

ihrer Eigenschaft als Schwungapparate die hauptsächlich durch die kräftig entwickelten Hinterbeine (Sprungbeine) ausgeführte Locomotion. Außer der Überprüfung der Regenerationsfähigkeit der Flügel dieser Tiere im Imaginalzustande, wäre es auch von Interesse, zu ermitteln, ob und welcher Art funktionelle Korrelationen hier zwischen den Flügeln und den Hinterbeinen bestehen. Durch zweckmäßige Kombination der Versuche (einseitige und beiderseitige Exstirpation der Flügel in Larvenstadien und bei der Imago, gleichzeitige Exstirpation eines, bzw. beider Flügel und Amputation eines oder beider Sprungbeine, wie auch bloße Amputationen der letzteren) könnte wohl diese Frage einer Lösung zugeführt werden. Für diese Möglichkeit scheinen mir die Angaben Megušars (1907) zu sprechen, denen zufolge die Regeneration eines exstirpierten larvalen Beines bei einem Mehlkäfer (*Tenebrio molitor*) von einer kompensatorischen Reduktion des Flügels derselben Seite begleitet war.

Literaturverzeichnis.

- Claus-Grobben, Lehrbuch der Zoologie. 7. Aufl. 1905. Marburg i. H. S. 516.
 Janda, V., O regeneračnick dějich u členovcu (böhmisch: Über Regenerationserscheinungen bei Arthropoden. II. Teil. Odonata). Sitzungsber. der kön. böhm. Ges. d. Wiss. 1910.
 Kammerer, P., Regeneration des Dipterenflügels beim Imago. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. XXV. 1907.
 Megušar, F., Die Regeneration der Coleopteren. Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. XXV. 1907.
 Meisenheimer, J., Über Flügelregeneration bei Schmetterlingen. Zool. Anzeiger Bd. XXXIII. 1908.
 Werber, I., Regeneration der exstirpierten Flügel beim Mehlkäfer (*Tenebrio molitor*). Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. XXV. 1907.

2. Gibt es erbliche Instinktmodifikationen im Verhalten der Ameisen gegenüber ihren Gästen?

(183. Beitrag zur Kenntnis der Myrmekophilen.)

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

eingeg. 13. Oktober 1910.

Schimmer hat die obige Frage in Nr. 4/5 Bd. XXXVI des Zool. Anz. mit spezieller Berücksichtigung der »Duldungsinstinkte« behandelt und verneinend beantwortet; ich dagegen hatte sie in der Arbeit »Über das Wesen und den Ursprung der Symphilie« (Nr. 173, Biol. Centralbl. 1910, Nr. 3—5), gegen welche Schimmer sich wendet, bejaht. Die Verschiedenheit unsrer Stellung zu jener Frage erklärt sich wohl größtenteils daraus, daß Schimmer bei Beantwortung derselben von seinen Wahrnehmungen an *Myrmecophila* ausgeht und deren Ergebnisse dann auch auf *Dinarda* usw. überträgt, während meine

Anschauungen das Resultat von vielen tausenden Beobachtungen und Versuchen sind, die ich während mehr als 25 Jahren an den verschiedensten Symphilen und Synöken der einheimischen Fauna angestellt habe¹. Ich kann hier nur einige wenige Momente anführen, die zur Klärung jener Kontroverse vielleicht etwas beitragen werden.

I.

Wir haben nach meiner Auffassung in den Anpassungsverhältnissen der Myrmekophilen (und Termitophilen) einen doppelten Gesichtspunkt zu unterscheiden: 1) Die morphologische und instinktive Anpassung des Gastes an den Wirt. 2) Ein Korrelat derselben auf seiten des Wirtes, welches in bestimmten Instinktmifikationen (erbliche Neigung zur Pflege [und Zucht] oder zur Duldung bestimmter Gastarten) sich äußert. Das erstere Moment ist zweifellos weitaus hervorragender. Es findet seinen Ausdruck in den morphologischen und instinktiven Anpassungscharakteren der Ameisengäste (und Termitengäste), welche ich namentlich seit 1890 (Nr. 11) in zahlreichen Arbeiten behandelt habe, sowohl für die einheimischen wie für die ausländischen Arten. Auch die Bedeutung dieser Anpassungscharaktere für die Descendenzlehre ist von mir besonders seit 1901 (Nr. 118) in einer Reihe von Arbeiten hervorgehoben worden. Wenn daher Schimmer (S. 85) meint, für mich scheine die Anpassung des Gastes an den Wirt das »Unwichtigere« zu sein, so dürfte er schwerlich auf Zustimmung zählen dürfen, da gerade das Gegenteil hiervon zutrifft. Auch nach meiner Ansicht liegt der »Schwerpunkt« jener Anpassungsverhältnisse auf seiten der Gäste und nicht auf seiten der Wirte!

Allerdings habe ich darauf aufmerksam gemacht, daß den Anpassungen der Gäste vielfach auch ein »psychisches Korrelat« auf seiten der Wirte entspricht, nämlich eine erbliche, instinktive Neigung² zur Pflege bzw. zur Duldung bestimmter Gäste. Am auffallend-

¹ Ein Verzeichnis der diesbezüglichen Arbeiten siehe im Anhang der 2. Aufl. meines Buches »Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen« (Stuttgart 1909). In der oben zitierten Arbeit Nr. 173 (S. 97 u. 98, Anm.) ist eine Fortsetzung der Liste gegeben bis Frühjahr 1910. Zahlreiche Beobachtungsnotizen liegen ferner noch unveröffentlicht in meinen stenographischen Tagebüchern.

² Schimmer sagt (S. 92): »Der Irrtum Wasmanns scheint mir vor allem darin zu liegen, daß er diese scheinbar objektiv auf die Gäste gerichteten Instinkthandlungen aus einer subjektiv vorhandenen Instinktanlage abzuleiten sucht«; er beruft sich dabei auch auf Wheeler Ants. p. 411. — Aus einer Instinktanlage gehen jene Instinkthandlungen der Ameisen jedenfalls hervor, es fragt sich nur, ob bloß aus einer allgemeinen, allen Ameisen gemeinsamen, oder auch aus speziellen, im Laufe der betreffenden Anpassungsprozesse erworbenen, modifizierten Anlagen. Letztere Erklärung scheint mir die den Tatsachen entsprechendere zu sein.

sten zeigt sich dieses Moment bei der Behandlung mancher Symphilen durch die Ameisen, indem z. B. *Formica fusca* nur den erblichen Instinkt zur Pflege und Aufzucht des *Atemeles marginatus* besitzt, ihre Rasse *F. rufibarbis* nur den erblichen Instinkt zur Pflege und Aufzucht des *Atemeles paradoxus* (s. Nr. 173, S. 134)³. Dasselbe gilt auch für die übrigen *Formica* bezüglich der ihnen angepaßten *Atemeles*-Arten oder -Rassen⁴. Da ich die Existenz solcher spezialisierter Symphilie-Instinkte bereits 1910 (Nr. 173) eingehend nachgewiesen habe, brauche ich hier keine weiteren Beispiele zu erwähnen.

Viel weniger hervorragend sind die auf seiten der Wirte liegenden Instinktmodifikationen bei der Duldung der Synöken, z. B. *Dinarda*, auf welche ich unten (II) zurückkommen werde. Je fertiger und je einseitiger determiniert die Anpassung eines Gastes an seinen Wirt ist, desto deutlicher zeigt sich auch auf seiten des Wirtes eine erbliche Instinktmodifikation in der Behandlungsweise jenes Gastes. Je unfertiger und undeterminierter dagegen die Anpassung eines Gastes an seine Wirte ist, desto weniger ist auch selbstverständlich etwas von einer speziellen Instinktmodifikation auf seiten der Wirte zu entdecken. Letzteres gilt aber ganz besonders für *Myrmecophila acervorum*, über welche Schimmer seine vortrefflichen Beobachtungen angestellt hat. Die »Poikilophilie« dieser Grille, welche auf verschiedenen Punkten ihres Verbreitungsgebietes in Süd- und Mitteleuropa verschieden »normale« Wirtsameisen hat, deutet auf ein noch unfertiges, im Entstehen begriffenes Anpassungsverhältnis hin, wie ich 1910 (Nr. 173, S. 138) hervorhob, und wie jetzt auch Schimmer (S. 86 u. 87) anzunehmen geneigt ist. Zwischen den »normalen« und den »internationalen« Beziehungen dieser Grille, d. h. zwischen ihrer »Behandlungsweise durch ihre eignen und durch fremde Wirte, scheint nach Schimmers Beobachtungen in der Tat kein nennenswerter Unterschied vorzuliegen, und ich gebe deshalb jetzt zu, daß wir für die Duldung von *Myrmecophila acervorum* wahrscheinlich keine besondere Instinktmodifikation auf seiten ihrer Wirte — Schimmers »Grilleninstinkt« — anzunehmen haben. Daraus folgt jedoch selbstverständlich noch gar nichts gegen die Annahme spezieller Instinktmodifikationen bei den Wirten anderer

³ Zu Nr. 173, S. 101 oben sind noch folgende Beobachtungen von 1910 aus freier Natur nachzutragen: Am 6. April wurde von einer *F. rufibarbis* ein *At. paradoxus* im Maule in ihr Nest getragen (Luxemburg), am 18. Mai von einer *F. fusca* ein *At. emarginatus* (Lippspringe). Dies bestätigt, daß die *Formica*-Wirte ihre respektiven *Atemeles*-Arten auch aufsuchen und spontan in ihre Nester bringen, wenn die *Atemeles* im Frühjahr die *Myrmica* Nester verlassen.

⁴ Vgl. hierüber auch: Die Anpassungscharaktere der *Atemeles*, mit einer Übersicht über die mitteleuropäischen Verwandten des *At. paradoxus* (Nr. 179, im Druck befindlich in den Verh. d. I. Internat. Entomologenkongresses, Brüssel, 1910).

Ameisengäste, deren Anpassungsverhältnis ein fertigeres und einseitiger determiniertes ist.

II.

Ich wende mich nun zu *Dinarda*. Hier sind folgende Punkte zu berücksichtigen.

1) Daß die verschiedenen zweifarbigen *Dinarda*-Formen unsrer mitteleuropäischen Fauna auf bestimmte *Formica*-Wirte angewiesen sind und von ihrem betreffenden *Formica*-Wirt⁵ unter normalen Verhältnissen indifferent geduldet werden, ist eine Tatsache, welche ich für *D. dentata*, *mürkeli*, *hagensi* und *pygmaea* durch zahlreiche Beobachtungen seit 1886 nachgewiesen habe. *D. mürkeli* (bei *F. rufa*) wird noch seltener vorübergehend »angefahren« als *D. dentata* bei *sanguinea*. Dieses »Anfahren«, wobei die Ameise ihre geöffneten Kiefer in Berührung mit der Hinterleibsspitze der *Dinarda* bringt, trägt übrigens unter normalen Verhältnissen keinen feindlichen, sondern einen gleichsam spielenden Charakter⁶.

2) Diese indifferente Duldung der *Dinarda* bei ihren normalen Wirten beruht, genetisch betrachtet, auf der habituellen Unerwischbarkeit dieser Käfer, welche aus dem Trutztypus ihrer Körperform und der Eigentümlichkeit ihrer Bewegungsweise resultiert. Unterstützt wird dieselbe durch die Ähnlichkeit der Färbung zwischen Gast und Wirt (vgl. schon Nr. 11, 1890, S. 74) und wahrscheinlich auch durch eine Geruchsabgabe aus der aufgekrümmten Hinterleibsspitze des Käfers, welche auf die Ameise einen beruhigenden Eindruck macht⁷. Auf diese Momente habe ich schon seit 1886 (Nr. 1) und 1889 (Nr. 9) aufmerksam gemacht. Vgl. hierzu Schimmer 1910 S. 95.

3) Ich habe ferner (seit 1889) gezeigt, daß jede unsrer *Dinarda*-»Arten« (bzw. Rassen) ihrer bestimmten Wirtsameise einseitig angepaßt ist, und daß die morphologische Verschiedenheit unsrer *Dinarda*-Formen biologisch bedingt wird durch die verschiedene Körpergröße, den verschiedenen Nestbau (und z. T. auch durch die verschiedene Färbung) ihrer normalen Wirte. Mit andern Worten: unsre *Dinarda*-Formen sind Anpassungsformen ein und desselben generischen Trutztypus an verschiedene *Formica*-Wirte.

⁵ In den gemischten Kolonien von *F. sanguinea* wird *D. dentata* auch von den Sklaven (*fusca*, bzw. *rufibarbis*) indifferent geduldet. Vgl. hierüber Nr. 162 f., S. 292 u. 164, S. 148.

⁶ Grim (1845), der diesen Vorgang zuerst beobachtete, deutete ihn sogar als eine Beleckung des Käfers durch die Ameise, was allerdings ein Irrtum war.

⁷ Von einer Geruchssalve, welche auf die Ameise einen betäubenden Einfluß ausüben soll, wie Schimmer (S. 95) annimmt, kann bei *Dinarda* keine Rede sein, wohl aber bei den zu den Synechthren gehörigen *Myrmedonia*. Die Reaktion der Ameise ist in letzterem Falle eine ganz andre. Vgl. hierüber schon Nr. 1 (1886).

⁸ Vgl. hierüber Nr. 118, 1901. S. 694 ff.; ferner Nr. 143, 154, 157, 164.

4) Eine Folge dieser Anpassung ist, daß die betreffende *Formica*-Art oder Rasse gegenüber den Sinneseindrücken, die sie von ihrer normalen *Dinarda*-Form erhält, für gewöhnlich sich indifferent verhält; es liegt also eine erbliche Gewöhnung der Ameisen an die von ihrer normalen *Dinarda*-Form ausgehenden Sinneseindrücke vor, obwohl die Anwesenheit dieser Käfer in den Nestern der Ameisen von letzteren bemerkt wird. Das ist eine feststehende Beobachtungstatsache. Diese Beobachtungstatsache ist es, welche ich als »instinktive Duldung der *Dinarda*-Formen durch ihre normalen Wirte« bezeichnete, und welche von Schimmer als die »Wasmannsche Hypothese des Duldungsinstinktes« von *Dinarda* bekämpft wird.

5) Versetzt man eine *Dinarda*-Form zu einer fremden Wirtsart⁹, so kann je nach der Ameisenart und je nach den verschiedenen Versuchsbedingungen (Nesteinrichtungen usw.) der Erfolg ein verschiedener sein. Entweder: a. Die neue *Dinarda*-Form wird von den fremden Ameisen indifferent geduldet; oder b. sie wird anfangs vorübergehend verfolgt und dann geduldet; oder c. sie wird anfangs geduldet und später verfolgt und ausgerottet; oder d. sie wird von Anfang an feindlich verfolgt und getötet.

Der Fall a. tritt namentlich dann ein, wenn eine oder wenige *Dinarda* von ihrem *Formica*-Wirt zu einer nahe verwandten Wirtsart vorsichtig übertragen werden. Dann bewirkt die Ähnlichkeit der von jener *Dinarda* ausgehenden Sinneseindrücke mit denjenigen der eignen *Dinarda*-Form, daß die Ameisen sich auch gegen die fremde *Dinarda*-Form verhalten wie gegen die eigne. In diese Kategorie gehört das von Schimmer S. 93 erwähnte Experiment einer gelungenen Versetzung einer *D. dentata* an *F. rufibarbis* var. *fusco-rufibarbis*. (Auch in freier Natur kommt *D. dentata* bei *F. rufibarbis* und *F. rufa* ausnahmsweise vereinzelt vor.) In seltenen Fällen gelangt die aufgenommene *Dinarda*-Form sogar zur Fortpflanzung bei der fremden *Formica* (*D. pygmaea* bei *F. sanguinea-rufibarbis*, Nr. 168, S. 67. Anm. 1 und *D. dentata* bei *F. rufa-fusca*, Nr. 162, S. 292). Letztere Beobachtung gehört bereits zu dem mit a. nahe verwandten Falle b., da die betreffenden 3 *D. dentata* anfangs von den *fusca* heftig verfolgt worden waren. Sie zeigt, wie auf Grund der Unerwischbarkeit des Gastes aus der anfänglichen Verfolgung eine indifferente Duldung allmählich hervorgehen kann, bietet also gleichsam eine Rekapitulation des phylogenetischen Anpassungs-

⁹ Von den »internationalen Bezeichnungen« der *Dinarda* kommen hier nur jene zu fremden Wirtsarten oder -Rassen in Betracht. Schon 1890 (Nr. 20, S. 340) hatte ich für *D. dentata* mit 18 und für *märkeli* mit 13 Ameisenarten experimentiert. Seither kommen noch zahlreiche Versuche mit diesen beiden *Dinarda* sowie mit *lagensi* und *pygmaea* hinzu.

prozesses der *Dinarda*-Formen an ihre normalen Wirtsarten. Der Fall c. zeigt, wie die Ameisen auf die Verschiedenheit der fremden *Dinarda*-Form von der eignen allmählich aufmerksam werden können, wozu namentlich ihre Gesichtswahrnehmung beiträgt (vgl. Nr. 164, S. 42). — Alle diese Fälle a. — d. beweisen offenbar nichts dagegen, daß die *Dinarda* bei ihren normalen Wirten »instinktiv geduldet werden«.

6) In künstlichen Beobachtungsnestern kann es auch vorkommen, daß die Ameisen ihre eigne, normale *Dinarda*-Form nicht mehr ruhig dulden, sondern heftig verfolgen und schließlich ausrotten. Die Veranlassung hierzu kann wiederum eine verschiedene sein. Entweder a., daß man eine fremde *Dinarda*-Rasse hinzugesetzt hatte, welche die feindliche Aufmerksamkeit der Ameisen erregte und von ihnen, weil schlechter angepaßt, erhascht und aufgefressen worden war. Diese Erfahrung kann dazu führen, daß die Ameisen ihre Jagdlust auch auf die eigne *Dinarda*-Form übertragen bis zur Vernichtung aller Exemplare im Neste (vgl. Nr. 164, S. 100 u. 104). Oder b., daß man die eigne *Dinarda*-Form aus fremden Nestern derselben Art in größerer Zahl gleichzeitig oder fast gleichzeitig in das Beobachtungsnest bringt. Dann erregt die plötzliche Ankunft der Käfer leicht die feindliche Aufmerksamkeit der Ameisen, und sie machen Jagd auf dieselben, manchmal bis zur Ausrottung, manchmal nur bis zum Überleben einer geringen Zahl, die dann wieder in normaler Weise geduldet wird. Oder c., daß man die hineingesetzten *Dinarda* selbst vorher unfähig macht, in normaler Weise auf die Sinne der Ameisen zu wirken. Hierher gehören die von Schimmer S. 93 u. 94 angestellten Versuche mit einer gequetschten und einer (bzw. zwei) am Hinterleib mit Stearin betupften *Dinarda*, wobei überdies auch ein den Käfern anhaftender fremdartiger Geruch den Erfolg dieser Experimente beeinflußt haben kann. Jedenfalls beweisen auch diese unter a., b., c. erwähnten Fälle nichts gegen die instinktive Duldung der *Dinarda* bei ihren normalen Wirten unter normalen Verhältnissen. Im Gegenteil, sie bestätigen dieselbe vielmehr, weil sie zeigen, unter welchen künstlichen Versuchsbedingungen die Ameisen anders als gewöhnlich gegenüber ihren *Dinarda* sich verhalten.

Schimmer (S. 95) meint allerdings: »Wenn es Wasmann in einer Kolonie, die 1896 gelernt hatte, ihre eignen *Dinarda* zu fangen und zu töten, bis 1901 nicht gelang, *Dinarda* wieder Aufnahme zu verschaffen, so scheint mir das eben ein Beweis dafür zu sein, daß eben jener Instinkt, den er hier für 5 Jahre durch die vis major der sinnlichen Erfahrung ausgeschaltet glaubte, gar nicht vorhanden war.« Schimmer hat jedoch übersehen, daß in dem betreffenden Zitat (Nr. 118, S. 695) »dauernde Aufnahme« stand, und daß dieses Adjektiv daselbst durch

Sperrdruck hervorgehoben war. Einzelne Exemplare von *D. dentata* wurden nämlich später noch in normaler Weise aufgenommen und eine Zeitlang geduldet, bis in einem jener Individuen, welche von früher her an die *Dinarda*-Jagd gewöhnt waren¹⁰, plötzlich wieder der Verfolgungstrieb erwachte. Von einer gänzlichen Ausschaltung der instinktiven Duldung von *Dinarda* kann also auch hier keine Rede sein, sondern nur von einer anormalen Steigerung der Beutelust bei einem Teile der Individuen jener Kolonie infolge der gemachten Erfahrungen. Es handelte sich also um eine künstlich herbeigeführte Gleichgewichtsänderung zwischen den Betätigungen verschiedener instinktiver Neigungen. Man könnte das anormale Benehmen der *Dinarda*-Jägerinnen in jener Kolonie gleichsam als einen Atavismus bezeichnen, als einen Rückfall in die ursprüngliche Behandlungsweise jener Käfer als fremder Eindringlinge, welche von der gegenwärtigen Behandlungsweise derselben als indifferent geduldeter Gäste weit verschieden ist.

Das Schlußergebnis lautet somit: Die Unerwischbarkeit der *Dinarda* ist zwar der tiefste genetische Grund für ihre normale Duldung. Letztere beruht aber zunächst und unmittelbar darauf, daß die Ameisen an die von ihrer normalen *Dinarda*-Form ausgehenden Sinnesindrücke habituell gewöhnt sind. Da aber diese habituelle Gewöhnung heute nicht erst von der einzelnen Ameise erworben wird, sondern als erbliche Disposition bereits vorhanden ist, deshalb sprechen wir mit vollem Recht von einer erblichen instinktiven Duldung der *Dinarda* bei ihren normalen Wirten.

III.

Man muß bei Beurteilung der Anpassungsverhältnisse zwischen den Ameisen und ihren Gästen zweierlei unterscheiden: 1) Das gegenwärtige Stadium der (relativ) vollendeten Anpassung, welches einen biologischen Gleichgewichtszustand darstellt. 2) Das vorhergehende Stadium der allmählichen Entstehung dieser Anpassung. Dieser doppelte Gesichtspunkt ist sowohl bei den Anpassungscharakteren der Gäste zu berücksichtigen als auch bei dem reziproken instinktiven Verhalten ihrer Wirte. Während die Beobachtungen über die Beziehungen der Ameisengäste zu ihren normalen Wirten über den ersten dieser beiden Punkte uns Aufschluß geben, sind die Versuche über die internationalen Beziehungen der Ameisengäste und andre künstlich angeordnete Experimente be-

¹⁰ Vgl. hierüber auch Nr. 59, 2. Aufl., 1900, S. 41 u. 42, wo ausdrücklich bemerkt wurde, daß nur ein Teil der Individuen jener Kolonie *Dinarda*-Jägerinnen waren.

sonders geeignet, über den zweiten Punkt einiges Licht zu verbreiten, indem sie uns über die Bedingungen für das Zustandekommen fertiger Anpassungsverhältnisse unterrichten. Beide Gesichtspunkte müssen sich gegenseitig ergänzen, dürfen aber nicht miteinander verwechselt werden.

So zeigt uns z. B. das Studium der normalen Beziehungen der *Atemeles*-Arten und -Rassen zu ihren Wirten die gesetzmäßige Doppelwirtigkeit dieser Käfer (*Myrmica* als gemeinschaftliche Winterwirte, *Formica* als spezielle Sommerwirte) und belehrt uns zugleich auch über die gesetzmäßige Verteilung der *Atemeles*-Arten und -Rassen auf bestimmte *Formica*-Arten und -Rassen, eine Verteilung, die so streng begrenzt ist, daß jede *Formica*-Art oder -Rasse nur eine bestimmte *Atemeles*-Art oder -Rasse erzieht. Hieraus schließen wir mit Recht, daß gegenwärtig jeder dieser *Formica*-Wirte die erbliche instinktive Neigung zur Erziehung seiner eignen *Atemeles*-Form — und keiner andern — besitzt. Wie wir uns aber diese Anpassungsverhältnisse entstanden denken können, darüber geben uns die internationalen Beziehungen der *Atemeles* einigen Aufschluß. Sie zeigen uns namentlich die hohe Initiative dieser Käfer gegenüber den Ameisen, welche eine Folge ihrer Doppelwirtigkeit und des dadurch bedingten regelmäßigen Nestwechsels ist. Diese Initiative ist so groß, daß sie sogar bei ganz fremden Ameisen, bei denen sie in freier Natur niemals vorkommen, sich zeitweilige Aufnahme und Pflege zu verschaffen vermögen, z. B. *Atemeles emarginatus* und *paradoxus* bei *Myrmica rubida* (vgl. Nr. 24, S. 659). Wer jedoch hieraus schließen wollte, daß es gegenwärtig auf seiten der Ameisen keine bestimmt begrenzten, erblich determinierten »Symphilie-Instinkte« gebe, würde mit den obenerwähnten Tatsachen der normalen Beziehungen der verschiedenen *Atemeles*-Formen zu ihren *Formica*-Wirten in Widerspruch geraten.

Bei *Dinarda* zeigen uns die Beziehungen derselben zu ihren normalen Wirten die gegenwärtige indifferente Duldung dieser Käfer durch jene *Formica*-Arten oder -Rassen, denen sie relativ fertig angepaßt sind¹¹. Die Versuche über die internationalen Beziehungen der *Dinarda* geben uns über die Entstehung jener Anpassungen einiges Licht. Sie zeigen uns, daß die indifferente Duldung der *Dinarda*-Formen bei ihren normalen Wirten das Endprodukt ihrer Unerwischbarkeit ist, und daß diese Unerwischbarkeit nicht nur von der generischen Trutzgestalt des Käfers und von seiner Bewegungsweise abhängt,

¹¹ Ich mache nochmals darauf aufmerksam, daß der Anpassungsprozeß der *Dinarda*-Formen an ihre *Formica*-Wirte noch nicht auf allen Punkten des Verbreitungsgebietes der letzteren gleich weit fortgeschritten ist. An *Dinarda pygmaea* und *hagensi* habe ich dies näher gezeigt (Nr. 118, 154, 157).

sondern auch von dem Verhältnis seiner Körpergröße zur Körpergröße und dem Nestbau seines Wirtes. Hieraus erklärt sich, weshalb bei der größeren *Formica*-Art und bei jener, welche größere Haufen baut, die zahlreiche Schlupfwinkel enthalten, auch die größere *Dinarda*-Form vorkommt, usw.

Ein andres Beispiel bieten die Beziehungen der weißen Assel *Platylarthrus hoffmannseggii* zu ihren Wirten. Dieselbe kommt bei allen einheimischen Ameisenarten mehr oder minder zahlreich vor und ist deshalb panmyrmekophil, ohne Unterschied der Wirtsart. Ihre normalen Beziehungen zu den Ameisen sind äußerst gleichförmige; sie wird überall so vollkommen indifferent geduldet, als ob sie gar nicht bemerkt würde. Lubbock sagte deshalb mit Recht von ihr: »Man sollte fast meinen, sie trüge eine Tarnkappe.« Auch bei Versetzung von einer Ameisenart zu einer andern wird sie meist vollkommen ignoriert; kaum eine flüchtige Berührung mit den Fühlern deutet gelegentlich an, daß sie von den Ameisen bemerkt wird. Aber in zwei Fällen, wo ich eine größere Zahl dieser Asseln gleichzeitig in ein Beobachtungsnest einwandern ließ — einmal bei *Myrmica laevinodis*, einmal bei *Formica rufa-fusca* — verlief der Versuch ganz anders. Das plötzliche Erscheinen einer großen Zahl dieser Gäste erregte die feindliche Aufmerksamkeit der Ameisen; sie begannen eine heftige Verfolgung und zerrissen in wenigen Tagen den größten Teil derselben, obwohl die Asseln durch Abgabe von Spinnstoff aus der Hinterleibsspitze sich zu schützen suchten. Nur wenige blieben übrig, diese wurden aber dann wiederum in alter Weise vollkommen indifferent geduldet. Im letzteren Falle (bei *rufa-fusca*) pflanzten sie sich auch im Neste fort und wurden trotz ihrer vermehrten Zahl konstant geduldet (Nr. 162, S. 294—295). Aus diesen beiden Versuchen scheint mir klar hervorzugehen, daß *Platylarthrus hoffmannseggii* auch für gewöhnlich von den Ameisen zwar bemerkt, aber trotzdem geduldet wird, weil der Eindruck, den diese Assel auf die Sinne der Ameisen macht, ein völlig indifferent ist, wenigstens unter normalen Verhältnissen. Jene Indifferenz beruht aber nicht bloß auf den Eigenschaften des Gastes (Gestalt, Geruch, Bewegungsweise, vielleicht auch die weiße Färbung), sondern grobenteils auch darauf, daß die Ameisen an diesen Gast erblich gewöhnt sind, weil er einer der häufigsten Mitbewohner fast aller unsrer Ameisennester ist.

IV.

Bezüglich der theoretischen Erwägungen, welche Schimmer (S. 87 ff.) gegen die Entstehungsmöglichkeit erblicher Instinktmifikationen im Verhalten der Ameisen gegenüber ihren Gästen anführt, werde ich mich hier kurz fassen. Wenn sich solche Instinkt-

modifikationen tatsächlich nachweisen lassen, wie ich es bezüglich der Symphylie-Instinkte (Nr. 173) und bezüglich der instinktiven Duldung von *Dinarda* (oben unter II) gezeigt habe, so ist es nebensächlich, ob wir zurzeit eine theoretische Erklärung für ihre Entstehung auf Grund der Vererbung erworbener Eigenschaften finden oder nicht.

Schimmer exemplifiziert seine Beweisführung auch hier mit *Myrmecophila acervorum*, für deren Behandlungsweise durch die Ameisen, wie oben schon bemerkt wurde, wahrscheinlich keine erbliche Instinktmodifikation anzunehmen ist, da es sich hier um ein noch unfertiges Anpassungsverhältnis handelt. Dieses Beispiel scheidet daher für unsre Beweisführung aus. Wir müssen vielmehr unser Augenmerk richten auf jene Anpassungsverhältnisse, sowohl synöke als symphylie, bei denen auf seiten der Wirte erbliche Instinktmodifikationen nachweisbar sind.

Daß eine Entstehung erblicher Instinktmodifikationen bei den Ameisen auf Grund der Vererbung erworbener Eigenschaften möglich ist, hatte ich in einer früheren Arbeit (Nr. 173) bereits betont, und Schimmer (S. 88—89) nimmt ebenfalls jetzt (mit Wheeler) an, daß eine Differenzierung der Instinkte bei den Ameisen auch auf Grund des Keimplasmas der Arbeiterinnen erfolgt sein könne. Aber er bestreitet, daß die »energetischen Einflüsse«, die von den Gästen ausgehen, in den Wirtsameisen »erbliche Engramme« zu hinterlassen geeignet seien. Seine Gründe hierfür sind folgende: 1) Die von den Gästen geschaffenen »energetischen Situationen« enthalten für die Ameisen »keine wesentlich neuen Faktoren«; also konnten auch keine neuen Instinkte auf seiten der Ameisen durch sie veranlaßt werden. 2) Die Naturzüchtung konnte nicht mitwirken zur Entstehung solcher Instinkte; also sei dieselbe nicht möglich gewesen. — Beide Gründe sollen hier kurz geprüft werden.

1) Daß das Verhalten der Ameisen gegen ihre Gäste, sei es nun echte Gäste oder indifferent geduldete, an bereits vorhandene Instinkte bei den Ameisen anknüpfen muß, ist selbstverständlich. Es kann sich also nur um erbliche Modifikationen bereits gegebener Grundinstinkte handeln, nicht um absolut neue Instinkte. (Dasselbe gilt übrigens auch für die Entstehung des Sklavereinstinktes, der spezifischen Nestbauinstinkte und anderer sekundärer Instinkte bei den Ameisen.)

1a) Bezüglich der Symphylie-Instinkte wurde der Zusammenhang derselben mit den Grundinstinkten der Ameisen, welche deren psychologische Basis bilden, bereits in früheren Arbeiten ausgeführt (vgl. namentlich Nr. 173). Wir haben hier Modifikationen des allgemeinen Geselligkeits- und Brutpflegeetriebes der Ameisen vor uns, welche durch die Naschhaftigkeit der Ameisen (Exsudatverlangen) aus-

gelöst werden. Weil jene Gäste durch ihre Exsudate den Wirten einen Genuß bieten, deshalb werden sie gastlich behandelt (beleckt, gefüttert, umhergetragen), und bei manchen Arten wird auch die Brutpflege der Ameisen auf die Gäste ausgedehnt (*Lomechusini*). Die Symphilie-Instinkte sind also nur insofern »etwas Neues«, als sie eine Ausdehnung bereits vorhandener Instinkte auf neue Objekte bedeuten. Indem aber diese Instinktmodifikationen ein erbliches Gemeingut bestimmter Ameisenarten oder -Rassen geworden sind, können wir mit Recht von »erblichen Symphilie-Instinkten« reden. Dagegen, daß die von den Gästen ausgehenden Reize hinreichend waren, um in den Ameisen¹² »erbliche Engramme« zu hinterlassen, lassen sich nur solche Gründe anführen, welche gegen die Erblichkeit erworbener Eigenschaften überhaupt sprechen.

1b) Bei den »Duldungsinstinkten« der Ameisen gegenüber *Dinarda* usw. sind die Anknüpfungspunkte zur Bildung derselben verschieden von den vorigen. Hier handelt es sich weniger um eine positive Ausdehnung bereits vorhandener Instinkte auf neue Objekte als vielmehr um den Ausfall ehemaliger feindlicher Reaktionen gegenüber bestimmten Objekten. Je andauernder die Ameisen durch ihre sinnliche Erfahrung die Unerwischbarkeit der ihnen speziell angepaßten *Dinarda*-Formen kennen lernten, desto gleichgültiger wurden sie gegen die Sinnesindrücke, die von ihrer normalen *Dinarda*-Form ausgingen, bis auf dieser Basis eine »erbliche Gewöhnung« der betreffenden *Formica*-Arten an ihre *Dinarda* sich ausbildete. Eine solche Entstehungsweise von »Duldungsinstinkten synöker Myrmekophilen« halte ich wohl für möglich, und auf ihrer Grundlage konnten sogar noch innigere Beziehungen zwischen den Ameisen und ihren Gästen sich entwickeln, indem letztere durch Ausbildung von symphilen Exsudatorganen allmählich einen immer angenehmeren Eindruck auf die Ameisen machten und aus indifferent geduldeten zu echten Gästen wurden (*Hetaeriini*). Wie auf dem Wege des Trutztypus, so konnte auch auf dem Wege des Mimikrytypus aus der indifferenten Duldung ein echtes Gastverhältnis hervorgehen (Nr. 130). Daß bei allen diesen Entwicklungsprozessen der Schwerpunkt in der Anpassung des Gastes an den Wirt liegt, braucht hier wohl nicht nochmals hervorgehoben zu werden.

2) Wenden wir uns nun zur Rolle der Naturzüchtung bei diesen hypothetischen Entwicklungsvorgängen. Daß dieselbe bei der Anpassung des Gastes an den Wirt eine mehr oder minder wichtige Rolle spielt, ist von mir schon wiederholt ausgeführt worden (vgl. besonders

¹² Da außer den Arbeiterinnen auch die jungen Weibchen (manchmal selbst die Königinnen) an der Gastpflege, wenngleich in geringerem Grade, sich beteiligen, werden übrigens nicht bloß die Arbeiterinnen von jenen Reizen betroffen.

Nr. 118, 157, 173). Wir haben daher hier nur ihre Bedeutung für die reziproken Instinktmodifikationen der Wirte nochmals zu untersuchen.

2a) Daß es für Ameisenkolonien von Nutzen sein konnte, Synöken wie *Dinarda* indifferent zu dulden, ist ziemlich wahrscheinlich, da diese Käfer, wie ich schon 1889 (Nr. 9) bemerkte, die tierischen Abfälle im Neste beseitigen und namentlich der durch parasitische Milben (Hypopen von *Tyroglyphus*) verursachten »Milbenräude« entgegenwirken. Andererseits tun sie den Ameisen keinen Schaden, indem sie von toten Ameisen und andern Insektenleichen sich hauptsächlich nähren, nur selten einmal ein Ameisenei stehlen, sonst aber an der gesunden Ameisenbrut sich nicht vergreifen¹³ und auch an der gegenseitigen Fütterung zweier Ameisen nur selten sich diebisch beteiligen. Ob aber der Nutzen, den die *Dinarda* ihren Wirtskolonien bringen, so erheblich ist, daß die *Dinarda*-toleranten Kolonien vor den *Dinarda*-feindlichen durch die Naturalselektion bevorzugt werden konnten, lasse ich dahingestellt sein. Für nötig halte ich die Mitwirkung der Naturzüchtung nicht, um die Ausbildung neuer Instinktmodifikationen bei den Ameisen zu erklären. Hierin weiche ich allerdings von Schimmer und andern Selectionstheoretikern ab.

2b. Eine Hauptstütze für diese Auffassung bieten die Symphilie-Instinkte der Ameisen, wie bereits früher (vgl. besonders Nr. 173) gezeigt wurde. Dieselben sind an sich indifferente Instinktmodifikationen, welche jedoch in manchen Fällen in ihrer weiteren Entwicklung sogar entschieden schädlich für die betreffenden Ameisenkolonien geworden sind. (Erziehung der *Lomechusa*-Larven durch die Ameisen und Pseudogynenbildung als deren Folge; vgl. auch Nr. 130, 134, 157, 168 [S. 51 ff.].) Die Überentwicklung der Symphilie, wie sie in der Zucht der *Lomechusini* durch *Formica*-Arten sich äußert, ist eine für die betreffenden Wirtsarten nachteilige Erscheinung, ähnlich wie die Überentwicklung der Dulosis und des sozialen Parasitismus bei den Ameisen für die Erhaltung der betreffenden Arten als nachteilig sich erweist. Die Naturalselektion vermochte in diesen Fällen die einmal eingeschlagene Entwicklungsrichtung nicht mehr zu ändern (Nichtumkehrbarkeit phylogenetischer Prozesse). Hierauf, sowie auf das Verhältnis der Naturalselektion zur Amicalselektion ist in früheren Arbeiten (zuletzt in Nr. 173) schon näher eingegangen worden. Deshalb verweise ich hier bloß auf jene Ausführungen. Dieselben zeigen zur Genüge, daß ich in diesen phylogenetischen Fragen nicht von theoretischen Vorurteilen geleitet wurde, sondern nur durch das Bestreben, die Tatsachen möglichst ungezwungen zu erklären.

¹³ Verwundete Ameisenlarven oder -Puppen, die von den Ameisen nicht mehr gepflegt werden, dienen ihnen, ebenso wie den Ameisen selber, als Beutetiere.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: [37](#)

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

Artikel/Article: [Gibt es erbliche Instinktmodifikationen im Verhalten der Ameisen gegenüber ihren Gästen? 7-18](#)