führt *Clerus formicarius* den Beinamen des „Ameisenartigen"; er ist indes eher mutilloid als myrmekoid. Die Familie der Anthiciden weist einen *Formicomus* auf; dessen Myrmekoidie ist aber kaum eine nennenswerte[35]). (Die synöke Myrmekoidie mancher Staphyliniden fällt nicht in den Rahmen unserer Betrachtungen.) An dem angeblich ameisenähnlichen nordamerikanischen Cerambyciden *Euderces picipes*, den Poulton abbildet, kann ich auch bei nachsichtigster Beurteilung kaum etwas Ameisenhaftes finden.

Die „Mimikry" zwischen Ameisen untereinander — der furchtsame, in Nord- und Mitteleuropa glänzend schwarze *Camponotus lateralis* soll sich daselbst an andere, streitbare, gleichfalls ganz schwarze Arten anschließen, wogegen er im Süden mit dem zweifarbigen *Crematogaster scutellaris* lebt und ihm zuliebe einen roten Kopf annimmt — ist, wenigstens vom Mimikrystandpunkt aus, keiner ernsten Beachtung wert. Nach der Definition von Wallace kann ja von mimetischer Anpassung nur dort gesprochen werden, wo der „Nachahmer" von dem normalen Bilde seiner natürlichen Verwandtschaft abweicht, was hier keineswegs der Fall ist.

Aus gleichem Grunde kann von „Mimikry" in jenen Fällen kaum gesprochen werden, da Hymenopteren anderer Familien Ameisen mehr

32) Über hypertelische Nachahmungen bei den Orthopteren. Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 1883, Taf. XV.

33) Poulton, 1898, p. 593; Jacobi, p. 109; Hesse-Doflein, II, S. 413; u. s. w. — Ein selbständiges Bild bringt Marshall, 1902, Taf. XIX.

34) 1898, p. 589; u. Taf. 40, Fig. 1.

35) Dasselbe gilt von den Käfern, die H. St. Donisthorpe (Trans. Ent. Soc. Lond. 1901, p. 376) als „ant-like" aufführt: *Clivina, Dyschirius, Brachynus crepitans, Atemeles, Myrmedonia, Astilbus canaliculatus, Stilicus fragilis, Anthicus.*

oder minder ähnlich werden. Die Gestalt der Ameisenarbeiterinnen ist ja schließlich nichts anderes als eben die Gestalt eines flügellosen Hymenopterons ziemlich typischer Prägung.

So ähneln unter den Schlupfwespen[36]) besonders manche Proctotrupiden, deren es zahlreiche im Wald- und Wiesenboden lebende flügellose Arten gibt, Ameisen. Sie mögen leicht in Ameisenbauten gelangen oder doch beim Aussieben solcher gefunden werden. Besonders groß ist die Ähnlichkeit bei *Tetramopria* und *Solenopsia*.

Bemerkenswert ist die Tatsache, daß jene Schlupfwespen, die als Ameisenparasiten nachgewiesen sind (siehe weiter unten), keinerlei Ameisenähnlichkeit zeigen, sondern sehr sonderbare Formen mit Dorn- und Gabelbildungen am Skutellum aufweisen, wodurch sie eher an gewisse Zikaden erinnern. Dagegen findet sich Ameisenähnlichkeit zahlreich bei nicht myrmekophilen Formen[37]). Unter den Chalcididen sind die Weibchen von *Eupelmus vesicularis (Degeeri)*, einem Gallenparasiten, ferner von *Eupelminus excavatus*, *Ericydnus aeneiventris* und *Mira macrocera*, sämtlich im Grase lebend, ameisenähnlich. Unter den Bethyliden sind die *Gonatopus*-Arten im flügellosen weiblichen Geschlecht besonders durch den knotigen Thorax außerordentlich ameisenähnlich; sie sind indes, soweit bekannt, nur Zikadenparasiten.

„Die meisten echten gallenerzeugenden Cynipiden sehen bei flüchtigem Hinsehen den Ameisen außerordentlich ähnlich, die geflügelten den Geschlechtstieren. Da die Gallwespen selbst durch ein unangenehm riechendes Drüsensekret gegen Vogelfraß ziemlich ‚geschützt' sind, könnte man vielleicht gar die Ameisen als die ‚Nachahmer' ansehen?"

In hohem Maße ameisenähnlich sind die apteren Weibchen der Ichneumonidengattung *Pezomachus*, Parasiten von Spinneneiern und Kokons von *Apanteles*, *Lophyrus* und Mikrolepidopteren.

II. Die den Ähnlichkeitstatsachen beigelegte Bedeutung.

Gegen die Erfahrungstatsache, daß eine Reihe von Arthropoden in den Augen des oberflächlich hinblickenden Menschen eine gewisse, in allen Graden — bis zur allmählichen Unähnlichkeit hin — vertretene Ähnlichkeit mit Ameisen besitzt, wird von keinem Forscher ein Einwand erhoben werden können, wenngleich der Unbefangene zugeben wird, daß mancher anpassungsfreudige Biologe das „Ameisensehen" etwas zu weit getrieben hat und mancher angebliche Mimetiker auch in den Augen des Menschen kaum noch

36) Ich verdanke die folgenden Angaben über die Myrmekoidie der Schlupfwespen einer liebenswürdigen brieflichen Mitteilung des bekannten Chalcididenforschers Dr. Franz Ruschka, Weyer (Ober-Österreich).

37) Die sehr ameisenähnlichen *Pezomachus*-Arten wurden allerdings in Ameisennestern gefunden, doch hält Wasmann (Kritisches Verzeichnis der myrmekophilen und termitophilen Arthropoden. Berlin 1894, S. 167) sie kaum für gesetzmäßige Parasiten der Ameisen (vgl. weiter unten).

etwas Ameisenhaftes an sich hat, sofern nicht der gute Wille des Beobachters kräftig nachhilft. Doch dies sind Belanglosigkeiten, die das Prinzip nicht berühren. Ähnlichkeiten für das Auge des Menschen sind gegeben und die Biologie erachtete sich damit ein Problem gestellt: Welchen Nutzen gewährt diese Ähnlichkeit, wie hat sie sich im Kampfe um's Dasein, in der steten Auslese des Bestausgestatteten, herausgebildet?

Es lag nahe, an gewisse dem Menschen unangenehme Eigenschaften der Ameisen zu denken, aus diesen hypothetisch zu folgern, diese Eigenschaften dürften auch insektenfressenden Tieren unangenehm sein, hieraus hypothetisch zu folgern, daß diese Tiere keine Ameisen fräßen; sodann aus der Tatsache, daß manche Arthropoden dem Menschen ameisenähnlich erscheinen, hypothetisch zu folgern, sie dürften auch insektenjagenden, mit anderen Sinnesfunktionen als der Mensch ausgerüsteten Tieren ameisenähnlich erscheinen, dürften von diesen tatsächlich für Ameisen gehalten und (nach obiger hypothetischer Annahme) verschmäht werden. Man darf das in allen Teilen Hypothetische, auf keinerlei Erfahrungstatsachen Gegründete dieser luftigen Folgerungskette nicht übersehen.

Hinsichtlich der — vom menschlichen Standpunkte aus gewerteten — abwehrenden Eigenschaften der Ameisen zitiere ich Jacobi[38]), dessen Worte wohl die Meinung der Mehrzahl der Biologen gut zum Ausdruck bringen.

„Der Vorteil der Nachäffung besteht hier in der Möglichkeit, mit Insekten verwechselt zu werden, die sehr wehrhaft sind und durch massenweises Vorkommen ihre Kräfte vervielfachen. Was die Waffen der Ameisen anbelangt, so bestehen diese zunächst in den starken Kiefern, die durch ihre oft kolossal entwickelten Kaumuskeln als Beißzangen benutzt werden, und in einem Giftapparate. Dieser besteht aus einer, das eigenartige Ameisengift absondernden Drüse, deren Saft bei mehreren Familien durch einen Stachel in den Körper des Feindes eingeführt, bei anderen mit verkümmertem Stachel in eine mit den Beißzangen erzeugte Wunde gespritzt wird. Aber auch ohne den Feind selber zu verwunden, können ihn Ameisen sich vom Leibe halten, indem sie ihm die Absonderung der eigentlichen Giftdrüse oder — bei der Unterfamilie *Dolichoderinae* — diejenige zweier beim After ausmündenden Analdrüsen auf den Leib spritzen."

Dieser protektiven, vor Feinden schützenden Bedeutung der Ameisenähnlichkeit stellen andere Forscher eine aggressive Ausnutzung der Ähnlichkeit gegenüber. Die letztere soll den räuberisch lebenden Nachahmern, z. B. Spinnen, dazu dienen, sich ihren Beutetieren — welche gegebenenfalls eben die nachgeahmten Ameisen selbst

38) l. c. p. 96.

sein können, welche aber jedenfalls Ameisen nicht fürchten — unbeachtet zu nähern. Einen Fall, in dem ameisennachahmende Spinnen unter dem Schutze der Ähnlichkeit ihre eigenen Modelle überfallen, ist dem Spinnenkenner F. Dahl nicht bekannt. „*Lasaeola procax* frißt freilich Ameisen; aber nur das reife Männchen ist ameisenförmig und gerade dieses nimmt, nachdem es Ameisenform angenommen hat, keine Nahrung mehr zu sich."

Dennoch führt R. Shelford[39]) einen solchen Fall an: Er beobachtete auf Borneo die Thomiside *Amyciaea lineatipes*, wie sie ihr Modell, die Ameise *Oecophylla smaragdina*, aussaugte.

Für uns kommen alle Fälle aggressiver Anpassung nicht in Betracht. Sie entsprechen ebenso wie die Synökie dem Prinzipe der echten Mimikry, der warnenden Auffälligkeit, nicht; sie beruhen auf dem Prinzip des Unbeachtet-, Verborgenbleibens, der „schützenden Ähnlichkeit" mit unbeachteten Gestalten der Umwelt des zu Täuschungen. Sie sind — dies blieb bisher unbeachtet — Mimese und keine Mimikry. —

Die Uneinigkeit der Forscher in der prinzipiellen Bewertung von Ähnlichkeitstatsachen erhellt aus folgendem.

„In China gleicht die Randwanze *Riptortus linearis* im Larvenzustande zuerst erheblich einer dortigen kleinen, gelben Ameise, als Nymphe einer größeren Art, die schwarz und weiß gefärbt und sehr gemein ist[40]). Da aber die auf Leguminosen lebende Wanze keinerlei Gemeinschaft mit diesen Ameisen unterhält, so kann man nicht von Mimikry sprechen."

So Jacobi. Meines Erachtens mit Unrecht. Für die Wirksamkeit einer metöken Mimikry kann es doch wohl nicht Bedingung sein, daß sich der „Nachahmer" stets mitten unter den Modellen aufhalte. Die Feinde haben die Warngestalt ja gelernt, ihrem Gedächtnis fest eingeprägt, und man dürfe wohl eher in Übereinstimmung mit einer oben angeführten Äußerung Dahl's der Meinung sein, daß die Täuschung gerade dann leichter gelingen müsse, wenn Ameisen nicht zum Vergleich zur Stelle seien. Denn ein unmittelbares Nebeneinanderstellen könnte immerhin Verschiedenheiten im einzelnen hervortreten lassen.

Hinsichtlich aller Gruppen von Myrmekoiden aber stimmen die Forscher darin überein, daß „durchaus nicht immer ein genaues Übereinstimmen in Form und Farbe nötig ist, sondern daß dasselbe Ziel, bei sich sehr schnell bewegenden Tieren, durch ein genaues Kopieren der Bewegungen ihres Modells in Verbindung mit einer ungefähren Übereinstimmung der Grundfarben vollkommen erreicht werden kann" (Breddin)[41]).

39) Proc. Zool. Soc. Lond. 1902, p. 266.
40) Kershaw und Kirkaldy, Trans. Ent. Soc. 1908, S. 59—62.
41) Von Jacobi zustimmend zitiert (S. 105).

(Ich kann nicht umhin, auf den hierin liegenden logischen Widerspruch hinzuweisen. Wenn Ähnlichkeit der Bewegung und der ungefähren Färbung zur Täuschung vollauf genügt, wozu sollten dann weitgehende Betrachtungen über eine größere oder geringere — jedenfalls aber überflüssige — Ähnlichkeit der Form und der Färbungseinzelheiten dienlich sein? Daß irgendeine schmalgebaute und ziemlich langbeinige Wanze irgendeiner ähnlich schmalgebauten und langbeinigen Ameise in der Bewegungsart mehr oder minder ähnlich sein wird, ist eher eine in der ähnlichen Bauart begründete Selbstverständlichkeit als eine bemerkenswerte Verwunderlichkeit. Im übrigen sind auch Wanzen, die nicht im mindesten an Ameisen erinnern, diesen in der Bewegungsart äußerst ähnlich. So läuft *Pyrrhocoris apterus*, die bekannte Feuerwanze, in beunruhigtem Zustande, besonders als Larve, genau so hastig wie eine Ameise. Die ungefähre Ameisenfärbung aber — gelbbräunlich, rötlich, schwärzlich u. s. w. — ist identisch mit einer sehr gewöhnlichen Wanzenfärbung. Die ganze Lage der Tatsachen entbehrt des Problemhaften. Unter Hunderttausenden von Landarthropoden erinnert eben eine kleine Anzahl zufällig mehr oder minder an die Ameisengestalt. Die Verwandten dieser „Mimetiker" tragen in der Regel noch die charakteristischen Züge letzterer, sehen aber schon nicht mehr Ameisen ähnlich.)

Aus der Wichtigkeit der ameisenähnlichen Bewegung heraus hat denn auch Jacobi mit Recht die Ameisenähnlichkeit der Membraciden als eine biologisch wertlose Erscheinung, als eine „Pseudomimikry", gekennzeichnet. Das Benehmen der Buckelzirpen läßt keinen Vergleich, keine Verwechslung mit Ameisen zu; sie sitzen wie alle Zikaden zumeist still und retten sich bei Gefahr durch einen Sprung.

Die Wertlosigkeit einer großen, durch das Benehmen aber nicht unterstützten Ameisenähnlichkeit hebt auch Vosseler[42]) hervor. „Wiederholt begegnete ich auch Spinnen aus anderen Familien mit großer Ameisenähnlichkeit . . . Keine trug aber das Gepräge wirklicher Mimikry . . ., im Wesen und in ihren Bewegungen verrieten sie ihre wahre Natur sehr schnell."

(Die Tatsache des Bestehens einer „Pseudomimikry", einer großen, aber dennoch wertlosen täuschenden Ähnlichkeit muß uns vorsichtig machen. Wenn für diese kein Nutzen da ist, wenn diese nicht durch Auslese des Bestausgestatteten entstanden ist, was berechtigt uns, von den anderen Ähnlichkeiten anzunehmen, sie seien allein aus dem Nutzen durch Auslese entstanden? Wenn dort „Zufall" waltet, sollte er hier undenkbar sein?)

Was die Feinde anbelangt, denen gegenüber die Ameisenähnlichkeit von existenzerhaltender Bedeutung sein soll, so bedürfen die einzelnen Gruppen der Mimetiker einer gesonderten Betrachtung.

---

42) Die Gattung Myrmecophana. S. 193.

Spinnen werden in reichstem Maße von wohl allen insektenfressenden Vögeln — in den Tropen besonders gern von Kolibris — verfolgt. Dennoch vermeint schon Peckham die Hauptfeinde der Spinnen nicht in den Vögeln, sondern in den spinneneintragenden Weg- und Grabwespen (*Pompilus*, *Priocnemis*, *Agenia*, *Pelopoeus*, *Trypoxylon* u. s. w.) suchen zu müssen. Pocock und Jacobi schließen sich dieser Auffassung an. Weder den Schlupfwespen noch den spinnenfressenden Wirbeltieren soll so viel Beteiligung „an dieser Naturauslese" zukommen wie den Raubwespen.

Auch gegen Springspinnen selbst, die nach Peckham nie Ameisen nehmen sollen, soll der Schutz wirksam sein. Mit der Annahme, die Spinnen verschmähten Ameisen, stehen allerdings die Beobachtungen anderer Forscher (siehe oben Shelford und Dahl, weiters auch Jacobi[43]) in Widerspruch.

Was die Art des Nutzens der Ameisenähnlichkeit bei den Wanzen anbelangt, so vermutet Haase sie im Schutz vor Mordwespen, welche sich von Wanzen nähren, z. B. *Tachytes*. Dafür soll eine Beobachtung von Belt sprechen, daß *Spiniger luteicornis*, mit schwärzlichen Flügeln und gelben kurzen Antennen, „mit beiden genau wie eine Wespe (*Priocnemis*) vibriert."

Neuere Vertreter der Mimikryhypothesen sind über die Frage des Nutzens der Ameisenähnlichkeit der Insekten nicht einig. R. J. Pocock, der auf Grund von Experimenten zur Einsicht gelangte, daß Säugetiere und Vögel Ameisen in beliebiger Zahl gerne fressen[44]), schiebt die wirksame Auslese Pompiliden zu. Andere Forscher hingegen, von der kritischen Einsicht ausgehend, daß die Annahme, eine Raubwespe mit ihren ganz anders gearteten Sinnesorganen würde eine Ameisenähnlichkeit ähnlich sehen und beurteilen wie ein Mensch, doch als eine etwas allzumenschliche Betrachtungsweise kaum Anspruch auf exakt wissenschaftliche Berücksichtigung erheben dürfe[45]), nehmen an, daß die Myrmekoidie, wie jede mimetische Nachäffung, wesentlich vor „Augentieren" als Feinden schützen soll und daß als solche hauptsächlich Landwirbeltiere in Betracht kommen. Ihnen stehen eben keine Erfahrungen im Wege, wie sie Pocock gemacht hat. Hierdurch wäre der Schwerpunkt der Myrmekoidiefrage, soweit es sich um Insekten als Mimetiker handelt, wieder auf Amphibien, Reptilien, Säugetiere und Vögel verlegt.

---

43) l. c. p. 111.

44) Proc. Zool. Soc. Lond., 1911, p. 849.

45) G. Entz sen. (Die Farben der Tiere und die Mimikry. Math. u. naturw. Berichte aus Ungarn. XXV, 1908, S. 58) weist mit Recht darauf hin, daß alle Kleintiere die Ameisen und ihre Nachahmer aus großer Nähe sehen und dann ebenso sicher unterscheiden, wie wir in einem Saal unter hundert Europäern einen Japaner in tadelloser europäischer Kleidung sofort erkennen. Tiere mit ungenügendem Gesichtssinn aber besitzen stets einen feinen Witterungssinn.

Hier gibt Jacobi — und seine Meinung kann als Ausdruck der zumeist angenommenen Anschauungen gelten — zu, daß es eine ganze Reihe von Tierarten gibt, die Ameisen in ungeheuren Mengen vertilgen (unter den Säugetieren die Zahnarmen, wie die Ameisenbären, Gürteltiere, Schuppentiere, Ameisenbeutler, Schnabeligel, unter den Vögeln die Ameisendrosseln und Glanzdrosseln, die Spechte u. s. w. u. s. w.), es scheint ihm indes, daß „hiebei augenscheinlich die geflügelten, das will heißen wehrlosen, Stufen vorwiegen, während die den eigentlichen großen Verkehr auf der Erde, an Stämmen und im Blattwerk stellenden Arbeiter in den Hintergrund zu treten scheinen."

Jacobi schließt: „Außerhalb der Bauten dürften namentlich die geflügelten Geschlechtstiere von Vögeln weggeschnappt werden. Was aber die unausgesetzt in Heeressäulen hin- und herziehenden Arbeiter anbelangt, so scheinen räuberische Gliederfüßer sie durchaus zu meiden und Vögel im Durchschnitt wenig darauf zu geben. Diese Stufe ist es aber gerade, die von einigen Spinnen und Insekten nachgeäfft wird, so daß die Annahme einer wirklichen Schutzanpassung bis auf weiteres Berechtigung hat."

Jacobi ist bis zu einem gewissen Punkte kritischer Vertreter der Mimikryhypothese. Seine mit etlichen vorsichtigen „scheinen" und einem „bis auf weiteres" verbrämte Fassung ist gemäßigt im Vergleiche zu der Sicherheit, mit welcher von manchen Biologen die Immunität der Ameisen gleich einer erwiesenen Tatsache verkündet wird.

Hier ist der Angelpunkt des Myrmekoidieproblems, hier hat Tatsachenforschung endgültig klärend und Sicherheit schaffend einzugreifen. Das soll Gegenstand des folgenden Abschnittes sein.

III. Die Nahrung der Arthropodenfeinde.

Die Arthropodenfeinde, soweit sie für das Mimikryproblem in Betracht kommen, umfassen Angehörige folgender Tiergruppen:

Halbparasitische Arthropoden (Raubwespen, Schlupfwespen, Schmarotzerfliegen u. s. w.);
Räuberische Arthropoden (Spinnen, Raubfliegen, Libellen u. s. w.);
Amphibien;
Reptilien;
Vögel;
Säugetiere.

Was die halbparasitischen Arthropoden, die Sphegiden, Pompiliden, solitären Vespiden, die Ichneumoniden, Braconiden, Chalcididen, Tachiniden u. s. w. u. s. w. anbelangt, so findet die Annahme, sie würden durch eine beiläufige, äußerliche, nur auf eine relativ beträchtliche Entfernung und nur bei ungenauem Hinsehen für den Menschen gültige Ameisenähnlichkeit effektiv getäuscht, ihre

Widerlegung in sinnesphysiologischen Tatsachen. Wer je die für menschliche Sinnesorgane ganz unverständlichen Leistungen des Witterungssinnes dieser Insekten zur Kenntnis genommen hat, ihre geradezu unglaubliche Geschicklichkeit im Auffinden und Erkennen ihrer speziellen Nahrung, für den hat die Verbindung dieser Tiere mit einer naiven Schmimikry etwas völlig Undenkbares.

O. M. Reuter[46]) sagt von ihnen: „...Allen gemeinsam ist die Fähigkeit, die Beute zu wittern, auf der das Ei angebracht werden soll...“ „Man kann sich überhaupt keinen so verborgenen Ort denken, der nicht von der unendlich feinen Witterung der Schmarotzerwespe entdeckt würde; selbst nicht im Holzinnern der Bäume oder in der Tiefe der Erde lebende Larven entgehen derselben; und in solchen Fällen sind die Wespen mitunter mit Eilegeröhren von ungeheurer Länge ausgerüstet.“

„Die *Scolia*-Arten... suchen ihre Beute in Verstecken auf. Um sie zu erreichen, sind sie oft genötigt, sich einige Zentimeter tief in die Erde zu graben. Hier, tief im Innern der Erde, gerade unter dem Punkte, wo sie das Graben beginnt, findet z. B. *Scolia bifasciata* die Larve eines Blatthornkäfers der Gattung *Cetonia*, von deren Anwesenheit hier unten sie durch die äußerst empfindlichen Sinnesapparate unterrichtet wird, die ihren Sitz in den Antennen haben. Man sieht sie nämlich hin- und herwandern, die Erde mit diesen berührend, bis sie plötzlich stehen bleibt und zu graben beginnt...“[47]) — „Nicht selten geschieht es aber, daß eine andere Wespe, eine Art der Gattung *Mutilla*, etwas später hier vorüberkommt, durch die dicke Erdschicht hindurch den Geruch der *Scolia*-Larve empfindet, sich hinuntergräbt und jetzt ihr Ei auf diese legt[48]).“ — „...Die in faulem Holz minierenden Larven des Hirschkäfers, *Lucanus cervus*, fallen einer *Scolia* ... zum Opfer.“

Und R. Demoll[49]) schreibt: „Zu Spezialisten sind auch jene Schlupfwespen zu zählen, die uns durch die Fähigkeit in Staunen setzen, durch dickes Holz hindurch die Anwesenheit einer Holzwespenlarve zu riechen. Die Fühler dieser Tiere sind über und über mit eigentümlichen Sinnesorganen bedeckt...“ — „Hat die Schlupfwespe sich auf einen Baumstumpf niedergelassen, so wird die Fläche intensiv mit den ständig zitternden Antennen abgetastet. Ist eine Beute im Innern des Stammes festgestellt, so wird die Scheide des Legebohrers genau an die betreffende Stelle gebracht... und der Legebohrer eingesetzt[50]). Das ständig zitternde Hin- und Herwischen der An-

46) Lebensgewohnheiten u. s. w. S. 41, 42.

47) Ebenda S. 239.

48) Die Mutilliden spüren hauptsächlich die Nester anderer Akuleaten auf und bringen dort ihre Eier unter.

49) Die Sinnesorgane der Arthropoden, ihr Bau und ihre Funktion. Braunschweig 1917, Verl. Friedr. Vieweg & Sohn. S. 32.

50) F. Doflein (Hesse-Doflein, Tierbau und Tierleben, II, S. 286) gibt eine Abbildung dieser Szene, die R. Heymons (Brehm's Tierleben, II, S. 538) reproduziert.

tennen läßt nicht daran denken, daß die Tiere ihre Beute hören ..." — „.... und ich gestehe, daß ich dadurch immer wieder veranlaßt wurde, mir die Frage vorzulegen, ob dieser Umstand ... vielleicht doch seine Erklärung darin finden wird, daß es sich hier um ein unserem Sinnesleben vollkommen fremdes Element handelt."

Und ein solches Tier sollte durch plumpe, oberflächliche Myrmekoidie, die kaum einen flüchtig hinblickenden Menschen irreführt, nur ein einzigesmal getäuscht werden?!

Noch eine andere Tatsache zerstört die Mimikryannahme. Die Raubwespen sind Spezialisten. Ich zitiere wieder Reuter.

„... Es ist für die Raubwespen und die solitären Faltenwespen charakteristisch, daß bis auf wenige Ausnahmen jede Art ihren Raub in einer gewissen Ordnung, oft in einer gewissen Familie, mitunter nur in einer einzigen Gattung, ja manchmal einer einzigen Art wählt ... So greifen die *Seolia*- und *Tiphia*-Arten nur die Larven der Blatthornkäfer *(Lamellicornes)* an, alle zur Familie *Pompilidae* gehörenden Arten fangen nur Spinnen, die *Ammophila*-Arten nur Schmetterlingslarven, die meisten *Cerceris* entwickelte Käfer (Pracht- oder Rüsselkäfer), nur einige Arten sammeln Immen, *Sphex* und ihre Verwandten Geradflügler, *Bembex* und *Oxybelus* Fliegen, *Pemphredon* und die meisten *Psen*-Arten Blattläuse u. s. w.

Der Instinkt, der hiebei die Raubwespen leitet, grenzt in manchen Fällen an das Wunderbare. So z. B. fängt *Cerceris bupresticida* nur Käfer aus der Familie der Prachtkäfer *(Buprestidae)*, aber nicht bloß eine, sondern mehrere Arten derselben, die doch in Farbe, Größe und äußerer Gestalt so sehr voneinander abweichen, daß nur ein Entomologe versteht, daß sie wirklich miteinander verwandt sind." [51])

Erkennende Fähigkeiten solcher Art schließen die Möglichkeit eines Getäuschtwerdens durch Mimikry bedingungslos aus.

Doch noch von anderer Seite aus wird die Mimikryannahme durch Tatsachen zerstört.

Die Hypothese nimmt an, die Ameisen seien ihrer Wehrhaftigkeit halber von Raub- und Schlupfwespen gemieden. So sagt Jacobi [52]): „Jene Wespen (es ist die Rede von Pompiliden, Sphegiden und solitären Vespiden) meiden Ameisen fast durchweg, ja sie fürchten sich vor ihnen."

51) Der angeführte Fall bildet ein Analogon zu Erfahrungen, die ich mit phytophagen Käfern aus der Chrysomelidengruppe der Halticinen gemacht habe. Auch sie sind Spezialisten und verfügen über einen eigenartigen Sinn, der sie ihre Nahrungspflanzen erkennen läßt, auch wenn dieselben habituell einander völlig unähnlich sind. So leben die Arten der Käfergattung *Epithrix* ausschließlich auf Solanaceen; *Epithrix atropae* lebt auf *Atropa belladonna*, *Hyoscyamus niger* und *Lycium halimifolium (barbarum* auct.), drei einander unähnlichen Solanaceen, die der Käfer mit dem Gesichtssinn auf Grund ihrer Gestalt nie und nimmer als nächste Verwandte erkennen würde.

52) l. c. p. 101.

Jacobi bringt keine Tatsachenbelege für diese Meinung. Daß die wilden, kampflustigen, starken Raubwespen die zumeist kleineren, ihnen gegenüber viel wehrloseren Ameisen fürchten sollten, ist um so weniger wahrscheinlich, als sich diese selben Raubwespen furchtlos an weit größere akuleate Hymenopteren wagen. Die Arten der Gattung *Philanthus*, z. B. *apivorus*, tragen als Spezialisten Honigbienen und Sandbienen ein, die ihnen zuweilen an Größe überlegen sind. Auch unter den *Cerceris*-Arten finden sich spezialisierte Bienenjäger. Alfken fand in dem Wall, der die Nester von *Cerceris rubiensis* umgibt, ganze Niederlagen stichgelähmter Bienen[53]). Wenn sich die Raubwespen tatsächlich um Ameisen nicht kümmern würden — ich werde weiter unten das Gegenteil nachweisen und eine auf Ameisen spezialisierte Raubwespe vorführen — dann wäre diese Tatsache unschwer verständlich schon dadurch, daß an den Ameisen wenig Lockendes ist — es sind magere Bissen — und daß jede Raubwespe eben ihr Spezialgebiet bereits besitzt. Es gibt eine sehr große Zahl von Insekten, die gar nichts Wehrhaftes an sich haben und die dennoch nicht in den Spezialnahrungskreis einer Raubwespenart fallen. Die Meinung, daß die kühnen Räuber aus den Gruppen der Pompiliden, Sphegiden, Vespiden u. s. w. sich vor den Ameisen „fürchten", entbehrt jeder Tatsachengrundlage. Daß die meisten von ihnen Ameisen nicht beachten, liegt in ihrer engen Geschmacksspezialisation, die sie nur eine ganz bestimmte, zuweilen sehr wehrhafte Beute suchen, finden und überwältigen, alles übrige, und läge es noch so lockend wehrlos vor ihnen, aber völlig unbeachtet lassen heißt.

Die Mimikryhypothese hat hier bedauerlicherweise ihre Sätze unter völliger Nichtbeachtung der Sinnesphysiologie der Räuber und der Tatsache der strengen Geschmacksspezialisation derselben aufgestellt. Und dieser Fehler in den tiefsten Grundlagen rächt sich. —

Es ist nun ein eigenartiger, seltsamer Zufall, daß es gelingt, in der so beschränkten Zahl der bekannten Geschmacksspezialisationen an einer positiven Tatsache nachzuweisen, daß „Ameisennachahmung" vor Raubwespen effektiv nicht schützt. Breddin und mit ihm Jacobi[54]) haben den „Geniestreich" bewundert, mit dem die Natur der Larve der Raubwanze *Nabis lativentris* Ameisenähnlichkeit verlieh. Nun, dieser Geniestreich der Natur ist — zumindest den Raubwespen gegenüber — leider fehlgegangen: Eben diese Larve von *Nabis lativentris* wird als Spezialnahrung der Raubwespengattung *Dinetus* angegeben[55]). Dies ist sogar die einzige Wanze, die ich — bei einem allerdings nur flüchtigen Einblick in die Literatur — als Raubwespenbeute mit dem Artnamen angeführt fand. Das ist Zufall.

53) Reuter, Lebensgewohnheiten u. s. w. S. 310.

54) l. c. p. 104.

55) O. Schmiedeknecht, Die Hymenopteren Mitteleuropas. Jena 1907, S. 212.

Aber gerade dieser seltsame Zufall sollte uns lehren, daß es eben seltsame Zufälle gibt. Die leichte Ähnlichkeit einiger Arthropoden mit Ameisen, um derentwillen sich die heutige Biologie abquält, ist weit minder verwunderlich als dieser Zufall, den niemand anders als mit seinem wahren Namen Zufall nennen wird. —

Daß es aber endlich auch Raubwespen gibt, die spezielle Ameisenjäger sind, erweist der Einblick in die Literatur. Ich zitiere Reuter[56]):

„*Fertonius*, eine kleine Crabronine, welche in Algier ihre Nester mit gegen 40 Stück einer dort gemeinen Ameise, *Tapinoma erraticum*, versieht, befestigt das Ei auf der Brust hinter dem ersten Beinpaare. Der lähmende Stich ist so appliziert, daß die vier hinteren Beine und der Hinterkörper völlig gelähmt sind, während die Antennen und die kräftigen Kiefer beweglich bleiben. Aber das Ei liegt, wie gesagt, außer ihrem Bereich, und wenn die junge Larve ausgekrochen und gewachsen ist, hat sich die Lähmung... auch auf diese Körperteile erstreckt."

Und der Ameisenkenner E. Wasmann[57]) schreibt:

„Unter den Grabwespen finden sich manche Ameisenfeinde, die ihre Brut mit Ameisen versorgen. Nach Ferton macht *Crossocerus (Fertonius) luteicollis*[58]) Jagd auf *Tapinoma erraticum* in Algier, und nach Emery raubt *Crabro (Brachymerus) curvitarsis* in Italien die Arbeiterinnen von *Liometopum microcephalum*[59]). Schon Degeer berichtet über den Raub von *Myrmica rubra* durch Wespen. Einen rätselhaften Kampf zwischen *Ampulex compressus* und *Sima rufonigra* berichtet Rothney. Zur Erklärung desselben dürfte eine ähnliche Beobachtung von Belt dienen[60])."

Hiermit ist die Annahme, die Raubwespen „fürchteten" Ameisen und könnten das Instrument der selektiven Entwicklung einer Ameisenmimikry sein, tatsachengemäß ihrer letzten Stütze beraubt.

Als Ameisenfeinde kommen weiters Ameisen selbst in Betracht. Diese Feindschaft wird von den Forschern für außerordentlich bedeutsam erklärt; jedes Tier mit fremdem Nestgeruch soll angefallen

---

56) l. c. p. 306.

57) Kritisches Verzeichnis der myrmekophilen und termitophilen Arthropoden. Berlin 1894, S. 166.

58) = *Crabro (Tracheliodes) quinquenotatus* (vergl. auch F. F. Kohl, Die Crabronen der paläarktischen Region. Ann. Nat. Hist. Hofmus. Wien, XXIX, S. 322 ff., 1915).

59) Daß es sich hier keineswegs um friedfertige Ameisen handelt, geht aus der Tatsache hervor, daß sowohl *Tapinoma* als auch *Liometopum* fleischfressende, sich schnell bewegende und durch Ausspritzen ihres übelriechenden Drüsensekrets verteidigende Ameisen sind. H. Stitz nennt *Liometopum* „sehr kriegerisch und angriffslustig" (Chr. Schroeder, Die Insekten Mitteleuropas. Bd. II. Die Ameisen. S. 79).

60) Literaturzitate bei Wasmann.

und getötet werden. Zahlreiche Arten unternehmen regelmäßig Raubzüge und Überfälle auf fremde Nester. Da die überfallenen Ameisen doch sicherlich auch „ameisenähnlich" sind, dürfte man wohl nicht behaupten können, eine ungefähre Nachahmung der äußeren Ameisengestalt sei feindlichen Ameisen gegenüber irgendwie von Wert. Im übrigen sind die Ameisen ja in höchstem Maße Tiere mit Geruchsorientierung.

Von den Schlupfwespen erwähnen E. Wasmann[61]) und H. Stitz[62]) Arten aus den Gruppen der Braconiden, Chalcididen und Proctotrupiden, die ihre Eier an Ameisen oder deren Larven ablegen; ebenso treten gewisse Dipteren (Phoriden) als Schmarotzer von Ameisen auf. Die Braconide *Elasmosoma berolinense* legt nach Pierre ihre Eier in die Ameisen selbst[63]); *Pachylomma cremieri* legt ihre Eier in Larven von *Lasius niger* während des Transportes derselben[64]).

Nach F. Ruschka[65]) sind sichere Ameisenparasiten unter den Schlupfwespen speziell die Eucharinen (Chalcididen), von denen *Eucharis adscendens* aus den Kokons von *Aphaenogaster barbara* und *Stilbula cynipiformis* aus denen von *Camponotus marginatus* zweifellos nachgewiesen sind[66]). Ferner *Chalcura Bedelii* aus *Myrmecocystus viaticus*[67]). Aus Indien ist *Eucharis myrmiciae* aus *Myrmecia forficata*[68]) gemeldet, aus Nordamerika *Orasema viridis* aus der Ameise *Pheidole instabilis*[69]). Die Eucharinen dürften durchwegs Ameisenparasiten sein. Eine Reihe weiterer parasitischer Hymenopteren wurde mit Ameisen vergesellschaftet gefunden; der Nachweis indes, daß sie bei diesen Ameisen parasitieren, fehlt.

Etwas anders als bei den halbschmarotzenden Raub- und Schlupfwespen, die für ihre Nachkommenschaft jagen, liegen die Dinge bei den eigentlichen Raubarthropoden, die ihre Beute auf der Stelle selbst verzehren. Während wir dort einen für uns unfaßbar feinen Witterungssinn feststellten, finden wir hier, wenigstens soweit es sich nicht um Erdräuber und Fallensteller, sondern um fliegende Räuber handelt, vielfach auch eine Jagd nach dem Gesichtssinn.

Die Spinnen sollen mit Hilfe ihrer mäßig gut entwickelten Augen, wobei vielen ihr Tastsinn, bezw. Erschütterungssinn, wesentliche

61) l. c. p. 167.

62) Die Beziehungen der Ameisen zum Menschen und ihre wirtschaftliche Bedeutung. Zeitschr. f. angewandte Entomologie. IV, 1918, S. 110.

63) Wasmann, l. c. p. 167.

64) Stitz, Insekten Mitteleuropas. II, S. 46.

65) Laut freundlicher brieflicher Mitteilung.

66) J. Fahringer und F. Tölg, Verhandl. naturf. Ver. Brünn. Bd. 50, S. 249—250, 1912.

67) Cameron, Mem. & Proc. Manchester Soc., IV, p. 188, 1891.

68) A. Forel, Ann. Soc. Ent. Belg. XX, C. R., p. VIII—X, 1890 — und Cameron, l. c. p. 187.

69) Wheeler, Bull. Am. Mus. Nat. Hist., XXIII, p. 1—93, 1907.

Dienste leistet, jagen. Auch sie sind vielfach stark spezialisiert, auch unter ihnen finden sich Ameisenfresser[69a]) und die ameisenverschmähenden Arten sind durch anderweitige Spezialisation gebunden.

Für die fallenstellende Larve von *Myrmeleon*, den „Ameisenlöwen", genüge der einfache Hinweis auf jedermann Bekanntes. Nach F. Brauer kommen, wohl mit denselben räuberischen Absichten, die Larven von *Panorpa* und *Bittacus* in der Nähe von Ameisennestern vor.

Was die räuberischen Insektenimagines anbelangt, so hat E. B. Poulton, bekannt durch seine warme, weitgehende Verteidigung der Mimikryhypothese, eine außerordentlich verdienstvolle, mühsame Zusammenstellung der bis nun vorliegenden exakten Daten über die Beute der räuberischen Diptera, Neuroptera, Hemiptera, Orthoptera und Coleoptera gegeben[70]).

Diese Untersuchungen zeitigten das eigenartige Ergebnis, daß diejenigen Eigenschaften, die im Sinne der Mimikryhypothese als schützend galten, den Raubinsekten gegenüber sich nicht nur als nicht wirksam erwiesen, sondern daß vielmehr gerade die als am geschütztesten geltenden Formen in besonders hohem Ausmaße den sechsbeinigen Räubern zur Beute fielen. Speziell die stechenden Hautflügler stellen ein Hauptkontingent zur Nahrung der Asiliden, Odonaten, Reduviiden u. s. w. So fanden sich beispielsweise unter 225 Exemplaren Asilidenbeute 67 Hymenopteren, darunter 53 Akuleate, hierunter 9 Ameisen. (Für das hier behandelte Problem sind letztere allerdings kaum von Bedeutung, da die Asiliden fast nur fliegende Beute jagen und es sich daher um geflügelte Stücke der Ameisen handelt. Die große Zahl der Akuleaten — Bienen, Wespen und Grabwespen — erweist indes die allgemeine Wertlosigkeit der Wespenwaffen gegenüber diesen Raubinsekten.) Unter den in geringer Zahl angeführten Beutestücken von Libellen finden sich Arten der wehrhaften Gattung *Vespa;* in Raubwanzenbeute sind *Halictus*-Arten vertreten.

Die typischen Raubinsekten scheuen somit bestachelte Hautflügler nicht und eine Ameisenähnlichkeit wird ihnen gegenüber zuverlässig die schützende Wirkung versagen.

Daß sich Ameisenarbeiter nicht in der nachgewiesenen Beute vertreten finden, hat seinen Grund in der Jagdweise der Mehrzahl dieser Räuber, die sich zumeist nur auf Fliegendes stürzen, und in

69a) „Arten von *Enyo (Zodarium)*, *Phrurolithus, Leptorchestes* und *Hahnia,* die zum Teil ameisenähnlich sind, lauern den Ameisen am Eingang ihrer Nester auf. *Theridium*-Arten überfallen einzelne Ameisen von einem Grashalm oder Pflanzenstengel aus und umspinnen sie, um dann die Beute an einem Faden zu sich emporzuziehen.". H. Stitz, l. c. p. 45, Taf. II, Fig. 36 u. 37.

70) Predaceous Insects and their Prey. Part. I. Trans. Ent. Soc. Lond. 1906, p. 323–409.

der wenig verlockenden Kleinheit der Ameisenarbeiter. Irgendein Grund zur Annahme eines Geschütztseins der Ameisen ist nicht gegeben, da größere Akuleaten rücksichtslos angegriffen werden.

Hiemit erledigen sich die Arthropoden als Feinde von Arthropoden. Sie scheiden aus der Konkurrenz für die auslesende Herausbildung der hier in Besprechung stehenden metöken Myrmekoidie endgültig aus und zwar aus folgenden Gründen;

1. Ihre eigenartigen, feinen Sinnesorgane lassen eine Täuschung durch eine plump-primitive, oberflächliche Gestaltähnlichkeit als ausgeschlossen erscheinen.

2. Sie scheuen die Waffen der akuleaten Hymenopteren nicht. Es gibt unter ihnen nicht nur zahlreiche Arten, die die weit wehrhafteren[71]) Bienen, Wespen und Raubwespen anfallen, sondern auch typische Feinde von Ameisen.

*

Wir gelangen zu den Wirbeltieren. Die Amphibien und Reptilien gestatten eine kurz gefaßte Erledigung. Sie wurden meines Wissens von keinem Forscher als wesentliche Auslesefaktoren in der Frage der Myrmekoidie angesprochen.

Die häufigeren erdlebenden, einheimischen Amphibien — Kröten. Frösche, Unken — werfen ihre Zunge so ziemlich nach allem sich Bewegenden aus. Sie scheuen — wie mir eigene Versuche mit der Wespe *Polistes gallicus* und der Biene *Apis mellifica* mit *Bufo vulgaris, Rana esculenta, temporaria, arvalis* und *Bombinator pachypus* (ebenso mit *Hyla arborea*) erwiesen — den Akuleatenstachel nicht. Brunet hat Kröten vor dem Bienenstande auf Bienenfang beobachtet[72]). Jacobi erwähnt Kröten, die vor Wespennestern lauerten und deren Bewohner wegfingen[73]). Sofern ihnen größeres Getier zur Verfügung steht, beachten diese Lurche Insekten von Ameisengröße in der Regel kaum. Daß es sich tatsächlich nur um ein Vernachlässigen handelt und die Ameisen nicht geschützt sind, sondern bei Bedarf in Mengen verzehrt werden, ergibt sich aus der Mitteilung von J. H. Fabre, der Kotwürstchen von Erdkröten „fast ausschließlich aus Hunderten von Ameisenköpfen" bestehend fand[74]).

Unter den exotischen Amphibien sind die Engystomiden als Ameisenfeinde bekannt.

Von Reptilien kommen in Mitteleuropa nur die Eidechsen in Betracht. Nach meinen Erfahrungen an gefangenen *Lacerta agilis* und

71) Es ist mir bekannt, daß der Stich einzelner großer, tropischer Ameisen, z. B. gewisser Ponerinen, *Myrmecia*-Arten u. a., an Schmerz- und Giftwirkung dem Stiche von Wespen nicht nachsteht. Doch sind dies Ausnahmen; im allgemeinen sind die Ameisen minder wehrhaft und mehr lästig als gefürchtet.

72) F. Knauer, Naturgeschichte der Lurche. Wien 1878, S. 287.

73) Jacobi, l. c. p. 81.

74) Souvenirs Entomologiques. (Deutsch in: Ein Blick ins Käferleben. Stuttgart, Kosmosverlag, S. 20.)

serpa verschmähen diese Arten nicht nur Ameisen, sondern auch Käfer, Wanzen u. s. w. von der in Betracht kommenden Größe, nehmen dagegen begierig Heuschrecken, Käferlarven, nackte Raupen u. s. w. an[75]). Gegebenenfalls gehen sie wehrhafte Hautflügler, sofern sie sie nicht gänzlich unbeachtet lassen, ohne Furcht und ungestraft an. Man hat Eidechsen, *Lacerta viridis* und *agilis*, auf der Lauer vor Bienenständen angetroffen[76]).

Ameisen bilden nach W. D. Hunter[77]) die gewöhnliche Nahrung der nordamerikanischen Krötenechse *Phrynosoma cornutum;* außerdem sind Zonuriden und Amphisbaenen Ameisenfresser. In Südeuropa jagen die Geckonen in Häusern nach Ameisen. Von den Schlangen sind die Typhlopiden Termitenjäger; J. Vosseler[78]) fand *Typhlops punctatus* im Bau ostafrikanischer Treiberameisen[79]). —

Die wissenschaftlich genaue und sichere Feststellung der Art der Nahrung insektenfressender Vögel kann auf dreierlei Wegen in Angriff genommen werden:

1. Durch Freilandbeobachtungen.
2. Durch Versuche mit gefangen gehaltenen Vögeln.
3. Durch Magen- und Kropfinhaltsuntersuchungen erlegter Vögel (gegebenenfalls auch durch Untersuchung von Gewöllen und Exkrementen).

Was die Freilandbeobachtungen anbetrifft so sind sie nach dem übereinstimmenden Urteile der Forscher außerordentlich schwierig und nicht in größerem Ausmaße durchführbar[80]). Der scheue Wildvogel gestattet dem Beobachter nicht, so nahe heranzukommen, um zu unterscheiden, welche Insektenarten der Vogel aufnimmt. Lediglich die Jagd eines Vogels nach weithin sichtbaren und kenntlichen Schmetterlingen, Libellen u. s. w. läßt eine erfolgreiche Beobachtung zu. Nur wenn sich der Vogel augenscheinlich mit einer größeren Ansammlung artgleicher Insekten, beispielsweise mit einer Ameisenkolonie oder einem Ameisenzuge beschäftigt, können Schlüsse auf seine Nahrung gezogen werden. Doch es bleiben, wie Jacobi im Bestreben, die Grundlagen der mimetischen Myrmekoidie aufrecht zu erhalten, hervorhebt, auch hier nur unsichere Schlüsse. Er weist[81])

75) Auch bei den Versuchen von J. Jenner Weir (Trans. Ent. Soc. Lond. 1869) blieben die Ameisenarbeiter von Eidechsen unbeachtet; dagegen wurden die ansehnlicheren, gleichfalls wehrhaften geflügelten Weibchen von den Bergeidechsen (*Zootoca vivipara*) gefressen. In Pocock's Versuchen verschmähten Mauereidechsen (*Lacerta muralis*) *Formica rufa*.

76) Levandovsky, Versuche und Beobachtungen auf meinem Bienenstande. (Russ.) St. Petersburg 1908.

77) Bullet. U. S. Dept. Agric., Entom., Nr. 148, 1912.

78) Die ostafrikanische Treiberameise. Pflanzer I, 1905.

79) Vergl. Stitz, l. c. 110.

80) Vergl. z. B. A. Seitz, Betrachtungen über die Schutzvorrichtungen der Tiere. Zoolog. Jahrb. (Spengel), III. Abt. f. Syst. 1887, S. 80.

81) l. c. p. 112—113.

darauf hin, daß die Ameisendrosseln (Formicariiden) als Ameisenfresser gelten, daß aber über ihre Lebensweise und Ernährung kaum Exaktes bekannt ist. Nach v. Kittlitz soll eine brasilianische Art, *Pyriglena leucoptera,* zwar den Wanderzügen von Ameisen eifrig folgen, im Magen geschossener Stücke sollen aber diese Insekten „fast völlig fehlen". „Es scheint also, daß die Ameisen mehr Leckerbissen als regelmäßige Nahrung für diese Vögel bilden[82]." Nun, schließlich wäre auch ein „Leckerbissen" nichts Gemiedenes oder Gefürchtetes.

B. Altum[83]) berichtet vom Schwarzspecht und Grünspecht, daß sie im Sommer, besonders aber im Winter bei hart gefrorenem Boden, die Hügel der Waldameisen zerhacken. Wasmann sah Buchfinken *(Fringilla coelebs)* beim Aufpicken von *Lasius niger.* Stitz[84]) erwähnt nach M. Lund[85]), daß den Zügen brasilianischer Wanderameisen *Dendrocolaptes, Tanagra, Drymophila, Lanius* u. a. folgen; den Zügen altweltlicher Treiberameisen folgen Timalien. „Arten der Gattungen *Alathe* und *Turdirostris* in Afrika nähren sich ebenfalls von Ameisen. In Rio Grande du Sul sah H. v. Jhering[86]), wie die Perlhühner *Atta (Acromyrmex) nigra* fraßen,... Hühner und auch Enten können im Garten beim Auflesen von Ameisen beobachtet werden... *Pogonomyrmex*-Arten in Texas verzehrt *Megaquiscalus major macrurus* (Hunter[87])). Eine Ammer *(Colaptes auratus)* wurde besonders bei der Vernichtung der argentinischen Ameise beobachtet... (W. Newell und T. C. Barber[88]))."

Von den Blattschneiderameisen *(Atta),* die samt einem von ihnen getragenen Blattstück durch eine Membracidenlarve nachgeahmt werden sollen (Sclater, Romanes, Poulton) — eine Ähnlichkeit, die Jacobi der fehlenden Übereinstimmung in den Bewegungen halber als „Pseudomimikry" stigmatisierte, — sagt Entz nach H. W. Bates[89]), „daß diese stachellosen Ameisen beim Blättersammeln von den Insektenfressern arg dezimiert werden."

Daß freigehende Haushühner sich mit Eifer und Ausdauer der Ameisenjagd widmeten, habe ich selbst mehrfach zu beobachten Gelegenheit gehabt.

---

82) Jacobi entnimmt diese Angaben Brehm's Tierleben. Was ich dort über *Formicivora domicella* finde, scheint mir die Wendung, die Jacobi der Auffassung der Dinge zu geben sucht, keineswegs voll zu rechtfertigen. Frh. v. Kittlitz ist überzeugt, daß die „Feueraugen" den Ameisen „mit großer Gier und Behendigkeit nachstellten" und „daß ihre Begierde nach den Ameisen so groß war, daß selbst das Schießen sie nur augenblicklich verscheuchte".

83) Forstzoologie II. S. 90.

84) l. c. p. 111.

85) Lettre sur les habitudes de quelques fourmis du Brésil. Ann. Sci. Nat. 1831.

86) Berl. Ent. Zeitschr. Bd. 39, 1894.

87) Bull. U. S. Dept. Agric. Bur. Entom. Nr. 148, 1912.

88) Ibid. Nr. 122, 1913.

89) Der Naturforscher am Amazonenstrom. 1863, S. 17.

Durch Freilandbeobachtungen kann in unsere Kenntnis von dem Umfange des Ameisenfraßes der Vögel keine Sicherheit gebracht werden.

Gleiches gilt von den Versuchen mit eingezwingerten Vögeln. Die Forscher, die sich eingehender mit solchen Versuchen befaßt haben, betonen einstimmig die Unzulässigkeit, nach Versuchsergebnissen am Käfigvogel bindende Schlüsse für das gleiche Verhalten eines Wildvogels derselben Art im Freileben zu ziehen[90]). Zu derselben Überzeugung haben mich eigene Versuche geführt. Der frischgefangene Vogel ist in der Regel zu scheu, um für Versuche dieser Art verwendbar zu sein. Der im Käfig eingewöhnte Vogel hat seine Freilandgewohnheiten bereits abgetan. Er führt ein relativ träges Leben, er hat sich völlig an eine ihm ursprünglich mehr oder minder fremde, zuerst vielleicht nicht oder nur zögernd angenommene Nahrung gewöhnt. Er hat von Insekten außer Ameisenpuppen und Mehlwürmern nichts mehr zu Gesichte bekommen. Er hat sich einerseits vielleicht daran gewöhnt, aus der Hand seines Pflegers nur Leckerbissen, zumindest nur Genießbares zu erhalten und nimmt vertrauensvoll von ihm fast alles; er hat weiters vielleicht eine Sehnsucht nach Abwechslung, die ihn für alle Fälle zum Angriff drängt. Anderseits kann es aber auch sein, daß er die Formen der draußen lebenden Insekten vergessen hat und sich nunmehr vor den ihm seinerzeit vielleicht vertrauten, nun aber fremd gewordenen Gestalten scheut oder sogar fürchtet. Scheu- und Furchtäußerungen vor allem Unbekannten sind allen Vogelpflegern bekannt. Ich erinnere mich an einen Kanarienvogel meiner Jugendzeit, der über eine an seinen Käfig gesteckte rote Kirsche vorerst außer Rand und Band geriet, dann sich beruhigte, sie zögernd versuchte, sich dann über sie hermachte und sie schließlich gegen alle Versuche, sie ihm wegzunehmen, mit aufgesperrtem Schnabel eifrig verteidigte.

Seitz[91]) sah eingefangene Vögel im Käfig vor Fliegen und Insekten retirieren, von denen ihm bekannt war, daß sie im Freien anstandslos verzehrt worden wären. Obgleich er im Freien wiederholt sah, wie eine *Pyrrhula* Raupen verschlang, so geriet ein zahmes Männchen dieser Vogelart vor einer Schwärmerraupe in große Furcht. Derselbe Vogel, der gewöhnlich am Fenster saß und Fliegen fing, zeigte zuweilen vor einer kräftigen *vomitoria* das äußerste Entsetzen. Ein aufgezogenes Exemplar von *Upupa* benahm sich einigen Insektenlarven gegenüber so komisch reserviert, daß es im Freien zuverlässig verhungern hätte müssen, wenn es auch dort die Kerbtiere so behandelt hätte.

90) Vergl. Seitz, l. c. p. 81; weiters R. J. Pocock, On the Palatability of some British Insects, with Notes on the Significance of Mimetic Resemblances. Proc. Zool. Soc. Lond. 1911, p. 809—812.

91) l. c. p. 81.

In Handbüchern für Stubenvogelliebhaberei wird empfohlen, Wildfängen, welche Ameisenpuppen nicht annehmen, diese Puppen in das Trinkwasser zu werfen. Der Vogel wird gelegentlich des Trinkens durch die auf dem Wasser auf und ab tanzenden Puppen gereizt, versucht sie, lernt sie als Nahrung kennen.

Es ist die Tatsache des Scheuens vor der Ungewohnttracht (Ungewohntfärbung oder Ungewohntform), das hier klar und eindeutig in Erscheinung tritt[92]).

Dies alles objektiv vorausgesandt, darf ich ohne Schein von Parteilichkeit darlegen, daß die Ameisen von Käfigvögeln fast in allen Fällen gerne und in beliebiger Zahl verspeist werden, daß die Mimikryhypothese im Verhalten gefangener Vögel keine Stütze findet. Ich darf darauf hinweisen, daß das Hauptfutter für gefangen gehaltene Insektenfresser Ameisen im Puppenstadium sind. Jeder Vogelliebhaber kann sich überzeugen, daß die aus den Puppen ausgekrochenen reifen Ameisen gerade so von den Vögeln aufgepickt werden wie die Puppen. Ich habe dies selbst verschiedene Male bei *Sylvia atricapilla*, *Hypolaïs hypolaïs*, *Turdus* sp. u. a. beobachtet.

R. J. Pocock, der, von mimikryüberzeugter Seite kommend, Versuche mit einheimischen Insekten und ausländischen Insektenfressern unternahm[93]) — Versuche, die selektionshypothetisch wertlos sind, da sie mit Tierarten unternommen wurden, die nie in der gleichen natürlichen Lebensgemeinschaft (Biozönose) leben, deren eine die andere somit nie auslesen kann — stellte erstaunt fest, daß eine Reihe exotischer Vögel, denen er britische Ameisen *(Formica rufa)* vorlegte, diese „mit Begierde", so viel sie davon erhielten, verzehrten. Es waren: die afrikanische Eule *Glaucidium perlatum*, die asiatische Bodendrossel *Geocichla citrina*, der indische *Copsychus saularis*, die gleichfalls indischen *Cittocincla macrura* und *Sibia capistrata*, der nordamerikanische „Blauvogel" *Sialia sialis*, der indische *Liothrix luteus*, die australische *Collyriocincla harmonica*, der hinterindische *Oriolus maculatus*, die indische *Gracula intermedia*, die javanische *Graculipica melanoptera*, der südamerikanische *Icterus chrysocephalus*, und schließlich der europäische Große Buntspecht *Dendrocopus major*. Einen Vogel, der Ameisen nicht fraß, fand Pocock nicht[94]).

---

92) Vergl. meine Abhandlung: Zur Lösung des Trutzfärbungsproblems: Der Fall *Pyrrhocoris apterus* und das Prinzip der Ungewohntfärbung. Wien. Entom. Zeitg. 1919 (im Erscheinen).

93) Pocock, l. c. p. 849.

94) Angesichts dieser Tatsachen schreibt er: „Der unvermeidliche Schluß, daß diese Insekten schmackhaft seien, ist sehr überraschend im Hinblick auf die zahlreichen Fälle, in denen Ameisen verschiedener Arten in den Tropen von Orthopteren, Coleopteren und anderen Insekten ebensowohl als von Spinnen nachgeahmt werden. Indessen bestätigt er die von McCook vorgebrachte und von mir 1909 vertretene und erweiterte Meinung, . . . daß Ameisenmimikry hauptsächlich als Schutz gegen räuberische Hymenopteren der Familie der Pompiliden . . . dient."

Als letztes, exaktes Hilfsmittel der Forschung über die Nahrungsmittellehre der Vögel verbleibt nun noch die Untersuchung der Magen- und Kropfinhalte, bezw. der Gewölle und Exkremente der Vögel. Der Inhalt eines Vogelmagens allein spiegelt naturtreu wieder, was der Wildvogel im Freileben freiwillig zu sich genommen hat; die vergleichende Untersuchung von Mageninhaltsreihen allein wird ein richtiges Bild der Normalnahrung jeder Vogelart geben.

Doch auch hier warnt die Erfahrung vor voreiligen Schlüssen. Die Arten der Insekten sind hinsichtlich der Härte ihrer Chitinbedeckung außerordentlich verschieden; demgemäß wird auch der Widerstand, den sie der Verdauung im Vogelmagen entgegensetzen, ein sehr verschiedener sein. Wenn sich von den harten Chitindecken eines Käfers noch nach zwei oder drei Stunden Reste im Vogelmagen finden[95]), so wird eine Fliegenmade oder eine Stechmücke schon in viel weniger als einer Stunde restlos verschwunden sein. Der Mageninhalt wird also zumeist ein Bild geben, das nicht ohne weiteres als Ausdruck der wirklichen Zusammenstellung der Nahrung in ihren relativ-quantitativen Verhältnissen gelten darf. Bei gleicher Anzahl von aufgenommenen harten und weichen Insekten werden die zahlreichen Reste der harten eine mehrfache Überzahl der letzteren vortäuschen und eine Statistik fälschen. Auch eine Individuenzahlenstatistik der Insektenreste täuscht, insbesondere dort, wo es sich um die wirtschaftliche Beurteilung eines Vogels handelt, sobald die Größe der Insektenart nicht in Betracht gezogen wird. Bei Vorfinden der Reste von zwei *Melolontha vulgaris* und 50 *Lasius niger*, spielen die in Minderzahl vorhandenen Maikäfer eine weit bedeutsamere Rolle als die fünfzig Ameisen.

Für die Frage nach der Ameisenmimikry indes kommen die angeführten kritischen Bedenken nicht in Betracht. Für diese Frage handelt es sich lediglich um den Nachweis, daß Ameisen in reichlichem Ausmaße überhaupt von Vögeln verzehrt werden, daß die Ameisen vor Vögeln keinerlei Schutz genießen. Und dieser Nachweis ist mit einwandfreier Exaktheit leicht zu führen.

Für die Erforschung der Insekten-Nahrung der Vogelwelt des mittleren Europa nach Mageninhalten liegt eine mustergültige, umfangreiche Arbeit von E. Csiki vor[96]).

---

95) Ich weise auf die Untersuchungen G. Rörig's an Krähen hin (Untersuchungen über die Verdauung verschiedener Nahrungsstoffe im Krähenmagen. Ornithol. Monatsschr. 1903, S. 470—477. Auch in: Arb. Kais. Biol. Anst. f. Land- u. Forstwirtsch., V, 1907).

96) Positive Daten über die Nahrung unserer Vögel. Aquila, Budapest 1904—1914. — Ergänzend hiezu: Neuere Daten über die Nahrung des Dorndrehers. l. c. 1911. — Die Insektennahrung des Rebhuhns. l. c. 1912.

Nach seinen genauen Listen, die das Material von 2523 Mageninhalten umfassen, welche von 60 Vogelarten stammen, fanden sich Ameisen in 51 Vogelarten, die ich nachfolgend anführe:

Erithacus rubecula,
Ruticilla phoenicurus,
Turdus musicus, iliacus, viscivorus, pilaris, merula, torquatus,
Phylloscopus trochilus, sibilator, acredula,
Hypolaïs hypolaïs,
Acrocephalus arundinaceus,
Sylvia atricapilla, curruca, sylvia,
Troglodytes troglodytes,
Regulus regulus,
Remiza pendulina,
Aegithalus caudatus,
Parus cristatus, coeruleus, palustris, ater, major,
Sitta caesia,
Certhia familiaris,
Nucifraga caryocatactes und subsp. *macrorhyncha,*
Garrulus glandarius,
Corvus cornix,
Lanius collurio, minor, excubitor,
Muscicapa atricapilla, collaris, grisola,
Hirundo rustica,
Upupa epops, Coracias garrula,
Picus viridis[97]), *canus*[98]),
Dendrocopus major, medius, minor,
Picoides tridactylus,
Dryocopus martius,
Jynx torquilla[99]),
Cuculus canorus,
Cerchneis vespertinus, tinnunculus,
Perdix perdix[100]).

Diese Vögel gehören den verschiedensten Familien an.

Die Ameisenarten umfassen Formiciden *(Camponotus ligniperda, pubescens, sylvaticus, lateralis, Formica sanguinea, rufa, pratensis, fusca* etc., *Lasius fuliginosus, niger, alienus, flavus)* und Myrmiciden *(Myrmica laevinodis, Tetramorium caespitum).* Sie sind zuweilen in großen Mengen in den Magen vertreten.

Dem etwaigen Einwand, es handle sich wohl vorwiegend um geflügelte, also „wehrlose" (?) Formen, begegne ich durch die

97) Mageninhalt je eines Vogels: *Formica pratensis* ca. 700; *Lasius niger* 400, 400, 500, 500, 600; *Myrmica laevinodis* 600 Stück u. s. w.

98) *Formica rufibarbis* ca. 150; *Lasius alienus* 250 Stück u. s. w.

99) *Lasius alienus* ca. 100, 100, 200, 300, 300 Stück u. s. w.

100) *Lasius niger* ca. 250, 250 Stück u. s. w.

Mitteilung, daß mir Herr Kustos E. Csiki (Budapest) über meine Anfrage hin die Versicherung gab, geflügelte Formen kämen nur ausnahmsweise in Betracht und die Hauptmasse bestünde aus flügellosen, wehrhaften Arbeitern.

Ergebnisse ähnlicher, wenn auch minder ausgeprägter Art liefern die Mageninhaltsuntersuchungen, die E. Rey und A. Reichert[101]), und weiters W. Baer[102]) hinsichtlich heimatlicher Vögel veröffentlichten. Auch die Arbeiten von G. Rörig[103]), K. Loos und anderen Forschern bestätigen den Ameisenfraß unserer Vögel.

W. Schuster stellte — wie er versichert, unter Zugrundelegung der Magenuntersuchungsergebnisse — eine „Wertschätzung unserer Vögel" zusammen[104]) und schreibt (S. 52): „Ameisen: Fast alle Kerbtierfreser, vor allem Haselhuhn, Birkhuhn, Auerhuhn, Wachtel, Rebhuhn, Segler, Schwalben, Buntspecht, Schwarzspecht, Grünspecht (lebt teilweise von Ameisen...), Grauspecht, Wiedehopf, Drosseln, Ufer- und Wasserläufer."

Die Gesamtheit dieser Angaben erweist: Ameisen werden wohl von fast allen insektenfressenden Vögeln der Heimat gerne und in großer Zahl verzehrt. Von einem wirksamen Geschütztsein auch in kleinem Umfange kann nicht die Rede sein; sie sind vielmehr ein Hauptbestandteil normaler Vogelnahrung.

Hinsichtlich der Avifauna Nordamerikas liegen uns genaue Untersuchungen über Mageninhalte hauptsächlich in den Arbeiten von F. E. L. Beal und W. L. McAtee, ausgeführt im U. S. Department of Agriculture und veröffentlicht in dessen Bulletins, vor.

Hauptfeinde der Ameisen sind auch hier die Spechte, die „woodpeckers" und „sapsuckers". Die Spechtuntersuchungen Beal's[105]) basieren auf 3453 Mageninhalten von 16 nearktischen Spechtarten. Beal stellt fest: „Ameisen bilden den größten Teil der animalischen

---

101) Mageninhalt einiger Vögel. Ornithol. Monatsschr. 1903—1910.

102) Untersuchungsergebnisse von Mageninhalten verschiedener Vogelarten. Ornithol. Monatsschr. 1903. — Untersuchungsergebnisse von Mageninhalten sächsischer Vögel. l. c., 1909. — Ornithol. Miszellen. l. c., 1910.

103) Magenuntersuchungen land- und forstwirtschaftl. wichtiger Vögel (mit Literaturverzeichnis). Arb. Kais. Biol. Anst. f. Forst- u. Landwirtschaft I, 1900. — Studien über die wirtschaftliche Bedeutung der insektenfressenden Vögel. Ebenda, IV, 1905. — Die wirtschaftliche Bedeutung der Vogelwelt als Grundlage des Vogelschutzes. Mitt. a. d. Kais. Biol. Anst. f. F.- u. L.-W., H. 9, 1910.

104) Gera-Untermhaus, 1906 (bezw. Kosmos-Verlag, Stuttgart).

105) Food of the Woodpeckers of the United States. U. S. D. Agr. Biol. Surv. Bull. Nr. 37, 1911, p. 10.

Nahrung — 28,41 % im Durchschnitt, alle 16 Spechtarten zusammengenommen[106]) — und die Hauptnahrung von 8 Arten."

Die Arten, nach der Höhe des prozentualen Anteils der Ameisen in den Mageninhalten gereiht, sind:

	% Ameisen
Sphyrapicus thyroideus	85,94
Dryobates borealis	56,75
Colaptes cafer	53,82
Colaptes auratus	49,75
Sphyrapicus ruber	42,49
Phloeotomus pileatus	39,91
Sphyrapicus varius	34,31
Dryobates pubescens	21,36
Dryobates villosus	17,10
Asyndesmus lewisi	11,87
Picoides americanus	8,29
Dryobates nuttalli	8,19
Melanerpes f. bairdi	8,09
Centurus carolinus	6,45
Picoides arcticus	6,35
Melanerpes erythrocephalus	5,17

Die Ameisen gehören vorwiegend den Gattungen *Camponotus* und *Cremastogaster* an; doch finden sich auch *Formica, Lasius, Myrmica, Aphaenogaster, Prenolepis, Pheidole, Solenopsis, Tetramorium, Messor*. In einem Mageninhalte von *Colaptes auratus* wurden rund 5000 Exemplare einer kleinen *Cremastogaster*-Art gefunden; in anderen je etwa 3000. Diese Anzahl entspricht also einer Mahlzeit dieser Vogelart.

Beal hat weiters Spezialuntersuchungen über die Nahrung einzelner anderer nordamerikanischer Vogelgruppen nach Reihen von Mageninhalten geliefert[107]). Von den drei Kuckucken teilt er mit, daß Ameisen „frequently eaten" seien. Judd nennt Ameisen als Nahrung der Würger. Von den Stärlingen *(Dolichonyx, Molothrus,*

106) Unter diesen 16 Spechtarten sind auch solche, bei denen der Anteil vegetabilischer Nahrung — zumeist Früchte und Kambium (!) — bis 77,41 % beträgt. — Diese Tatsachen werfen zugleiche in eigenartiges Licht auf die so viel erwähnte hohe Anpassung des Spechtschnabels und der Spechtzunge. Zweifellos wären die Spechte ohne diese Anpassungen — die ja tatsächlich den andern Vögeln fehlen — auch erhaltungsfähig. Da sie indes einmal eine lang vorstreckbare, klebrige Zunge besitzen, ist es für sie das Bequemste, sie zum Massenfang von Ameisen auszunutzen.

107) Some Common Birds in their Relation to Agriculture. Farmers Bull. Nr. 54, 1897. — (Mit S. D. Judd) Cuckoos and Shrikes in their Relation to Agriculture. Biol. Surv. Bull. Nr. 9, 1898. — Food of the Bobolink, Blackbirds and Grackles. Bull. Nr. 13, 1900. — Food of our more important Flycatchers. Bull. Nr. 44, 1912.

Xanthocephalus, Agelaius, Scolecophagus, Quiscalis) gibt Beal gleichfalls Ameisen und Wespen unter der Nahrung an. Ebenso sind Ameisen in der Nahrung der nordamerikanischen Fliegenfänger *(Muscivora, Tyrannus, Myiarchus, Sayornis, Nuttallornis, Myiochanes, Empidonax)* — obgleich diese Vögel vorwiegend Jäger fliegender Insekten sind — neben Wespen und Bienen verhältnismäßig reich vertreten. Desgleichen finden sich Ameisen im Mageninhalt der „Wiesenlerche", *Sturnella magna,* des „Katzenvogels", *Galeoscoptes carolinensis*, u. a. Vögel zahlreich.

In der sehr ausführlichen Arbeit von McAtee über die Dickschnäbler[108]) *(Cardinalis, Pyrrhuloxia, Zamelodia, Guiraca)* werden *Pogonomyrmex* und *Lasius* aus dem Kardinal, Wespen und Formiciden aus dem Grauen Dickschnäbler, *Camponotus* aus dem Rosenbrüstigen, Honigbienen und Myrmiciden aus dem Schwarzköpfigen, und Formiciden aus dem Blauen Dickschnäbler aufgeführt.

Über die Nahrung der Vögel Indiens geben C. W. Mason und H. Maxwell-Lefroy eingehende, auf Mageninhaltsuntersuchungen basierte Daten[109]). Nach ihnen bilden die Ameisen gleich den Heuschrecken „einen sehr großen Anteil an der Insektennahrung der indischen Vögel. Sie sind wohl die Lieblingsnahrung der Spechte, Wendehälse, Roller *(Coracias)* und einiger Fasanen. Die meisten Vögel, welche überhaupt Insekten fressen, verzehren auch Ameisen dieser oder jener Art." (Folgt Liste der in den Magen erkennbaren Ameisenarten.)

Eine Arbeit F. Dahl's gewährt uns einigen Einblick in die Nahrung der Vögel der Bismarckinseln[110]). Von 63 zumeist insektivoren Vogelarten fanden sich in 28 Ameisen vor, und zwar ebensowohl geflügelte wie ungeflügelte[111]).

Eine Untersuchung von Mageninhalten australischer Vögel verdanken wir J. B. Cleland[112]). Von 257 Magen, die Insektenreste enthielten, wiesen 55 Ameisen auf, wobei die Ameisen vielfach in großer Stückzahl vertreten waren.

In einer kurzen Liste, die G. L. Bates[113]) über Mageninhalte von Vögeln Südkameruns gibt, finden sich die Ameisen unter den

---

108) Food Habits of the Grosbeaks. Bull. Nr. 32, 1908.

109) The Food of Birds in India. Mem. Dept. Agric. Calcutta III, 1912, p. 1—371.

110) Das Leben der Vögel auf den Bismarckinseln. Mittlg. Zool. Sammlg. Mus. Naturk. Berlin I, 1899.

111) Jacobi betont (l. c. p. 113) das Vorkommen der geflügelten, „das will heißen wehrlosen" Formen. Er vergißt hiebei, daß es nicht nur geflügelte Männchen, sondern auch geflügelte Weibchen gibt.

112) Examination of Contents of Stomachs and Crops of Some Australian Birds. Emu, IX, XI, XII, 1909—1913.

113) Ibis, V, 1911, p. 631.

Insekten an dritter Stelle genannt; allerdings fügt Bates hinzu „mostly in stomachs of birds of the genus *Dendromus*“ [114]).

G. A. K. Marshall, der über J. B. Poulton's Anregung auszog, Mimikry zu beweisen, gibt im umfangreichen Berichte über seine diesbezüglichen Forschungen in Südafrika eine kurze Tabelle von Insekten, die er in Vogelmagen fand [115]). Diese Tabelle umfaßt nur 13 Insektenformen, zu denen die Namen der Vogelarten genannt sind, in denen die bezügliche Insektenform gefunden wurde. Bei den einzelnen Insektenformen sind im Höchstfalle 5 Vogelarten als nachgewiesene Feinde genannt; allein bei den Ameisen sind 10 Vogelarten *(Bradyornis mariquensis, Pratincola torquata, Monticola angolensis, Saxicola pileata, Buchanga assimilis, Thamnolaea cinnamomeiventris, Crateropus kirkii, Lophoceros leucomelas, Campothera bennetti, Crecopsis egregia)* aufgeführt. Ameisen erscheinen somit als das Meistbegehrte in dem kleinen Kreise des Beobachteten. Damit reimt sich wohl auch für das äthiopische Gebiet die Annahme irgendeines Grades von Gemiedensein der Ameisen nicht mehr.

Hiemit ist die Tatsache, daß Ameisen nicht nur nicht gemieden sind, sondern vielmehr einen bevorzugten, ja einen Hauptbestandteil der Vogelnahrung ausmachen, für alle fünf Erdteile ziffernmäßig nachgewiesen.

Was die wenigen insektivoren Säugetiere der Heimat anbelangt, so ist kein Grund zur Annahme gegeben, daß dieselben Ameisen verschmähen. Unter der Nahrung des Igels *(Erinaceus europaeus)* nennt K. Escherich [116]) Ameisen. Die Spitzmäuse, die als Wespenfeinde genannt werden [117]), dürften wohl auch Ameisen nicht fürchten. Auch Dachs und Fuchs, die gleichfalls Wespen nicht scheuen, werden gelegentlich, falls ihnen die Beute nicht allzu gering ist, Ameisen nicht verschmähen. In den Tropen, wo die Ameisen eine unvergleichlich größere Rolle spielen als bei uns, ist eine Reihe von Tierformen sogar fast ausschließlich der Ameisen- (und Termiten-)Nahrung angepaßt. Jacobi [118]) nennt die am Boden spürenden Zahnarmen, wie Ameisenbären *(Myrmecophaga)*, Gürteltiere *(Dasypodidae)*, Schuppentiere *(Manis)*, Ameisenbeutler *(Myrmecobius)* und Schnabeligel *(Echidna)*. Stitz [119]) erwähnt, *Orycteropus*, der Termiten auf-

114) Jacobi (p. 113) übersetzt falsch: „so gut wie allein“ von *Dendromus* verzehrt.

115) Five Years Observations and Experiments (1896—1901) on the Bionomics of South African Insects etc. Trans. Ent. Soc. Lond., 1902, p. 351.

116) Die Forstinsekten Mitteleuropas. I, S. 226.

117) E. André, Species des Hymenoptères d'Europe et d'Algérie II, 1881, p. 502.

118) l. c. p. 112.

119) l. c. p. 111.

sucht, werde auch Ameisen verfolgen. „Nächstdem kommen wohl in erster Linie Insektivoren in Betracht, sicher solche, von welchen bekannt ist, daß sie Termiten verzehren, wie die ostafrikanischen *Petrodromus*, ferner unter den Carnivoren Mangusten-Arten, unter ihnen der ostafrikanische *Crossarchus*. Von dem südafrikanischen, grabenden Erdwolf *(Proteles lalandi)* ist eine ähnliche Nahrung bekannt, und auch Affen, besonders Paviane, werden Ameisen fressen."

Daß Affen tatsächlich auf Ameisen geradezu erpicht sein können, zeigen die Versuche R. J. Pocock's[120]), bei welchen ein aus Südamerika, der Heimat der Mimikry und der Ameisenherrschaft[121]), stammender Kapuzineraffe (*Cebus* sp.) eine *Formica rufa* nach der anderen, soviel ihm immer gereicht wurden, mit Behagen fraß.

Schließlich hat sich sogar das höchststehende Säugetier, der Mensch, der Ameisen als Nahrung bemächtigt. Nach den Berichten von Reisenden werden Ameisen von Naturvölkern vielfach gegessen. Humboldt, Rengger, Schomburgk u. a. berichten solches von Indianern Südamerikas, Burchell von den Buschmännern Südafrikas, Mjöberg von Eingeborenen Australiens u. s. f. (Einzelheiten und Literatur bei Stitz, l. c. p. 72—73).

Ich glaube mit der im Voranstehenden gegebenen reichen Tatsachenfülle den Nachweis, daß die Ameisen keiner insektenfressenden Tiergruppe gegenüber effektiv geschützt sind, daß mithin auch ameisenähnliche Tiere keinen Schutz genießen können, in einer jeden Unbefangenen völlig überzeugenden Weise erbracht zu haben. Die metöke Myrmekoidie im Sinne einer durch Selektion herausgebildeten Anpassung stellt sich somit als ein bedauerlicher Irrtum der Forschung dar, der in vollem Umfange bedingungslos aufgegeben werden muß. —

Man könnte nach diesen negativen Darlegungen mit Recht die Frage aufwerfen: Wie nun soll sich die exakte Biologie den Erscheinungen der metöken Myrmekoidie gegenüber verhalten?

Ich denke, die Antwort ist einfach: unbefangen.

Die Ameisengestalt ist eine der typischen Arthropodengestalten. Mäßig langgestreckt, um die Körpermitte eingeschnürt, Kopf und Abdomen ziemlich groß und von ziemlich breit gerundeter Form, Beine und Fühler mäßig lang — das ist ihr wesentliches Charakteristikum. Eine Kombination weniger, alltäglicher Eigenschaften des Arthropodenkörpers.

Angesichts der Tatsache nun, daß in der ungeheuren Fülle von möglichen Gestaltungseinzelheiten, die die Grundzüge des Arthropodenkörpers zulassen, in zahlreichen, einander fernstehenden Grup-

120) Proc. Zool. Soc. Lond. 1911, p. 849.

121) In Brasilien sollen ja nach einem geflügelten Wort „nicht die Menschen, sondern die Ameisen Herren des Landes sein" (Forel, Stitz.)

pen Ähnlichkeiten auftreten, die wir nicht anders als „zufällig" bezeichnen können und tatsächlich so bezeichnen, angesichts dieser unleugbaren Tatsache kann die Tatsache, daß unter Hunderttausenden von Kombinationen und Abstufungen der wenigen Merkmale eine kleine Anzahl zufällig jenem Kombinationsbilde ähnelt, das uns von den Ameisen her so gut bekannt ist, nicht das mindeste Verwunderliche an sich haben. Es wäre vielmehr im Gegenteile verwunderlich und den Regeln mathematischer Wahrscheinlichkeit zuwiderlaufend, wenn gerade die einfache Kombination von fünf, sechs Merkmalen, die den Ameisentyp charakterisiert, unter den vielen Hunderttausenden von Kombinationen nicht mehr wiederkehren sollte. Man führe mathematisch die Wahrscheinlichkeitsrechnung durch und man wird mir recht geben müssen. Es ist kein Grund zum Staunen gegeben, von dieser Seite her steht kein Problem.

Man scheut das Wort „Zufall" in der Biologie. Mit Unrecht. Es gibt Fälle, in denen es für den Unbefangenen von kristallklarer Bedeutung ist. Ein solcher Fall liegt hier vor. Der Einwand von der gesetzmäßigen Bedingtheit alles Naturgeschehens ist hier nicht angebracht. Jeder Forscher weiß ja, daß „Zufall" ein relativer Begriff ist. Innerhalb unseres ökologisch-schutzmittelhypothetischen Problems fehlt offenkundig der kausale Zusammenhang zwischen den Ähnlichkeiten, in phylaktisch-ökologischer Hinsicht liegt daher Beziehungslosigkeit, d. h. Zufall, vor. Entwicklungsmechanisch, morphologisch hingegen ist jede einzelne Ähnlichkeit zweifellos das Ergebnis gesetzmäßiger Bedingtheiten, also kein „Zufall". Die Experimentalzoologie müßte sich dem Studium der Werdebedingungen jeder einzelnen myrmekoiden Form widmen, müßte die festgestellten Werdebedingungen aller dieser Formen schließlich kritisch miteinander vergleichen und ermitteln, ob Ähnlichkeit der Gestalt mit Ähnlichkeit der Werdebedingungen in nachweislichem Kausalnexus steht oder ob es sich um Wachstumserscheinungen handelt, welche, unbekannten Anstößen entsprungen, unabhängig von den Umweltfaktoren auftreten und welche Kombinationen von Merkmalen darstellen, die einander „zufällig" — im vollen Wortsinne — ähnlich sein können, und die, nach mathematischer Wahrscheinlichkeit, in einer bestimmten mutmaßlichen Anzahl auch als wirkliche Ähnlichkeiten in der Natur verkörpert sein werden.

Das ist der Weg, auf dem die Biologie exakt das Problem der Ähnlichkeiten anzufassen vermag. Der einzige. Damit ist die Stellung der exakten Biologie zum Myrmekoidieproblem gekennzeichnet: Experimentell forschend, im übrigen kritisch zuwartend, hypothesenlos, dem bisher Gebotenen gegenüber skeptisch. —

Man mag mir den Vorwurf machen, ich habe den an sich wenig belangreichen Fall der Ameisenmimikry hier zu eingehend behandelt.

Wiewohl ich nun darauf hinweisen könnte, daß die Ameisenmimikry heute immer noch einer der als bestfundiert geltenden Glanzpunkte der Hypothese ist[122]) und wiewohl es nicht zuviel sein kann, wenn zur endgültigen Widerlegung eines Irrtums ein Hundertstel von dem geschrieben wird, was über den Irrtum selbst geschrieben wurde und noch geschrieben worden wäre — so will ich dem Einwande doch recht geben.

Gewiß, es ist zuviel der Widerlegung. Allein ich habe alle diese eingehenden Erörterungen nicht geschrieben um des Gegenstandes willen, dessen Belanglosigkeit kaum von jemandem geringer geschätzt werden könnte, als eben von mir — ich wollte gewiß nicht den Spatzen der Ameisenmimikry gegenüber unnötiges wissenschaftliches Schwergeschütz aufführen, ich wollte lediglich ein bis in Einzelheiten ausgearbeitetes Bild der einzigen Methode geben, mit der meines Erachtens in Problemen solcher Art in unvoreingenommener, zahlenmäßig-exakter Tatsachenforschung vorgegangen werden muß, ja allein vorgegangen werden kann, soferne die moderne Ökologie dauernd auf den Rang einer nach wissenschaftlichen Methoden arbeitenden Disziplin Anspruch erhebt.

---

122) Man vergleiche die ausführliche Behandlung der Ameisenmimikry bei Jacobi, der in der Einleitung (S. VI) schreibt: „Bei der Stoffeinteilung hielt ich es für angebracht... der Ameisennachäffung reichlichen Raum zu gönnen, weil sie mir im ganzen gesicherter und der unmittelbaren Nachprüfung zugänglicher scheint als die blendende, aber oft auf lockeren Stützen ruhende Mimikry der Lepidopteren.“ Und ein anderer Verfechter der Mimikryhypothese, O. Prochnow (Zeitschr. f. wissensch. Insektenbiologie IX, 1913, S. 65) schreibt unabhängig von ihm: „Auf dem Gebiete der eigentlichen Mimikry ... sind die Neuentdeckungen natürlich sehr zahlreich. Das Verfahren... ist ja so sehr bequem... Man nimmt sich seine Schmetterlingskästen vor und sucht bunte, leidlich gut übereinstimmende Falter verschiedener Familien heraus und schon hat man der Wissenschaft einen Dienst geleistet... Einen rühmlichen Gegensatz zu diesen ... Mimikry-Arbeiten von Poulton, Dixey u. a. bildet eine kritische Arbeit von Vosseler über die Ameisenähnlichkeit der ... *Myrmecophana* ... Heute kann man mit gutem Rechte nur die Mimikry bewehrter Hymenopteren durch Käfer, Schmetterlinge, Fliegen und Orthopteren — namentlich soweit eine ausgeprägte Formmimikry vorliegt — und die Übereinstimmung der Ameisengäste mit ihren Wirten als Fälle von Mimikry gelten lassen.“

Über die Wespennachahmung durch Käfer und Schmetterlinge und über die Bienennachahmung durch die Schlammfliege habe ich an anderen Orten gesprochen (Die morphologisch-analytische Methode in der Kritik der Mimikryhypothese, dargelegt an der Wespenmimikry [Sphekoidie] der Bockkäfer. Zoolog. Jahrb. v. Spengel [in Druck]. — Die Wespenmimikry der Lepidopteren [zugleich eine Darstellung des Mimikryproblems im allgemeinen]. Verhandl. Zool.-botan. Ges. Wien, 68. Bd., S. (164)—(194), 1918. — Die Bienenmimikry von *Eristalis*. Eine kritische Untersuchung. Zeitschr. f. wissensch. Insektenbiologie. XIV, 1918, S. 1—5, 73—79.)

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1919

Band/Volume: 39

Autor(en)/Author(s): Heikertinger Franz

Artikel/Article: Die metöke Myrmekoidie. 65-102