

Zum Schluß möchte ich nicht verfehlen, Herrn Dr. Horn für die bereitwillige Unterstützung mit Literatur aus der Bibliothek des Deutschen Entomologischen Instituts der Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft einen allerbesten Dank zu sagen.

### *Über Fühleranpassungen bei myrmekophilen Käfern.*

Von **Franz Heikertinger**, Wien.

(Mit 8 Abbildungen.)

Vor nahezu 40 Jahren beschrieb der verdienstvolle Myrmekophilienforscher P. Erich Wasmann die ersten unter südamerikanischen Wanderameisen gefangenen Käfer. Seltsame Gestalten waren unter diesen Käfern; gestreckte, langbeinige Tiere aus der Familie der Staphyliniden, zum Teil mit schmalen Vorder- und Mittelkörper und aufgetriebenem Abdomen, entfernt an den Ameisenhabitus erinnernd.

Und da es damals im Zuge der Zeit lag, von „Anpassungen“ zu sprechen, so ist es kaum verwunderlich, wenn der Autor die Seltsamkeit jener Tiere unter dem Gesichtswinkel der „Anpassung“ stellte, wenn er schon von Anbeginn an die Frage nach dem „biologischen Zwecke“ der „Vermummungen“ aufwarf.

Ich habe dieser Frage eine kleine Reihe kritischer Untersuchungen gewidmet<sup>1)</sup>. An dieser Stelle möchte ich ein noch nicht behandeltes Sonderkapitel der Anpassungsfrage näher beleuchten: das der „Fühleranpassungen“ jener Myrmekophilen. Innerhalb dieses Kapitels sind es wieder die vielbewunderten Paradebeispiele der Jagdgenossen der Wanderameisen Südamerikas und der Treiberameisen Afrikas, der Dorylinengäste aus der Staphy-

<sup>1)</sup> Über die Begriffe „Mimikry“ und „Mimese“ mit besonderer Berücksichtigung der Myrmekoidie. *Biolog. Zentralbl.*, 45. Bd., 1925, 272–289. — Die Ameisenmimese. I. Die Gesichtsmimese. I. c. 705–727 — II. Die „gesetzmäßige“ Färbungsübereinstimmung zwischen Gast und Wirt (Isochromie). I. c. 46. Bd., 1926, 351–382, 385–405. — III. Die Tastmimese. I. c. 593–625. — Über den Fühler von *Mimeciton* und seine Anpassung. *Zool. Anzeig.*, Bd. LXVIII, 1926, 17–24. — Welchen Quellen entspringen die biologischen Trachthypothesen? X. Erich Wasmann. (Die Ameisenmimese). I. c. Bd. LXIX, 1927, 225–248. — Über Myrmekoidie als „Anpassung“ bei Histeriden. I. c. LXXI, 1927, 23–43, 73–82. — Die Ameisenmimese. IV. Die Lösung des Problems. *Biolog. Zentralbl.* (Im Erscheinen).

liniden-Unterfamilie der Aleocharinen, die uns in erster Linie beschäftigen werden.

Als Grundlage nehme ich den in Wasmanns Schriften oft, noch im Jahre 1925, wiederholten Lehrsatz: „Die Tastmimikry der dorylophilen Aleocharinen beginnt mit der Formähnlichkeit der Körperabschnitte des Gastes mit jenen des Wirtes, schreitet fort zur Ausbildung einer vollendeten, aber gleichsam verfeinerten Ameisengestalt und **gipfelt endlich in der Nachahmung der Fühlerform des Wirtes durch den Gast**<sup>1)</sup>“.

Es ist nicht ganz klar, ob der Autor hier eine tatsächliche chronologische oder nur eine ideelle Entwicklungsfolge im Auge hat; jedenfalls bezeugt der letzte Teil des Satzes den Wert, den er den Fühleranpassungen heute noch zumißt.

Ich möchte nun vorerst Wasmann zur Schilderung der Erscheinungen selbst das Wort geben, möchte Bilder davon (teilweise nach seinen eigenen Zeichnungen) vorführen, und möchte schließlich versuchen, die gegebenen Tatsachen mit dem Anpassungsbe-griff in eine konkret klare Beziehung zu setzen.

Die ersten auffälligen Gestalten, die W. beschrieb, sind die *Ecitomorpha*-Arten *arachnoides* und *simulans*<sup>2)</sup>. In der Originalbeschreibung<sup>3)</sup> lesen wir: (S. 185): „Die sonderbar aussehenden Tiere gleichen in der Fühlerbildung den Arbeiterinnen von *Eciton*“ Und (S. 187): „In der Fühlerbildung stimmen beide Arten insofern überein, als die Glieder der Antennen eng aneinander gedrängt sind; im übrigen wechselt ihre Form auffällig und ist zur Gattungscharakteristik nicht geeignet, da die beiden *Ecitomorpha*-Arten in der Fühlerform von einander verschiedener sind als von *Ecitochara fusicornis*<sup>4)</sup>“.

Schließlich benützt W. die Fühlerform — und zwar nur die Fühlerform — zur Abfassung einer Bestimmungstabelle der drei Arten und setzt hinzu: „Es ist wahrscheinlich, daß die eigenartige, von der gewöhnlichen Form so abweichende Fühlerbildung dieser Arten auch einen biologischen Zweck besitzt. Merkwürdig ist, daß die Dicke der Fühler im umgekehrten Verhältnisse zur Körpergröße der betreffenden Arten steht; falls die Fühler

<sup>1)</sup> Druckhervorhebungen rühren hier und im folgenden von mir her.

<sup>2)</sup> Später Typus einer eigenen Gattung *Ecitophya*.

<sup>3)</sup> Deutsch. Entom. Zeitschr. 1889, 185—190.

<sup>4)</sup> *Ecitochara fusicornis*, eine noch ziemlich plumpe Aleocharine, war i. J. 1887 von Wasmann als erste Form dieses auffälligen Myrmekophilen-typus beschrieben worden.

als Verkehrsorgane mit dem Ameisen dienen, ist dies vielleicht begreiflich, da die größere Käferart ohnehin mit energischeren Fühlerschlägen den Ameisen zu begegnen vermag; dafür ist die größte Art (*Ecitom. simulans*), die wegen ihrer Größe von den Ameisen mehr bemerkt und deutlicher unterschieden wird (Fußnote W.s: Da die *Eciton*-♂ und ♀ keine Netzaugen besitzen, sondern höchstens den Ocellen gleichwertige einfache Augen, kann hier nur von einer Unterscheidung durch den Tastsinn die Rede sein), auch in ihrer Gestalt namentlich aber in der Fühlerform den *Eciton*-Arbeiterinnen umso ähnlicher. Diese Ähnlichkeit wird an den Fühlern besonders durch deren gestreckte Gestalt und die mit dem 4. Gliede beginnende Krümmung bewirkt; Glied 1 bis 3 vertritt den Schaft der *Eciton*-Fühler Für *Ecitochara fusicornis* bleibt es wegen der Kleinheit des Tieres immerhin noch zweifelhaft, ob die Verdickung der Fühler einen Verkehr desselben mit den Ameisen ermöglichen“

Wir übergehen den leichten Widerspruch, der darin liegt, daß beide *Ecitomorpha*-Arten „in der Fühlerbildung den Arbeiterinnen von *Eciton* gleichen“ sollen, trotzdem sie gerade in der Fühlerform voneinander so sehr stark abweichen. Das mag begründbar sein. Wir stellen weiter fest, daß der Autor in der Fühlerbildung „einen biologischen Zweck“ vermutet, der, der Verschiedenheit des Fühlerbaues entsprechend, bei beiden Arten ein verschiedener sein muß. Tatsächlich glaubt er den Zweck das einmal — bei der schlankeren Art — in einer Gestaltähnlichkeit mit dem Ameisenföhler zu sehen, während er bei dem Keulen-Spindel-Föhler der plumperen Art die Anpassung in der durch die Dicke ermöglichten größeren Schlagkraft sieht.

Die Stilisierung ist noch sehr zurückhaltend, bedingt. „Falls die Föhler als Verkehrsorgane mit den Ameisen dienen, ist dies vielleicht begreiflich.“ — Für die kleine *Ecitochara* „bleibt es immerhin noch zweifelhaft, ob die Verdickung der Föhler einen Verkehr mit den Ameisen ermöglichen“

Etwas gezwungen erscheint die Begründung, die größere Art bedürfe einer größeren Föhlerähnlichkeit deshalb, weil sie wegen ihrer Größe von den Ameisen „deutlicher unterschieden“ wird. Die größere Art mißt 6 mm, die kleinere 4—5 mm in der Länge; die Differenz beträgt nur ein Fünftel oder ein Sechstel der Gesamtgröße.

Unklar bleibt ferner, in welcher Weise die Föhler der kleineren *Ecitomorpha* „als Verkehrsorgane mit den Ameisen dienen“ sollen, bzw. welcher Art der „Verkehr“ zwischen dem Käfer und der ihm feindlich gesinnten Ameise sein soll. Davon noch später.

Ein Jahr später schreibt der Autor<sup>1)</sup> von denselben Tieren noch anschaulicher.

Sie zeigen eine „Art von »Anpassung«, die gleichsam darauf berechnet erscheint, den Tastsinn der *Eciton* zu täuschen . . .“ — „In demselben Grade als die Körpergröße jener *Eciton*-Gäste wächst, nimmt die Dicke ihrer Föhler ab, die *Eciton*-Ähnlichkeit in Föhlerform dagegen zu. Bei *Ecitochara fusicornis*, die nur 2—2,5 mm lang ist sind die Föhler schon vom dritten Gliede an zu einer geschlossenen, spindelförmigen Keule verdickt (Tafel)<sup>2)</sup>; . . . Nehmen wir diese *Ecitochara* nun her, vergrößern sie um das Doppelte so erhalten wir eine *Ecitomorpha arachnoides*; sie ist einem *Eciton*-Arbeiter im Habitus bereits auffallend ähnlich; an den Föhler sind jedoch noch die vier letzten Glieder zu einer spindelförmigen Keule verdickt (Figur)<sup>3)</sup>. Machen wir diesen Gast noch etwas größer, ziehen seine walzige Form noch etwas mehr in die Länge, und geben ihm ein paar *Eciton*-Föhler, und wir haben *Ecitomorpha simulans* vor uns An den Föhler ist das erste und dritte Glied schafftförmig verlängert, den Schaft der *Eciton*-Föhler nachahmend; die Spitze derselben ist nicht spindelförmig verdickt, auch hierin den *Eciton* ähnlich (Figur)<sup>4)</sup> . . .“

Wir blicken hier gleichsam in die Werkstatt. Wir sehen, wie die Ähnlichkeit Schritt um Schritt besser, täuschender gemacht wird, weil sie vom Tier so gebraucht wird.

„Diese Beispiele dürften wohl nur eine Bestätigung der biologischen Erklärung liefern, die ich für die Ameisenähnlichkeit der echten Gäste und Ameisenfeinde gab. Allerdings wissen wir bisher weder bei *Oligonotus exiguus* noch bei den *Ecitochara* und *Ecitomorpha*, zu welcher dieser beiden Klassen sie gehören Bei den *Eciton*-Gästen kann die Föhlerbildung als konziliatives oder als protektives Mittel dienen, zur Vermittlung eines freundschaftlichen Föhlerverkehrs oder bloß zur leichteren Täuschung und Beschwichtigung der unsanften und gefährlichen Wirte“. W. hält die Käfer „eher für zudringliche Räuber, die aus der Täuschung ihrer Wirte Vorteil ziehen, um in Gesellschaft dieser wilden Raubameisen ungefährdet von deren Brut, von Ameisenleichen und den animalischen Beutestücken, die jene erjagen, ihren Lebensunterhalt sich zu verschaffen“.

<sup>1)</sup> Vergleichende Studien über Ameisengäste und Termitengäste. Tijdschr. v. Ent. 33, 1890, 87.

<sup>2)</sup> Bild reproduziert in der hier beigegebenen Abbildung 1.

<sup>3)</sup> Reproduziert in Abbildung 2.

<sup>4)</sup> Reproduziert in Abbildung 3.

Wir erfahren hier, daß das Verhältnis zwischen Ameisen und Käfer ein durchaus gespannt feindseliges sein dürfte und daß die Fühleranpassungen zur „leichteren Täuschung“ der wilden Wirte dienen dürften. Immerhin weiß man noch nichts Sicheres. Sie könnten auch „konziliative“ Bedeutung haben.

Fünf weitere Jahre später ist die Überzeugung des Autors fester geworden<sup>1)</sup>. Seine früheren Zweifel hinsichtlich der kleinen *Ecitochara* sind geschwunden. Er findet (S. 147), daß ihre Fühlerbildung und Gestalt „anzeige, daß sie in Mitte der Ameisen selbst lebt und mit diesen in häufigem Fühlerverkehr steht“. „Die relative Kleinheit des Gastes macht verständlich, warum der kleine Käfer verhältnismäßig so dicke, spindelförmige Fühler hat. Er bedarf zur leichteren Täuschung seiner mörderischen und äußerst feinfühligen Gastgeber trotz seiner Kleinheit eines positiven Fühlerverkehrs mit denselben; da er aber so winzig ist, müssen seine Fühler umso kräftiger sein, wenn die Fühlerschläge einen Eindruck auf die weit größeren Ameisen machen sollen“. Von den *Ecitomorpha*-Arten heißt es (S. 149), sie seien Räuber oder Kommensalen. „Um bei diesem Gastmahle nicht selbst von ihren Gastgebern aufgefressen zu werden, müssen sie sich verummnen und als *Eciton* sich aufspielen. Daher die aktive Täuschung (durch Nachahmung des Fühlerverkehrs)

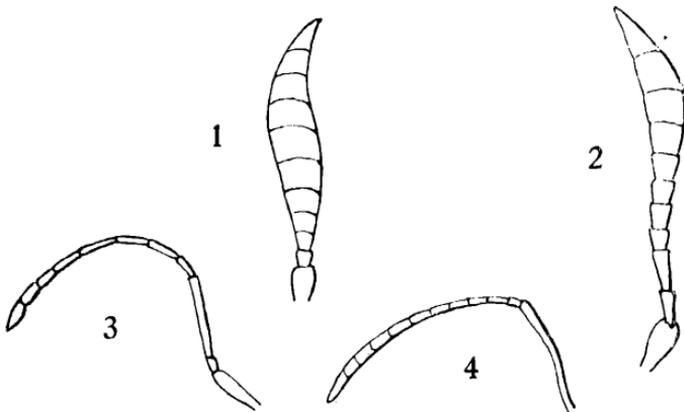


Abb. 1–4. Fühlerskizze der Käfer: 1. *Ecitochara fusicornis* Wasm. — 2. *Ecitomorpha arachnoides* Wasm. — 3. *Ecitomorpha (Ecitophya) simulans* Wasm. — 4. der Wirtsameise *Eciton burchelli* Westw. (*foreli* Mayr.).

Die Abbildungen 1 und 2 sind stärker vergrößert. (Sämtl. nach Wasmann). Die Enden der in Abb. 3 und 4 dargestellten Fühler siehe in stärkerer Vergrößerung in Abb. 5.

<sup>1)</sup> Die Ameisen- und Termitengäste von Brasilien. I. Teil. Verh. Zool.-bot. Gesellsch. Wien, 1895, 137 ff.

Hiermit möchte ich die Zitate abbrechen und mich der Beleuchtung des Tatbestandes zuwenden.

Zuvörderst seien dem Leser die Bilder der besprochenen Fühler, sowie eines Ameisenfühlers nach einer Tafel von Wasmann<sup>1)</sup> vorgeführt.

Er mag sich von der großen Verschiedenheit der Bauart überzeugen. Die dickspindeligen Fühler von *Ecitochara* und *Ecitomorpha arachnoides* (Abb. 1 und 2) zeigen keine Ähnlichkeit mit einem Ameisenfühler (Abb. 4). Auch ein stumpferes Seh- oder Tastorgan müßte sie sofort von einem Ameisenfühler unterscheiden. Jede „Täuschung“ ist wohl ausgeschlossen.

Anders der in Abbildung 3 dargestellte Fühler einer *Ecitomorpha (Ecitophya) simulans*. Hier zeigt wenigstens das Bild eine große Ähnlichkeit mit dem in Abb. 4 vorgeführten Ameisenfühler. Auf diese wollen wir weiter unten noch zurückkommen.

Worin liegt nach Wasmann nun die Anpassung der dickspindeligen Fühler?

Dieser kurze, dicke Fühler ist nötig „zur leichteren Täuschung seiner mörderischen und äußerst feinfühligem Gastgeber“; der Käfer „bedarf trotz seiner Kleinheit eines positiven Fühlerverkehrs mit denselben“; „da er aber so winzig ist, müssen seine Fühler umso kräftiger sein, wenn die Fühlerschläge einen Eindruck auf die Ameisen machen sollen“.

Einige Begriffe treten uns entgegen, die wir ordnen und überdenken müssen: „Leichtere Täuschung“, „äußerst feinfühligem Gastgeber“, „positiver Fühlerverkehr“, „Eindruck auf die Ameisen“. Zum Zwecke der Klärung der Sachlage wollen wir uns vorerst einmal ohne sie konkret und anschaulich vorstellen, wie das Zusammentreffen eines solchen Käfers mit einem seiner wilden Wirte eigentlich statthaben dürfte. Nehmen wir den Augenblick, in dem die Ameise dem Käfer begegnet. Die vorgestreckten Fühler des „äußerst feinfühligem Gastgebers“ treffen ihn. Diese Fühler sind der Sitz des scharfen „Kontaktgeruchssinnes“, einer für uns Menschen wunderbaren Sinnesqualität, mit welchem Sinn die Ameise sich nach Geruchsspuren orientiert, mit der sie jedes fremde Tier, selbst eine Ameise gleicher Art aus einem fremden Nest nach etlichen Berührungen sofort mit Sicherheit erkennt und angreift. Dieser in ruheloser Aufmerksamkeit vorgestreckte, suchende Fühler trifft nun unseren Käfer und erkennt ihn im nächsten Augenblick am Geruch, vielleicht auch an Einzelheiten der Gestalt als einen der gehaßten Eindringlinge.

<sup>1)</sup> Tijdschr. v. Entom., 33. Deel, 1890, Pl. 1, Fig. 17–20.

Was wird geschehen? Ist die Ameise wirklich der wilde, gefährliche Räuber, der seinen Gast jederzeit zu töten und zu fressen trachtet, dann ist der Ausgang der Begegnung nicht zweifelhaft. Die Ameise wird sich mit aufgesperrten Mandibeln wütend auf den Käfer werfen, und dieser wird ohne jeden Zeitverlust sein Heil in eiligster Flucht suchen. (So spielen sich die Begegnungen zwischen Ameisen und Synechthren im Regelfalle tatsächlich ab, wie Beobachtungen an einheimischen Arten erweisen).

Was sollen wir angesichts dieses klaren Bildes der Sachlage mit den Begriffen „leichtere Täuschung“ der Wirte, „positiver Fühlerverkehr“, „Eindruck auf die Ameisen machen“ beginnen? Wie und wann sollte hiebei ein „positiver Fühlerverkehr“ einsetzen? Welchen „Eindruck“ will der Käfer mit Fühlerschlägen auf die ihm gereizt gegenüberstehende Ameise machen? Wird sie ihm überhaupt dazu Zeit lassen? Womit will er sie „täuschen“? Man müßte sich vorstellen, die Ameise — das ausschließliche Fühlertier! — schlage ihre Fühler zurück, lasse sich von dem vor ihr stehenden Käfer mit dem Kolbenfühler auf den Kopf klopfen und handle sodann nach dem „Eindruck“, den diese Schläge auf sie machen. Sind sie kräftig genug, dann ist sie befriedigt. Dabei muß sie streng vermeiden, den Käfer mit den Fühlern zu berühren; denn sonst würde sie ihn ja augenblicklich als Feind erkennen.

Ich überlasse es dem unbefangenen urteilenden Leser, ob bei klarem, konkretem Durchdenken der Situation ein Getäuschtwerden der Ameise durch den dicken Spindelfühler, ein „Fühlerverkehr“, irgendwie vorgestellt werden kann.

Etwas anders zeigt sich das Bild, wenn wir den langen, schlanken Fühler von *Ecitomorpha (Ecitophya) simulans* ins Auge fassen. Stellen wir uns hier die Begegnung zwischen Käfer und Ameise vor, so sehen wir den Ameisenfühler gegebenenfalls einen Käferfühler berühren, der — wenigstens im groben Gesamtbilde — dem Fühler der Ameise einigermaßen ähnlich ist. Wir können uns vorstellen, die Ameise werde hier wirklich getäuscht und vermeine eine Schwesterameise vor sich zu haben. Ähnliches scheint sich der Autor ursprünglich auch gedacht zu haben, als er davon sprach, die Käfer müßten „sich verummnen und als *Eciton* aufspielen — daher die aktive Täuschung (durch Nachahmung des Fühlerverkehrs)“.

Hier ist die Grundfrage eine andere. Sie lautet: Ist anzunehmen, daß die Ameise wirklich getäuscht wird? Daß sie den Käfer für ihresgleichen hält, mit einer Ameise wirklich verwechselt?

Wer einen flüchtigen Blick auf die Figuren als Urteilsgrund-

lage nimmt, ist vielleicht ohne weiteres geneigt, diese Frage bejahend zu beantworten. Wir aber wollen nicht den Vorwurf eines immerhin etwas primitiven, leichtgläubigen Anthropodoxismus auf uns laden, sondern wissenschaftlich vorgehen.

Als sachliche Grundlage der Täuschung dient die Ähnlichkeit. Ähnlichkeit ist aber ein relativer Begriff, der zur Gänze von der Organisation des Beurteilers abhängt. Wir finden also die Grundfrage vor: Wer ist der Beurteiler? Welcher Art sind die Sinnesorgane, die ihm das Material zu seinem Urteile liefern?

Zur besseren Veranschaulichung der hiebei möglichen Verschiedenheiten wollen wir uns einmal in einem Beispiele drei Wesen vorstellen:

1. Einen sehenden Menschen, dem Tast- und Geruchssinn fehlen (oder der, was auf das gleiche hinausläuft, im augenblicklich gegebenen Falle von den beiden letztgenannten Sinnen keinen Gebrauch macht).

2. Einen blinden Menschen mit fein ausgebildetem, geschultem Tastgefühl (ohne oder ohne gebrauchten Geruchssinn).

3. Einen blinden Hund.

Vor diesen drei Wesen liegen nun drei gleich große Kugeln. Eine aus Holz, frisch rot lackiert; eine aus Holz, glänzend schwarz, nicht lackiert; die dritte ist ein frisch schwarz lackierter Gummiball. Jedes der drei Wesen soll die ihm am „ähnlichsten“ scheinenden zwei Kugeln zusammenstellen.

Der nur sehende Mensch wird wohl die beiden schwarzen Kugeln (Holz und Gummiball) als die einander „ähnlicheren“ der roten Kugel (Holz) gegenüberstellen. Sein Hauptmaßstab ist das Auge. Der blinde Mensch wird, tastend, die beiden harten Holzkugeln (rot und schwarz) als einander „ähnlicher“ dem weichen Gummiball (schwarz) entgegenstellen. Sein Maß ist der Tastsinn. Und der blinde Hund wird, schnuppernd und den Geruchssinn zum Hauptmaß nehmend, wohl die beiden nach frischem Lack riechenden Kugeln (roter Holz- und schwarzer Gummiball) einander am ähnlichsten finden.

Anschaulich lernen wir hieraus: Je nach dem lenkenden Sinnesorgan muß das Urteil über „Ähnlichkeit“ ein fundamental verschiedenes sein. Die „Ähnlichkeiten“ des nur (oder in erster Linie) sehenden Wesens liegen in einer ganz anderen Kategorie als jene des nur tastenden oder nur riechenden Wesens. Eines kann das Maß des andern überhaupt gar nicht verstehen, nicht fassen. Der Blinde weiß nichts von der Farbe, der nur Sehende beachtet nicht den Geruch. Keiner hat die

Möglichkeit, zu beurteilen, was dem andern „ähnlich“ erscheinen könnte. Ihm fehlt das Organ dafür.

Greifen wir nun zurück zum *Ecitomorpha*-Fühler. Im Bilde erscheint er jenem der Ameise überaus ähnlich. Wer aber ist beim Bilde Beurteiler? Nur der Mensch. Und welches Organ liefert ihm die Urteilsgrundlagen? Das menschliche Auge mit seinem Sehsinn.

Wenn aber die Ameise dem Käfer im finsternen Nestinnern begegnet, wer ist der Beurteiler? Nicht mehr der Mensch, sondern die Ameise. Und welches Organ liefert ihr die Urteilsgrundlagen? Nicht der menschliche Sehsinn, sondern nur der im Ameisenfühler sitzende Kontaktgeruchssinn.

Ich überlasse dem Leser das Urteil darüber, ob der Sehsinn des Menschen auch nur ahnungsweise zu ermitteln vermag, was dem Geruchssinn im Ameisenfühler als „ähnlich“ erscheint<sup>1)</sup>.

Wir stellen fest: Eine Ähnlichkeit im Menschaugenauge ist vollkommen wert- und bedeutungslos dort, wo es sich um Geruchsähnlichkeiten im Ameisenfühler handelt.

Damit bricht auch die allzu anthropomorphistisch begründete Lehre von den „Fühleranpassungen“ der Ameisengäste endgültig in ihren Grundlagen zusammen.

Doch wir wollen gerne zugeben, daß auffällige Ähnlichkeiten für das menschliche Auge, falls sie sich in reicherer Anzahl finden sollten und nicht anderswie verstanden werden könnten, immerhin von Interesse sein müßten, auch dann, wenn wir im Sinne der eben gewonnenen kritisch-physiologischen Einsichten den naiven Anpassungsgedanken völlig ausschalten. Widmen wir daher diesen Ähnlichkeitserscheinungen noch einen prüfenden Blick.

Eine kurze Überlegung macht uns klar, daß die Relativität des Ähnlichkeitsbegriffs schon auf dem rein anthropodoxischen Gebiet vorhanden ist. Unter welchen Voraussetzungen können denn jene Fühler als „ähnlich“ bezeichnet werden? In 10- bis 20-facher Vergrößerung, unter Weglassung aller Details halb-schematisch in Strichzeichnung auf einer Tafel vom Autor vorgeführt? Ist dies ein richtiges Maß?

<sup>1)</sup> Daß der Geruchssinn tatsächlich der Hauptsinn ist, mit dem die Ameisen Freund und Feind unterscheiden, bestätigt W a s m a n n selbst. Mit aller Klarheit geht es auch hervor aus den schönen Darlegungen A. Forels, die ich an anderer Stelle ausführlich zitiert habe. (Siehe meine Arbeit: Die Ameisenmimese. II. Die „gesetzmäßige“ Färbungsübereinstimmung zwischen Gast und Wirt (Isochromie). Biolog. Zentralbl. 46 Bd., 1926, 353 ff.).

Versetzen wir uns noch einmal an die Stelle einer Ameise. Der ihr begegnende Käfer ist mehr oder minder annähernd von ihrer eigenen Größe, seine Glieder erscheinen ihr daher wohl ungefähr ebenso groß wie ihre eigenen. Wollen wir diesen Verhältnissen folgerichtig Rechnung tragen, so müssen wir uns auch den Käfer als ungefähr in unseren eigenen Dimensionen, also ins Riesenhafte vergrößert, greifbar unmittelbar vor uns stehend vorstellen. Und erst in diesen Vergrößerungen müssen wir uns über die Ähnlichkeiten ein Urteil suchen.

Sind die Fühler, in diesen vergrößerten Maßstab mit allen Einzelheiten vorgestellt, noch irgendwie „täuschend ähnlich“ zu nennen? Könnte ein sehendes Auge oder eine tastende Hand diese Fühler wirklich noch mit einem Ameisenfühler verwechseln? So müßte die Frage lauten, wenn sie folgerichtig gestellt wird.

Sind nun die Fühler von *Ecitomorpha (Ecitophya) simulans* und ihres *Eciton* unter diesen Voraussetzungen, in diesen Vergrößerungen verglichen, einander wirklich noch täuschend ähnlich?

Der unbefangene Forscher, der die Tiere unter dem Mikroskop vergleicht, muß entschieden verneinen. Statt umständlicher Erörterungen führe ich nur die Bilder der Fühlerenden, die in der Wasmann'schen Strichzeichnung einander so überaus ähnlich erscheinen, in etwas stärkerer Vergrößerung vor (Abb. 5). Man stelle sich diese Fühler wie dicke Knüppel vor, unmittelbar vor uns wie der Säbel eines Gegners. Würden wir die beiden Fühler nicht mit einem Blick oder mit einem Griff auseinanderkennen?

Was für eine wissenschaftliche Ursache besteht aber, Dinge zu bewundern, die nur in unzulänglicher Vergrößerung für das Menschaugen einige Ähnlichkeit besitzen?

Noch eine Besonderheit der W.'schen Bildskizze wäre zu erwähnen. Das sehr lange Fühlerglied 3 des Käfers soll zusammen mit Glied 1 und 2 den langen „Schaft“ des Ameisenfühlers vertreten, und bei Glied 4 soll sich der Fühler „krümmen“. Die Zeichnung des Autors zeigt dies (Abb. 3 und 4). Zweifellos sah der Fühler am toten Tier so aus. Die lebenden Käfer aber strecken ihre Fühler tastend nach

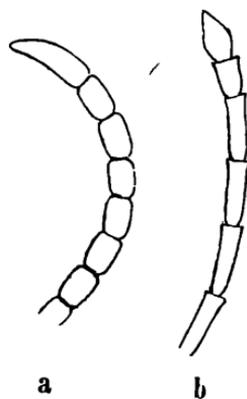


Abb. 5. Skizze des Fühlerendes: a) der Wirtsameise *Eciton burchelli* Westw., b) ihres Gastes *Ecitophya simulans* Wasm.

Original, nach an derselben Nadel befindlichen Tieren von annähernd gleicher Größe. Es sind die starken Differenzen in den Längen- und Breitenverhältnissen der einzelnen Glieder wie im Habitus zu beachten.

Fühler tastend nach

vorn aus und knicken sie, wenn nötig, zwischen Glied 1 und 2 leicht ab. Die Ameise tut desgleichen; da aber bei ihr Glied 1 (der Schaft) etwa ein Drittel der Fühlerlänge ausmacht, bedingt dies (mit anderen Eigenheiten der Einlenkung und Haltung), daß die Ameisen ihre Fühler wesentlich anders tragen und bewegen als ein Käfer.

Man könnte einwenden, die vorgeführten drei Gattungen seien nicht die einzigen Beispiele von Fühleranpassungen. Noch weniger die schönsten.

Der „Gipfelpunkt“ der Fühleranpassung der Dorylinengäste sei die Gattung *Mimeciton*. In der Originalbeschreibung<sup>1)</sup> heißt es: „Die vollkommene Ähnlichkeit der Fühlerbildung von *Eciton*.. und *Mimeciton* hat für diesen ohne Zweifel auch eine aktive Bedeutung (Fühlerverkehr)“.

Ich führe, nach einer Zeichnung *Wasmann's*<sup>2)</sup>, auch das Bild dieses Fühlers vor (Abb. 6). Wir brauchen es nur entsprechend zu vergrößern, und die Unterschiede — insbesondere des letzten Fühlergliedes — von dem *Eciton*-Fühler (Abb. 8) werden greifbar.

*Wasmann* legt Gewicht auf die Länge des ersten Fühlergliedes, das den Schaft des Ameisenfühlers „nachahmt“. Aber

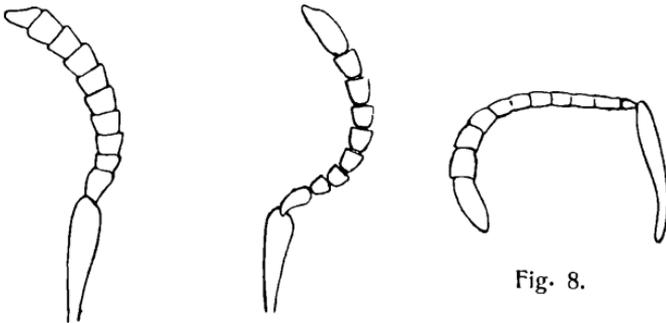


Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 8.

Abb. 6-8. Fühlerskizzen der Käfer: 6. *Mimeciton pulex* Wasm. 7. *Mimeciton (Pseudomimeciton) zikáni* Wasm. — 8. eines kleinsten Arbeiters der Wirtsameise *Eciton praedator* Sm. (Sämtl. nach *Wasmann*).

trotzdem tragen ja Käfer und Ameise ihre Fühler verschieden<sup>3)</sup>. Überdies finden wir lange Fühlerbasalglieder auch bei anderen, nicht myrmekophilen Staphyliniden<sup>4)</sup>, wogegen die Mehrheit der Gäste sie entbehrt.

<sup>1)</sup> Deutsch. Entom. Zeitschr. 1893, 99.

<sup>2)</sup> l. c. Taf. V, Fig. 1 b.

<sup>3)</sup> Schon aus der Stellung bei toten Tieren ist dies zu ersehen.

<sup>4)</sup> Siehe meine Arbeit: Die Ameisenmimese. III. Die Tastermimese. Biol. Zentralbl. 46. Bd., 1926, 615.

Als Paradestück eines Fühlers führt W. schließlich den von *Mimeciton zikáni* vor,, bei dem sogar das — durch Verwachsung der Fühlerglieder 10 und 11 entstandene — Endglied in der Länge ungefähr dem Ameisenfühlerendglied entspricht.

Ich gebe gerne zu, daß dieses überaus interessante Tier meine Erwartungen weit übertroffen hat<sup>1)</sup>, und daß es einen Anhänger des Anpassungsgedankens, der bislang schon mit recht dürftigen Erscheinungen zufrieden war, in helle Begeisterung versetzen konnte. In der Frage nach den „Anpassungen“ aber sind auch dieses Tier und sein Fühler ohne Beweiskraft. Denn — entsprechend vergrößert — zeigen sich derart deutliche Differenzen in der Haltung der Fühler, in der Form, in der Behaarung, dem Aneinanderschluß der einzelnen Glieder<sup>2)</sup>, daß wohl angenommen werden muß eine „scharf unterscheidende“ Ameise, der die Fühler von ihresgleichen aus unablässig geübt, tausendfacher Berührung bis ins geringste Detail geläufig sein müssen, ließe sich nicht davon täuschen. Ganz abgesehen auch davon, daß die Ameisen ja in erster Linie nach dem Geruchssinn urteilen, mit ihm Freund und Feind unterscheiden.

Zu allem Überflusse aber sagt uns auch noch Wasmann bezüglich eben dieses Käfers: „Man kann unmöglich annehmen, daß eine Wirtsameise, die den Käfer mit ihren Fühler spitzen prüft, ihn mit ihresgleichen verwechselt“.

Damit ist der Fall durch W. selbst endgültig entschieden. Die Frage liegt nahe: Was nützt dem Käfer dann der „Gipfelpunkt“ seiner „Fühleranpassung“? Und wozu bewundern wir sie?

Aber wenn auch all' das nicht wäre, eine kurze, einfache Überlegung müßte uns klar machen: Wie kann eine Bildung, die unter mehr als zweitausend Ameisengästen nur bei einem einzigen Gast vorhanden ist, als lebenswichtige „Anpassung“, als Ergebnis einer „Auslese“, d. h. der Ausmerzung alles minder vollendet Angepaßten hingestellt werden! Alles Nichtangepaßte erfüllt ja in tausendfacher Zahl noch die Welt, alle Ameisengäste leben und gedeihen ja inmitten ihrer Wirte ohne das Späßchen des halbwegs ähnlichen Fühlers!

Das gleiche Bild bieten die Fühler der berühmtesten Mimetiker der afrikanischen Dorylinen, der *Dorylostethus*, *Dorylobactrus*, *Mimanomina* usw. Trotz der unwahrscheinlich in die Länge gezogenen Vorderkörper bleiben hier die Extremitäten sogar vielfach

<sup>1)</sup> Siehe den Anhang zu dieser Arbeit.

<sup>2)</sup> Ich habe im Augenblicke, da ich dies schreibe, das Tier und einen kleinen Arbeiter seiner Wirtsameise vor mir unter dem Mikroskop, darf mir daher wohl ein Urteil gestatten.

relativ recht kurz, die Fühler sind keulig, Ameisenfühlern unähnlich. Ihrer Gliederung fehlt vielfach auch das Geschlossene, man kann leicht Analoga zu ihnen aus nicht myrmekophilen Gattungen der Staphyliniden beibringen.

Abschließend muß betont werden: Wir haben hier lediglich den Fühlerbau berühmter „Mimikrytypen“ ins Auge gefaßt. Es ist jedoch ausdrücklich hervorzuheben: Bei denselben Ameisenarten lebt noch eine viel größere Zahl anderer Staphyliniden, die in ihrer Gestalt keinerlei Ameisenanklänge zeigen, deren Fühler nichts von jenen „Anpassungen“ aufweisen, die aber ebenso ungefährdet bei den gleichen wilden und gefräßigen Ameisen leben und gedeihen. Sie beweisen klar, daß Fühleranpassungen für ein gedeihliches Leben als Ameisengast unnötig sind.

Die Gesamtheit des Vorgeführten objektiv überschauend gewinnen wir nunmehr die Einsicht: Kein unbefangener Forscher wird das Seltsame, Auffällige im Bau mancher (nicht aller) Ameisengäste leugnen. Aber so eigenartig dieser Bau im Ganzen und in seinen Einzelheiten auch ist, so sehr es auf den ersten Anblick hin auch reizt, zu sagen: das kommt nur bei Ameisen vor, das muß eine „Anpassung“ an Ameisen sein — so deutlich sehen wir bei ruhiger, tiefergreifender Überlegung, daß das Problem von dieser Seite her vorläufig nicht lösbar ist. Es ist im Anfang gewiß überaus verlockend, sich auszumalen, daß und wie diese Eigentümlichkeiten zur effektiven „Täuschung“ der Wirte dienen könnten. Je eingehender wir aber nachforschen, desto klarer wird uns, daß die vorerst so verblüffend „täuschend“ erscheinenden Ähnlichkeiten in Wirklichkeit eigentlich doch nur recht dürftige, vage Analogien, Anklänge sind, die, in entsprechende Größenverhältnisse umgesetzt, nicht einmal den groben, ungeübten Tastsinn eines Menschen wirklich zu täuschen vermöchten. Und wenn wir überdies an den feinen Unterscheidungssinn der Ameisen denken, an ihr Urteilen und Handeln auf Grund von ungemein feinen Sinnesqualitäten, die wir als „Geruch“ bezeichnen, dann müssen wir uns eingestehen, daß an eine effektive „Täuschung“ der Ameisen gar nicht zu denken ist, und daß mit dieser klaren Einsicht alles fallen muß, auch die ursprünglich so sicher scheinende Berechtigung, von derartigen Erscheinungen als von „Anpassungen“ an die Ameisen zu sprechen. Wir ahnen dunkel, daß sie mit irgendwelchen Umwelteinflüssen in Beziehung stehen könnten — diese Ahnung aber ist alles. Ob es die lebendige oder die leblose Umwelt ist, die diesen Erscheinungen

ihren Stempel aufgedrückt hat — das wissen wir nicht. Alles Raten ohne genügende Grundlage ist nicht wertlos, sondern sogar schädlich. Es gibt nur eines: Sich langsam, vorsichtig an der Hand gesicherter Tatsachen weiterzutasten. Am besten ohne „Hypothesen“ der eben gekennzeichneten Art. Denn es ist ein Irrtum, zu glauben, daß die Wissenschaft andere Hypothesen benötige als solche, die mit breiter Basis wie von selbst aus der Erfahrung emporsteigen und die jeder Griff in den Alltag anschaulich bestätigt.

---

Wir haben die „Fühleranpassung“ der Myrmekophilen nunmehr von verschiedenen Seiten kritisch beleuchtet und sind jedesmal zu einer sachlich begründeten Ablehnung gedrängt worden. Wir wollen im folgenden den in jeder Hinsicht unverbindlichen Versuch unternehmen, einige dieser Bildungen einmal anders, nicht als „Anpassungen“, sondern einfacher, natürlicher zu verstehen.

Nehmen wir beispielsweise den Fühler von *Ecitomorpha* (*Ecitophya*) *simulans* genauer vor, so sehen wir, daß seine von W. bewunderte Ähnlichkeit mit dem Ameisenfühler, soweit sie vorhanden, vorwiegend in seiner Länge liegt. Aber die Länge eines Fühlers hat nichts Besonders, wenn wir sehen, daß gleichzeitig alle Teile dieses Käfers ebenso absonderlich in die Länge geraten sind, Kopf wie Halsschild, und daß auch die langen Beine in natürlicher Harmonie mit dem langen Fühler stehen. Wir haben in dem Käfer eben einen jener wohl in allen Tiergruppen auftretenden schlanken Typen mit überlangen Extremitäten vor uns. Dieser Typus — den man als Ganzes vielleicht als gegebenes Problem auffassen könnte — kommt eben auch in den Fühlern zum Ausdruck, die — wie aus der Abb. 5 zu ersehen ist — an sich durchaus keine Detailanpassung an den Ameisenfühler zeigen<sup>1)</sup>.

Damit ist aus der Frage nach den „Ursachen“ einer (nicht nachweisbaren) „Fühler-Nachahmung“ die allgemeinere Frage nach den „Ursachen“ einer (tatsächlich nachweisbaren) ungewöhnlichen Körper- und Extremitäten-Verlängerung eines Tieres geworden; ein grundsätzlich verschiedenes Problem, das wir von anderer Seite her exakt

---

<sup>1)</sup> Ein Charakteristikum des Ameisenfühlers ist das Endglied, das im Regelfalle viel länger und mindestens ebenso kräftig ist wie das vorletzte. Das gleiche gilt von dem typischen Aleocharinenfühler (die Parademimetiker sind Aleocharinen). Abweichend hiervon haben aber gerade einige der meistbewunderten Mimetiker (*Ecitochara*, *Ecitomorpha*, *Ecitophytes*, *Mimeciton pulex* u. a.) kurze, dürrtige Endglieder, die sowohl vom Ameisentyp als auch vom eigenen Gruppentypus auffällig abgewichen sind. Sie zeigen gerade das Gegenteil von „Anpassung“.

vergleichend anfassen können. (Dieser andere Weg soll weiter unten angedeutet werden).

Werfen wir nun einen Blick auf den Fühler von *Ecitomorpha arachnoides*. Es ist dem der Ameise nicht ähnlich<sup>1)</sup>. Dennoch findet Wasmann in seiner spindelig-keuligen Form eine „Anpassung“.

Fassen wir indes nicht nur den Fühler, sondern den gesamten Bau des Käfers ins Auge, so sehen wir unmittelbar, daß das „Spindelig-keulig-werden“ eine Tendenz nicht nur der Fühler, sondern aller Extremitäten dieses Käfers ist. Seine Schienen zeigen in einer ganz merkwürdigen Weise ausgebildete „Waden“, die in schöner Harmonie mit den dicken Fühler-spindeln stehen. Da der Käfer diese Bildungen an den Schienen sicherlich nicht dazu gebrauchen kann, um damit Ameisenköpfe zu beklopfen, zeigt sich klar, daß hier eben ein Tier vorliegt, in dessen allgemeiner Wachstumsrichtung spindelige Extremitäten liegen.

Der auf „Anpassungen“ geschulte Forscher freilich wird nur ein Lächeln für den Begriff der unabhängigen „Wachstumsrichtungen“ haben. Mit denen ist doch „garnichts erklärt“. Die „Anpassungen“ dagegen „erklärten“ alles.

Über die Bedingungen, Faktoren dieser „Wachstumsrichtungen“ wissen wir derzeit nichts. Äußere Bedingungen, die Umwelt, können eine Rolle gespielt haben; vielleicht auch nicht. Haben sie eine Rolle gespielt, so kann es die unbelebte Umwelt ebensogut wie die belebte, oder es können beide zugleich gewesen sein.

Man hat die Ursachen der seltsamen Kleider der Ameisengäste bisher ausschließlich einseitig in den Beziehungen dieser Gäste zu den Ameisen selbst, in „Anpassungen an die Ameisen“ gesucht. Diese Möglichkeit aber ist nicht die einzige. Das Leben bei Ameisen bietet noch eine Reihe anderer Bedingungen, die nicht durch Ameisen, sondern durch die gemeinsame Umwelt gegeben sind. Das unterirdische Leben in Höhlen und Gängen an sich, oder der vorher vorhandene Beweggrund des Sichzurückziehens dorthin, bestimmte Arten der Ernährung, bestimmte Temperatur- und Feuchtigkeitseinflüsse, bestimmte Anforderungen an das Sichzurechtfinden usw. — die Summe aller dieser Faktoren, ja jeder einzelne für sich,

<sup>1)</sup> Von der ganz allgemeinen Ähnlichkeit zwischen den Typen der Staphylinidenfühler und Ameisenfühler sehen wir hier selbstverständlich ab. Da beide aus wechselnd langen, walzigen Gliedern gebildet werden, die zumeist nach außen hin leicht dicker werden, ist eine mehr oder minder große natürliche „Ähnlichkeit“ bei Tieren von ähnlicher Größe von vornherein gegeben. Es kann sich hier nur um eine fein abgestimmte, täuschende Spezialähnlichkeit handeln, und eine solche fehlt. (Vergl. die Abb.).

kann recht wohl ebenso auf die Gestalt eingewirkt haben, wie etwa der Einfluß des Einzelfaktors „Ameise“. Sicherlich können ähnliche Umwelteinflüsse bis zu einem gewissen Grade ähnliche Gestaltungen bedingen.

Ich weiß wohl, daß der Hinweis auf „gleiche Umweltbedingungen“ dem berechtigten Lächeln kritischer Forscher begegnen wird. Ich lehne es ja gleichfalls ab, beispielsweise die überraschend ähnlichen Zeichnungs- und Färbungstypen gewisser Schmetterlinge mit „gleichen Umgebungseinflüssen“ erklären zu wollen.

Das indes, worauf ich hier hinziele, ist ein grundsätzlich anderes, ein Einfaches, Empirisches, keine „Erklärung“, keine Hypothese, nur das Andeuten einer meines Erachtens immerhin bemerkenswerten Wegrichtung. Einige über das Nächstliegende etwas hinausblickende Vergleichen mögen uns führen.

Fragen wir uns, was die Lebensbedingungen der Ameisen<sup>1)</sup> und ihrer echten Gäste in erster Linie charakterisiere, so finden wir, daß es der Aufenthalt in unterirdischen Höhlen und Gängen ist, in denen sich der Hauptteil ihres Lebens abspielt, die sie zumeist nur um der Nahrungsbeschaffung und der Liebe willen verlassen. Und sehen wir uns einmal näher um unter jenen Tieren, die gleichfalls in unterirdischen Höhlen und Gängen, jedoch fern von Ameisen, leben. Finden wir unter ihnen ähnliche Entwicklungstypen, ähnliche Wachstumsrichtungen wie jene der Ameisengäste, so liegt es nahe, zu vermuten, daß derartige Gestalten eben für das Leben in Höhlen, unter der Erde, vielleicht charakteristisch sind und damit irgendwie in Zusammenhang stehen.

Tatsächlich ist solches in überraschender Weise der Fall. Andernorts möchte ich das Ergebnis solcher vergleichender Untersuchungen ausführlich vorführen. Hier sei nur kurz zusammenfassend ausgesprochen:

Der Typus der mimetischen Ameisengäste ist von jenem ihrer Wirtsameisen in einem auffälligen Punkt verschieden: Alle Ameisen haben große, dicke Köpfe, die im Regelfalle dem Abdomen an Breite nichts oder nur wenig nachgeben (es zuweilen sogar an Breite übertreffen, z. B. bei den „Soldaten“. In auffallendem Gegensatze hierzu haben die Gäste des sogenannten Mimikrytyps in der überwiegenden Mehrheit einen schmalen, oft sogar überschmalen Kopf, der vielfach noch schmaler ist als jener ihrer Ahnherren und ihrer

---

<sup>1)</sup> Wir sprechen naturgemäß hier nur von jenen Ameisengruppen, die echte Gäste des sogenannten Mimikrytypus beherbergen.

heutelebenden, nicht myrmekophilen Brüder, der typischen Aleocharinen. Die Entwicklung hat hier offensichtlich eine der „Anpassung“ an den Ameisenkopf gerade entgegengesetzte Richtung eingeschlagen: anstatt den ohnehin ziemlich breiten Aleocharinenkopf zur Ameisenähnlichkeit zu verbreitern oder ihn wenigstens normal zu belassen, hat sie ihn in der Mehrzahl der Fälle überlang und schmal, dem Ameisenkopf unähnlich gemacht.

Kann solches „Anpassung“ sein? Klar steht das typische Bild der Gäste da: Der Vorderkörper — Kopf, Brust (und gegebenenfalls die Basalsegmente des Abdomens) — strecken sich in die Länge, werden schmal, oft überschlang, dünn; zumeist folgen auch Beine und Fühler dieser Streckung werden oft lang und schlank wie Spinnenbeine. Die Flügel fehlen stets, die Augen und das dunkle Pigment des Körpers fehlen zuweilen. Der Hinterkörper ist aufgetrieben, zuweilen fast bis zur Kugelgestalt.

In weitem Maße analoge Veränderungen finden wir auffälligerweise auch an den ferne von Ameisen lebenden typischen Höhlenkäfern. Nehmen wir das Musterbild eines solchen, etwa eine Bathysciine oder Leptoderine der Gattungen *Antroherpon*, *Leptodirus* etc. aus den Grotten des Karstes vor, so finden wir: Der Vorderkörper (Kopf und Halsschild) sind grotesk, überschlang in die Länge gezogen, bilden gleichsam einen Stiel zu dem blasig aufgetriebenen, von den Elytren bedeckten Hinterkörper, dessen Basis (Meso- und Metathorax) eine starke Neigung zum Schmalwerden zeigt; Fühler und Beine sind spinnenartig überlang und dünn. Flügel, zumeist auch Augen und Pigment der Körperdecke fehlen.

Wenn man berücksichtigt, daß die Staphyliniden infolge ihrer von Natur aus schon gestreckten Gestalt und ihrer kurzen Flügeldecken, (die im Gegensatz zu den großen, intakten Flügeldecken der Silphiden die äußerste Verschmälernng des Mittel- und der Basis des Hinterkörpers nicht hindern), ein unvergleichlich besseres Ausgangsmaterial darstellen, wird man die Leistungen der ursprünglich geschlossen eiförmigen Bathysciinen nur umso höher einschätzen können.

Über das Wesen dieses Typs, der in zahlreichen Übergängen auftritt, läßt sich sagen, daß die Verschmälernng des Mittelkörpers vielleicht durch das Schwinden der Hautflügel eingeleitet oder doch begünstigt, ermöglicht wird. Hierdurch fällt eine relativ umfang-

reiche Muskulatur fort; der Metathorax benötigt keinen Raum mehr für sie, seiner Verschmälerung steht kein Hindernis entgegen. Das Fehlen der Augen und ihres Zentrums erleichtert wohl auch das Schmälerwerden des Kopfes. Womit indes keinesfalls ausgedrückt sein soll, daß diese Gegebenheiten Ursache der Verschmälerung seien. Die Ursachen sind uns unbekannt.

Ein Erklärenwollen liegt mir ferne. Ich möchte keinen Schritt über das für jedermann objektiv Nachprüfbare hinausgehen. Dies ist: Eine Reihe von Höhlenkäfern zeigt analoge einer Reihe von myrmekophilen Käfern ein auffälliges Schmalwerden des Vorderkörpers, ein Lang- und Dünnwerden der Extremitäten, ein Anschwellen des Hinterkörpers. Die Tiere sind ohne Hautflügel, oft auch ohne Augen und ohne Pigment der Körperdecke. Dieser Typus zeigt — ich betone dies ausdrücklich — verschiedene Modifikationen; weder alle Höhlenkäfer noch alle Ameisengäste gehören ihm an, und einigermaßen ähnliche Wachstumsrichtungen finden sich auch bei Tieren anderer Biozönos. Ich übersehe dies alles nicht. Immerhin liegt es nahe, für diesen Typ sowohl bei den Höhlen- wie bei den Ameisenkäfern analoge Ursachen zu vermuten, die in Beziehungen zur gemeinsamen Umwelt (nicht zu den Ameisen selbst) liegen dürften.

Ob das Leben im Dunkel solche Gestalten gleichsam geschaffen hat oder ob diese Tiere ihre Gestalt bereits besaßen, als sie in die Unterwelträume eindringen<sup>1)</sup>, diese Fragen lasse ich offen. Es wäre wertlos, hier gefühlsmäßig eine Meinung abzugeben.

Ein Punkt nur sei noch kurz berührt. Wenn jene südamerikanischen Ameisengastformen bisher nur bei Ameisen gefunden worden sein sollten, so findet dies vielleicht seine einfache Erklärung darin, daß in Brasilien — nach einem alten Wort — nicht die Menschen, sondern die Ameisen Herren des Landes sind. So werden sie wohl so ziemlich alles an kleineren Subterrannräumen mit ihrer Gegenwart erfüllen, und wenn in jenen Räumen Käfer lebten, so werden diese sich wohl an die Ameisen anbequemt haben oder zugrunde gegangen sein müssen. Sie mußten Ameisengesellschafter — auch wider Willen — werden. Ob sie ihre Gestalt später veränderten, ob sie nicht als Höhlenbewohner diese Gestalt schon früher besaßen, das ist eine Frage für sich, die nach vorsichtigen wissenschaftlichen Methoden behandelt werden muß. Wir sehen, daß die erdrückende Mehrheit der echten Ameisengäste

<sup>1)</sup> Eine von dem bekannten, gründlichen Höhlenkäferkenner und Monographen Prof. R. Jeannel erwähnte, gewiß nicht kurzerhand abzuweisende Anschauung.

diesen Habitus nicht zeigt, was darauf hinweist, daß das Leben bei Ameisen an sich, der Einfluß der Ameisen selbständig solche Gestalten nicht erzeugt. Bei Ameisen können — Tatsachen erweisen es — Käfer aller Gestalttypen als echte Gäste leben und gedeihen.

Die heutige Methode der Myrmekophilenbeschreibung beweist nichts gegen eine solche Auffassung. Denn wenn heute ein Käfer des „Anpassungstypus“ fern von Ameisen, gefunden wird, so spricht man ihn dennoch ohne jede Rücksicht auf diesen Umstand kurzerhand als Ameisengast an, beschreibt ihn als solchen und beleuchtet und bewundert seine „Anpassungen“ eingehend nach Analogieschlüssen. Die Gestaltung gibt zuerst die Grundlage, in ihm überhaupt einen Ameisengast zu vermuten, und dann den „neuerlichen Beweis“, wie wunderbar Ameisengäste an ihre Wirte angepaßt sind.

Ich betone nochmals: Ich will nichts geben als den Ausblick auf einen neuen Weg, auf dem die Problemlösung gesucht und vielleicht einmal sogar gefunden werden könnte. Soweit Gestaltungsprobleme eben menschlicher Einsicht zugänglich sind, soweit der unauflösbare Rest in ihnen verkleinert werden kann<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Auf die Beziehungen jener Ameisenmimetikergestalten zum Leben Erdhöhlen hat schon Prof. H. Przibram (Physiologie der Anpassung, in: Ergebnisse der Physiologie, hrsg. v. L. Asher u. K. Spiro, XIX, Bd., 1921, 444—446) hingewiesen. Ich zitiere aus seiner Arbeit: „Die Merkmale, durch welche myrmekoide Käfer diesen (den Wirten) ähnlich werden, sind der gestreckte Körper mit starken Einschnürungen, welche die einzelnen abgerundeten glatten Körperregionen trennen, die schlanken Fühler und Beine mit zahlreichen Tasthaaren, ein-, höchstens zweifarbige gelbbraune, rote bis schwarze Färbung und oft ein seidenartig goldglänzender Haarbezug, endlich die Kürze der Flügeldecken und der Schwund der Flügel, wozu noch der Schwund der Augen treten kann. Alle diese körperlichen Eigenschaften stehen im Zusammenhang mit der Lebensweise der Ameisengesellschaft. Das Leben im Innern der Erdbaue erfordert eine Gestalt und sonstige Ausstattung, die kein Anhaften von Erde oder Wasser erlaubt, daher Abrundung und Haarbelag; dabei sind Gesichtsorgane den Tastorganen gegenüber weniger wichtig, daher Augenverkümmern und lange, mit Sinneshaaren ausgestattete Extremitäten; Flügel nützen natürlich unter der Erde auch nichts (bloß zum Hochzeitsfluge bedienen sich die Ameisen solcher). Diese Beziehungen gelten sowohl für die Ameisen als für ihre Gäste und wir brauchen daher für letzere nicht erst eine Nachahmung der ersteren anzunehmen. Es scheint nun verständlich, wieso bei der Treiberameise *Dorylus nigricans* von Kamerun als Gast lebende Kurzflügler *Minanomma spectrum* Wasm. . . »in der Nachahmung der Körperformen des Originals weit über dasselbe hinaus . . die Eigentümlichkeiten desselben in raffinierter Weise« übertreiben kann, was bei Mimikry infolge von Selektion doch unmöglich zustande gekommen sein könnte.“ — „So erinnern viele Höhlenkäfer, namentlich die Silphiden der Gattung *Leptoderus* bei allgemeiner Betrachtung sehr an Ameisen, obzwar in den Krainer Höhlen, wo diese Käfer vorkommen, gar keine Ameisen leben.“ — „Piepers (1903, S. 126) hat in der Einwirkung äußerer Faktoren die Konvergenz der

Abschließend stelle ich fest: Wir haben seltsame Wachstumsrichtungen vor uns; ihre Werdebedingungen sind uns unbekannt. „Anpassungen“ zum Zwecke der „Täuschung“ von Ameisen sind diese Erscheinungen auf keinen Fall. Das wäre auch dann klar, wenn Wasmann nicht selbst das Nichtgetäuschtwerden der Ameisen betont hätte.

Es gibt somit keine „täuschenden Föhleranpassungen“ der Ameisengäste an ihre Wirte. Es gibt keine „Mimikry“, die in der „Gleichheit“ der Föhlerbildung von Wirt und Gast „gipfelt“.

### Anhang.

Zur Zeit, da ich dies niederschreibe, hat Wasmann auf eine seinerzeit von mir veröffentlichte „Anfrage“<sup>1)</sup> betreffend den Föhlerbau von *Mimeciton zikáni* noch nicht geantwortet. Da ich das genannte Tier inzwischen untersucht habe — Wasmann sandte je ein Stück an das Wiener Staatsmuseum und an meinen Freund Prof. O. Scheerpeltz — möchte ich die Angelegenheit, die ja auch eine „Föhleranpassung“ betrifft, hier kurz erledigen.

In meiner Anfrage habe ich sechs klare Fragepunkte formuliert. Von diesen treffen bejahend zu die Punkte 1 und 4, mit anderen Worten: *Mimeciton zikáni* besitzt (im Gegensatz zu *Mim. pulex*) zehngliedrige Föhler mit langem Endglied.

Die fachmännisch klare Darstellung des Falles wäre also die denkbar einfachste gewesen, wenn Wasmann etwa folgendermaßen geschrieben hätte: *Mimeciton zikáni* fällt aus der Gattung *Mimeciton*, die auf die Art *pulex* mit elf Föhlergliedern aufgestellt ist, dadurch heraus, daß bei ihm das zehnte und elfte Föhlerglied miteinander verwachsen sind, wodurch die Zahl der deutlich getrennten Föhlerglieder auf zehn sinkt.

Dadurch jedoch, daß Wasmann die Föhlergliederzahl als Hauptdifferenz beider Arten übersah, ergab sich eine Reihe rätselhafter Widersprüche in seinen Angaben, die mich eben zur oberwähnten Anfrage veranlaßten. So sagt er in der Beschreibung der Art *zikáni* nichts von ihrer Zehngliedrigkeit, behauptet hingegen an anderer Stelle, die „Gattung *Mimeciton*“ besitze zehn Föhlerglieder, obgleich sie in der Originaldiagnose ausdrücklich als elfgliedrig bezeichnet ist.

---

Ameisen mit den Gästen erklärt; wenn sich Wasmann dagegen wendet, weil dann alle Gäste gleich aussehen müßten, in der Tat aber außer ameisenähnlichen auch ganz andere vorkämen, so beruht dieser Schluß auf der ganz unrichtigen Prämisse, es müßten gleiche Bedingungen auf jede Art gleich einwirken “ usw.

<sup>1)</sup> Zoolog. Anzeiger, Bd. LXVIII, 1926, 17—24.

Der Nichtkenner der Verhältnisse wird hierin vielleicht nur ein leicht mögliches, einfaches, entschuldbares Übersehen erblicken. Es sei doch nicht üblich, von jeder Art die Fühlerglieder nachzuzählen. Anders der Kenner. Dieser weiß, daß zehngliedrige Fühler bei Staphyliniden äußerst selten vorkommen, nur in sehr wenigen Gruppen, und daß sie dortselbst einen höheren Gruppencharakter (Tribus) begründen<sup>1)</sup>. Der Kenner wird daher in dem Augenblicke, da er von einer Staphylinidenart hinschreibt: „Fühler zehngliedrig“ etwas von einem inneren Ruck verspüren, etwa dem ähnlich, den ein Spaziergänger empfindet, wenn von ungefähr ein Pferd mit drei Beinen an ihm vorbeiläuft.

Daß Wasmann, der wohlbewanderte, kenntnisreiche Staphylinidensystematiker, diesen Ruck nicht verspürt haben sollte, als er den Fühler der Gattung *Mimeciton* ruhig „zehngliedrig“ nannte — das war das kaum Glaubliche für mich. Er mußte die hohe systematische Bedeutung der Zehngliedrigkeit kennen — warum sprach er nichts davon? Wieso konnte er die gleiche Gattung heute elfgliedrig, morgen zehngliedrig nennen, ohne ein Wort der Erklärung zu verlieren, auf das doch jeder Kenner warten mußte?

Hier lag das Rätsel, nicht in einem etwaigen Zählfehler oder im Unterlassen der Zählung, die beide leicht entschuldbar gewesen wären.

Unter dem Eindrucke dieses Rätsels habe ich meine Anfrage geschrieben<sup>2)</sup>.

Zur Stilisierung dieser Anfrage sei bemerkt, daß in ihr überall die Unverständlichkeit des Falles durchklingt, nicht aber der Gedanke, Wasmann könnte sich bewußt einer Fälschung schuldig gemacht haben.

Daß ich eine solche für vollkommen ausgeschlossen hielt, habe ich in der Anfrage selbst — und noch nachdrücklicher an anderer Stelle<sup>3)</sup> — betont. Und ich betone es hiermit neuer-

<sup>1)</sup> In der mächtigen Unterfamilie *Aleocharinae* ist es die winzige, auf eine artenarme Gattung aufgestellte Tribus *Oligotini*, die zehn Fühlerglieder besitzt; in der Subfamilie *Tachyporinae* die Tribus *Hypocypini*, gleichfalls nur relativ wenige Arten umfassend. Diese Ausnahmen sind dem Staphylinidenkenner bekannt und geläufig.

<sup>2)</sup> Man könnte einwenden, ein kurzer Brief an den Autor hätte die Gelegenheit einfacher und stiller aufgeklärt. Gewiß hätte ich auch diese Lösungsart gewählt, wenn Wasmann nicht vor mir den Weg der öffentlichen Polemik gewählt und mir hiedurch die Bahn vorgezeichnet hätte.

<sup>3)</sup> Biolog. Zentralbl., 46. Bd., 1926, 614. „Da der Gedanke an eine absichtliche Fälschung selbstverständlich vollkommen ausgeschlossen ist, bleibt nur die Möglichkeit . . . usw.“

lich. Ein Versuch, den Streitboden auf diese Seite der Frage zu verschieben, wäre müßig.

Wenn ich am Schluß meiner „Anfrage“ einige mir geltende Worte *Wasmanns* über die „Ehrfurcht vor der Wahrheit“ kommentierte, so ist dieser Kommentar nicht, wie *Wasmann* zu glauben scheint<sup>1)</sup>, eine „Siegesfanfare“ darüber, daß ich ihn auf einer „Fälschung“ ertappt zu haben vermeinte, sondern die einfache Darlegung meines Standpunkts. Zugleich auch wohl, wie ich gerne zugebe, eine leise Frage an die Zukunft, wie sich der unpersönliche Wahrheitssucher *Wasmann* verhalten werde, nachdem die Grundlagen der Ameisenmimese für jeden Unbefangenen klar und endgültig niedergebroschen sind.

Woran ich bezüglich des Fühlers von *Mimeciton* dachte, war keineswegs „Fälschung“, sondern lediglich die Möglichkeit irgend eines nicht ohneweiters aufklärbaren Irrtums, vielleicht einer Verwechslung, etwa durch eine Hilfskraft, vielleicht irgend einen Fehler im Präparat, vielleicht eine Anomalie am Tier, möglicherweise eine Verschmutzung der Glieder od. dgl. Alle diese Möglichkeiten haben schon Anlaß zu systematischen Fehlern gegeben. Und alle diese Möglichkeiten erschienen mir zumindest ebenso groß wie die Möglichkeit, daß der gewiegte Systematiker *Wasmann* von dem Fühler einer Staphylinidengattung das Wort „zehngliedrig“ hinschreiben und lesen könnte, ohne in Erregung zu geraten.

In meiner „Anfrage“ habe ich geschrieben:

„In voller Objektivität, ohne den Schatten eines Verdachtes, möchte ich hier einen Umstand erwähnen

„Das große Fühlerendglied in *Wasmanns* Bild stellt sich im Gegensatze zu den übrigen Fühlergliedern als ein fast einfarbiger schwarzer Fleck dar. Es drängt beinahe die Vermutung auf, dieses seltsame Fühlerglied könnte nachträglich in das photographische Bild eingezeichnet worden sein . . .“

Dieser Satz soll nichts sein als eine rein objektive Feststellung, eine sachgemäße Wiedergabe des tatsächlichen ersten Eindrucks, den das Fühlerglied damals auf mich gemacht hat. Ich hatte den elfgliedrigen Fühler von *Mimeciton pulex* vor mir mit seinem kurzen Endglied, dazu *Wasmanns* Bild des Fühlers von *Mimeciton zikáni* an dem die Stelle, wo bei *Mim. pulex* zwei Glieder standen, von einem schwarzen Klecks ausgefüllt wurde, der von der helleren Färbung der anderen Glieder deutlich abstach. Diesen Befund und sonst nichts wollte ich mit meinen Worten aus-

<sup>1)</sup> Zoolog. Anzeiger, Bd. LXVIII, 1926, 282 (Schlußpassus).

drücken. Der Leser mag das Bild Wasmanns<sup>1)</sup> daraufhin ansehen.

Gern gebe ich übrigens zu, daß der Anblick des fraglichen Tieres uns alle überrascht hat. Eine so große Ähnlichkeit zweier Arten bei Verschiedenheit der Fühlergliederzahl konnte in der Tat nicht erwartet werden. Allerdings wäre das Bild des Fühlerbaues sofort klar gewesen, wenn Wasmann eine fachmännisch gearbeitete Beschreibung der Art gegeben und erwähnt hätte, daß sich die beiden zusammengewachsenen Fühlerglieder 10 und 11 unter dem Mikroskop noch sehr deutlich durch starke Verschiedenheiten (z. B. in der Behaarung) unterscheiden, so daß man sie wissenschaftlich treffender wohl als „zwei verwachsene“ und nicht als ein einziges Fühlerglied zu charakterisieren hätte. Nach alledem ist es vorläufig Anschauungssache, ob man die Art *zikáni* als Vertreter einer besonderen Gattung oder als Untergattung von *Mimeciton* auffassen will. Über Gattungsrechte kann man geteilter Meinung sein und eingehende Untersuchungen abwarten; Untergattungsrechte wird kein Kenner bestreiten.

Man wird hieraus ersehen, daß es mir ferne liegt, einem objektiven Befund nicht voll und bereitwillig Rechnung zu tragen. Mir war es um sachliche Aufklärung des Rätsels zu tun. Das Ergebnis, welches immer es auch sei, berührt ja mein Ausgangsthema, die „Anpassungen“ der Ameisengäste an ihre Wirte, die „Ameisenmimese“ („Ameisenmimikry“ Wasmanns) in keiner Weise.

Außer allen anderen, in verschiedenen meiner Arbeiten ausführlich dargelegten Gründen schon deshalb nicht, weil Wasmann trotz des Gipfelpunktes der Fühleranpassung von *Mimeciton* (*Pseudomimeciton*) *zikáni* selbst sagt: „Weil ferner Skulptur (ziemlich kräftige Punktierung) und Behaarung (Bekleidung mit zahlreichen

<sup>1)</sup> In seinem Buche: Die Ameisenmimikry (Berlin 1925), Taf. II, Fig. 4 c; reproduziert (etwas minder auffällig) in: Zoolog. Anzeiger, Bd. LXVIII, 1926, p. 19, und: Biolog. Zentralbl., 46. Bd., 1926, p. 614.

Diesgelegentlich möchte ich erwähnen, daß die Bemühung dreier Herren um „Gutachten“ durch Wasmann eine ziemlich überflüssige Sache war. Mein Ersuchen, das Tier zur Ansicht an das Wiener Museum zu senden, verfolgte nur den Zweck, Wasmann einen neutralen Sendeort zu nennen, wo das Tier von mir, ev. im Beisein anderer Herren untersucht werden konnte. Glaubte Wasmann, ich hätte anderes feststellen können, als daß der Fühler zehngliedrig mit langem Endglied ist?

Begreiflicherweise sind Forscher, die mit anderen Arbeiten überlastet sind, kaum erbaut davon, mit solchen ihnen fern liegenden Dingen behelligt zu werden. Die Herren des Museums sind in keiner Weise an meinen Arbeiten auf mimischem Gebiete beteiligt gewesen.

gelben Einzelborsten) von jener der entsprechenden Arbeiterform des *Eciton*, die weit schwächer punktiert und behaart ist, ganz erheblich abweichen, kann man unmöglich annehmen, daß eine Wirtsameise, die den Käfer mit ihren Fühler-  
spitzen prüft, ihn mit ihres gleichen verwechselt“.

Was zu beweisen war.

---

### Über die Ernährung der Trichopterenlarven (*Neureclipsis bimaculata* L. und *Hydropsyche ornatula* McLach.).

Von A. N. Popowa, Saratow.

(Mit 6 Abbildungen).

(Aus der Biologischen Wolgastation, Saratow).

Die Larven der *Neureclipsis bimaculata* L. und *Hydropsyche ornatula* McLach. sind im ganzen Lauf der Wolga zu finden, sowohl im Strome selbst, als auch in den Flüssen und Bächen, die in denselben münden, wobei sie im mittleren und unteren Teile in großen Mengen vorkommen. Die Larven leben auf dem Grunde auf Wurzeln, Gehölz, Baumstämmen und Steinen; die Larven der *Hydropsyche* leben außerdem auch einfach im tonigen Boden in kleinen von ihnen selbst verfertigten Vertiefungen.

Die Larven dieser beiden Arten spielen eine große Rolle in der Ernährung unserer Fische, besonders der Sterlette, daher hat die Frage über die Ernährung der Larven selbst, neben dem wissenschaftlichen, auch ein praktisches Interesse.

Es gibt sehr wenig spezielle Literatur über die Ernährung der Trichopterenlarven (z. B. Siltala (9) „Über die Nahrung der Trichopteren“, 1907; Gätjen (4) „Nahrungsuntersuchungen bei Phryganidenlarven“, 1926). In vielen Arbeiten über die Trichopterenlarven (Alm (1), Lestage (5), Petersen (6), Ulmer (10), Wesenberg-Lund (11) wird der Nahrung der Trichopteren sehr wenig Platz eingeräumt. Daher hoffe ich, daß meine Angaben über die Ernährung der Larven von *N. bimaculata* und *Hydropsyche ornatula*, die bei uns an der Wolga Hauptvertreter der Trichopteren sind, nicht überflüssig sein werden.

In dieser Arbeit, so wie auch in den vorhergegangenen (7 und 8) berühre ich nur die qualitative Zusammensetzung des Nahrungsbestandes.

Ich habe 176 Larven verschiedenen Alters seziert (68 *N. bimaculata* und 108 *H. ornatula*) und außerdem die lebenden Larven im Aquarium beobachtet.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Insektenbiologie](#)

Jahr/Year: 1927

Band/Volume: [22](#)

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

Artikel/Article: [Über Fühleranpassungen bei myrmekophilen Käfern 124-147](#)