



351

Abhandlungen zur theoretischen Biologie

herausgegeben von

Dr. Julius Schaxel

Professor an der Universität Jena

Heft 4

Die Gastpflege der Ameisen

ihre biologischen und philosophischen
Probleme

(234. Beitrag zur Kenntnis der Myrmecophilen und Termitophilen)

von

Erich Wasmann S. J.

Mit 2 Tafeln und 1 Abbildung im Text



„Was glänzt ist für den Augenblick geboren,
Das Echte bleibt der Nachwelt unverloren.“

(Goethe, Faust)

Berlin

Verlag von Gebrüder Borntraeger

W 35 Schöneberger Ufer 12a

1920

Alle Rechte vorbehalten



17876

7HE

Druck von E. Buchbinder (H. Duske) in Neuruppin

rcin.org.pl/89

1.000.-

Vorwort

Der freundlichen Einladung Prof. Schaxels zur Mitarbeit an seinen „Abhandlungen zur theoretischen Biologie“ folgend, welche der so dringend erforderlichen Sichtung und Klärung der biologischen Begriffe dienen sollen, habe ich als Thema „Die Gastpflege der Ameisen, ihre biologischen und philosophischen Probleme“ gewählt. Die morphologische und biologische Erforschung der Myrmecophilen und der Termitophilen ist ja seit 35 Jahren mein Spezialgebiet geworden, und insbesondere habe ich dem interessantesten Teile dieses Gebietes, dem echten Gastverhältnis (Symphylie) meine Aufmerksamkeit zugewandt, da diese Form der Symbiose nicht nur ein biologisches Unikum unter den tierischen Biocönososen darstellt, das wir bei den Nidicolon, den in den Nestern warmblütiger Tiere lebenden Arthropoden, nicht wiederfinden (Heselhaus 1913 und 1914), sondern auch für die vergleichende Psychologie und die Abstammungslehre die reizvollsten Probleme bietet. Vorzüglich aber ist es das sehr hochentwickelte Gastverhältnis der *Lomechusini*, das zu einer näheren Prüfung der ihm zugrunde liegenden biologischen Faktoren geradezu herausfordert. In der gegenwärtigen Studie sind die Ergebnisse meiner dreißigjährigen Beobachtungen und Versuche über diesen Gegenstand unter einheitlichen Gesichtspunkten zusammengefaßt und zugleich auch die Schlußfolgerungen entwickelt, zu denen langjähriges Nachdenken über die hier zu lösenden Rätsel mich führte. Das fast unübersehbare reiche biologische Material an eigenen und fremden Untersuchungen konnte selbstverständlich hier nur kurz angegeben werden, ist aber in den beigefügten Literaturnachweisen des näheren enthalten. Damit man vor dem Studium der Arbeit sich über ihren hauptsächlichlichen Inhalt und ihren Gedankengang leichter unterrichten könne, hielt ich eine ausführliche Inhaltsangabe (S. VII ff.) dem Bedürfnis der Leser entsprechend. Aber ich möchte dringend

wünschen, daß sowohl die Leser als die Kritiker sich nicht mit dem Inhaltsverzeichnis begnügen, sondern auch die ganze Arbeit selber studieren, zumal die gedrängte Kürze der Darstellung es nicht gestattete, ihren Inhalt in der einleitenden Übersicht und in dem alphabetischen Sachregister (am Schluß) auch nur einigermaßen vollständig wiederzugeben.

Die vorliegende Studie über die Gastpflege der Ameisen ist nicht bloß für Biologen, sondern auch für Tierpsychologen und Deszendenzforscher geschrieben, und ich möchte auch diese bitten, den hier angeführten Tatsachen sowie den aus ihnen gezogenen Schlußfolgerungen ihre Aufmerksamkeit zuzuwenden, auch für den Fall, daß letztere mit der persönlichen Auffassung des Betreffenden nicht übereinstimmen. Nicht durch vornehmes Ignorieren oder durch Vertuschen der für gewisse Lieblingshypothesen unbequemen Tatsachen, oder durch kategorische Berufung auf den verschiedenen „Weltanschauungsstandpunkt“, können wir der so notwendigen Verständigung über die biologischen und philosophischen Probleme, die in diesen Erscheinungen verborgen liegen, näherkommen. Insbesondere aber möchte ich die modernen Experimentalpsychologen ersuchen, die Ergebnisse meiner Versuche über „Die internationalen Beziehungen der Ameisengäste“ usw. nicht etwa deshalb als belanglos auf die Seite zu schieben, weil meine psychologische Terminologie nicht mit der ihrigen sich deckt. Wenn ich beispielsweise zu *Formica sanguinea* statt ihres normalen Gastes *Lomechusa strumosa* einen Gast ihrer Sklavenarten, *Atemeles emarginatus* oder *paradoxus*, setzte, um das Verhalten (behavior) der Wirte gegenüber dem fremden Gaste zu prüfen und dadurch auch Anhaltspunkte zu gewinnen für die Beantwortung der Frage, auf welchen psychologischen Grundlagen das normale Verhältnis von *F. sanguinea* zu *Lomechusa strumosa* beruht, so habe ich hiermit tatsächlich die „Substitutionsmethode“ der Experimentalpsychologie in Anwendung gebracht. Ebenso, wenn ich einen bestimmten Gast, z. B. *Lomechusa strumosa*, in fremde Kolonien der eigenen Wirtsart oder in Kolonien fremder Ameisenarten versetzte. Daß ich aber im ersteren Falle nicht den Terminus technicus „Gast-Substitution“, und im letzteren Falle nicht den Terminus technicus „Wirts-Substitution“ gebrauchte, tut doch wahrlich dem Werte meiner Versuche und ihrer Ergebnisse keinen Eintrag. Ich verweise namentlich auf meine diesbezüglichen Untersuchungen in den Arbeiten Nr. 24 (1892) und 164 (1909).

Wie wichtig es für Vertreter der modernen experimentellen Psychologie ist, von diesen Forschungsergebnissen sich Kenntnis zu verschaffen durch das Studium der betreffenden Literatur, hat kürzlich wieder das Beispiel Hans Hennings gezeigt, dessen Untersuchung über die Reaktionsstruktur der Ameise (1916) durch ihre Unkenntnis längst bekannter biologisch-psychologischer Tatsachen des Ameisenlebens sowie durch ihren geringschätzenden Ton gegenüber der bisherigen Erforschung derselben sich auszeichnet. Wenn gewisse Physiologen und Experimentalpsychologen glauben, durch ein paar Versuche nach einer von ihnen erfundenen „neuen Methode“ die gesamte, durch fünfzigjährige Beobachtungen und Versuche sorgfältig aufgebaute „moderne Ameisenpsychologie“ umstürzen zu können, so irren sie sich. Ein solches Unternehmen kann nur, wie das Schicksal der Betheschen Reflextheorie des Ameisenlebens (1898) gezeigt hat (siehe Nr. 95) zu einem Mißerfolg führen. Die experimentelle Methode ist wohl dazu geeignet, die Beobachtungsergebnisse zu vervollständigen und zu berichtigen, aber nicht, sie zu ersetzen; wer letzteres anstrebt, wird naturnotwendig zu einem ärmlichen und einseitigen und deshalb vielfach irrümlichen Ergebnis gelangen. Wenn ich Herrn Henning in seiner Kritik der Hering-Semonschen Mnemetheorie auch größtenteils beistimme, so muß ich doch bemerken, daß diese Theorie gar nichts zu tun hat mit dem Wesen der modernen Ameisenpsychologie und speziell mit dem auch von mir längst erbrachten Beweise, daß die Ameisen vielfach über individuelles Lernvermögen durch Sinneserfahrung und über sinnliches Gedächtnis verfügen; und ich bin davon überzeugt, daß die von August Forel zuerst begründete Auffassung der Sinnesfunktion der Ameisenfühler als einer Verbindung von Tast- und Geruchssinn (topochemischer Fühlersinn), welche er „odeur au contact“ nannte, und wegen welcher er die Fühler der Ameisen als „bewegliche Nasen“ bezeichnete, die neue „Reaktionsstruktur“ Hennings um Jahrhunderte überdauern wird¹⁾. Die vortrefflichen Untersuchungen

¹⁾ Diese Bemerkung soll sich — was ich hier ausdrücklich bemerken möchte — nur auf die psychologische Bewertung der Geruchsvorgänge bei den Ameisen durch Henning beziehen, in welcher er wegen mangelhafter Kenntnis der biologischen Beobachtungstatsachen auf Irrwege geraten ist. Dagegen besitzt seine neue Theorie über das Wesen des Geruches und des Geruchsvorganges, die er in seiner vortrefflichen Monographie „Der Geruch“ (Leipzig 1916) entwickelt hat, große Vorzüge, die ich gerne anerkenne. Es liegt mir völlig fern, durch obige Kritik die Verdienste Hennings auf letzterem Gebiete schmälern zu wollen.

R. Bruns (1914, 1915, 1918) über das Orientierungsvermögen der Ameisen würden allerdings nur gewonnen haben, wenn er seine Erklärung der betreffenden Erscheinungen nicht allzusehr mit der Semonschen Mnemetheorie verquickt hätte. Die letztere Theorie ist philosophisch unhaltbar, weil sie „Gedächtnis“ und „Vererbung“ für wesentlich dasselbe erklärt, während zwischen beiden doch bloß eine Analogie besteht. Wenn ich in meiner vorliegenden Arbeit gelegentlich die Symphlie-Instinkte der Ameisen als „Erbgedächtnisse für ihre echten Gäste“ bezeichne, weil ich den Ursprung dieser erblichen Instinktmodifikationen nur durch Vererbung erworbener Eigenschaften zu erklären vermag, so bin ich deshalb doch kein Anhänger der Mnemetheorie.

In kollegialer Gemeinschaft müssen die Biologen und die Experimentalpsychologen auch auf dem Gebiete der Ameisenpsychologie zusammenarbeiten und voneinander zu lernen suchen, nicht aber sich gegenseitig ignorieren oder sogar bekämpfen wegen ihrer verschiedenen Terminologien. Es ist mir umsomehr ein Bedürfnis, dies hier auszusprechen, weil meine 1909 in zweiter Auflage erschienene Schrift „Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen“ (Nr. 164) in den Kreisen der Fachpsychologen wohl größtenteils deshalb so wenig beachtet worden ist, weil sie eben nicht in einer psychologischen, sondern in einer zoologischen Zeitschrift (*Zoologica*, Heft 26) erschien. Soll die hochentwickelte Arbeitsteilung in der modernen Naturwissenschaft fruchtbringend sein, so darf sie nicht zur Arbeitsisolierung werden, sondern muß dem höheren Ziele der Erforschung der den verschiedenen Untersuchungsmethoden gemeinsamen Probleme untergeordnet bleiben.

E. Wasmann S. J.

Inhaltsübersicht

	Seite
Vorwort	III
Titelbild und Erklärung desselben	1
Einleitung. Bestimmung des Gegenstandes der Untersuchung	1
<p style="margin-left: 2em;">Biologische Einteilung der Myrmecophilie und Termitophilie. Soziale und individuelle Symbiose. Die fünf biologischen Unterabteilungen der letzteren 2. Die Symphilie als höchste Stufe der individuellen Myrmecophilie und Termitophilie. Die biologische Bewertung der Symphilie. Die Symphilie-Instinkte der Ameisen und Termiten. Die Symphilen als Züchtungsprodukte der Amikalsektion ihrer Wirte 5.</p>	
I. Wheelers Trophallaxis in ihren Beziehungen zur Symphilie	7
1. Der Nahrungsaustausch bei der Fütterung von Ameisenlarven	7
<p style="margin-left: 2em;">Wie kam Wheeler zum Begriff der Trophallaxis? Bei der Fütterung mit fester Beute sondern viele Ameisenlarven einen Speicheltropfen ab, der von den Pflegerinnen dann aufgeleckt wird. Beispiele für die carnivore Fütterungsweise der Larven bei amerikanischen, australischen, afrikanischen und europäischen Ameisen. Weite Verbreitung der Carnivorie bei Ameisenlarven und neue Beobachtungen dafür 7. Starke Entwicklung der Speicheldrüsen bei <i>Paedalgus</i>-Larven und ihre biologische Deutung. Höcker- und beinförmige Anhänge bei Larven von <i>Tetraponera</i> und <i>Pachysima</i> 8. Deutung dieser Anhänge als Exsudatorgane. Deren Exsudatfunktion nach Wheeler 9.</p>	
2. Vergleich der morphologischen Grundlagen der Trophallaxis mit jenen der Symphilie	10
<p style="margin-left: 2em;">Die Exsudatorgane und Exsudatgewebe bei den verschiedenen Klassen der echten Ameisengäste und Termitengäste nach Wasmann 10. Das Exsudat der Symphilen ist ein direktes oder ein indirektes Fettprodukt, je nach der Beschaffenheit der Cuticula der betreffenden Gäste 12. Wheelers Übereinstimmung mit meinen Anschauungen über die histologischen Grundlagen der Symphilie. Die chemische Beschaffenheit des symphilen Exsudates noch unbekannt. Wahrscheinlich ist dasselbe ein aromatisches Fettprodukt von narkotischer Wirkung. Beweise für diese Annahme 13. Verschiedenheit meiner Ansicht von jener Wheelers in bezug auf die biologische Bewertung des Exsudates der Symphilen. Ist dasselbe ein eigentliches Nahrungsmittel für die Wirte oder ein bloßes Reizmittel für die Gastpflege 14? Nur in wenigen Fällen, wie bei <i>Xenogaster</i>, liegt wahrscheinlich Nahrungsaustausch vor. Holmgrens Exsudattheorie und der „Exsudat hunger“ der Wirte 15.</p>	
3. Ist die Verallgemeinerung des Prinzips der Trophallaxis berechtigt?	17
<p style="margin-left: 2em;">Die stufenweise Entwicklung des Nahrungsaustausches zwischen dem Mutterinsekt und seinen Nachkommen bei den sozialen Hymenopteren. Aufstellung des Begriffs der Trophallaxis für diese und ähnliche Er-</p>	

scheinungen durch Wheeler 17. Aus den Tatsachen folgt nur, daß die Ausübung der Brutpflege bei den sozialen Insekten in inniger Beziehung zur Befriedigung der individuellen Naschhaftigkeit steht. Die Brutpflege ist jedoch keineswegs schlechthin eine bloße Funktion dieser Naschhaftigkeit; Geruchs- und Geschmacksreize sind nur die auslösenden Faktoren für die sozialen Instinkte jener Insekten 18. Wheelers Verallgemeinerung des Begriffs der Trophallaxis durch Ausdehnung desselben auf fünf konzentrische Kreise des sozialen Lebens der Ameisen. Prüfung der Frage, ob dieses Schema wirklich eine stufenweise Erweiterung des Nahrungsaustausches zwischen dem Mutterinsekt und seiner Brut darstellt. Die Ameisen haben zwar ihre ganze lebende Umgebung in den Bereich ihres Nahrungserwerbs gezogen; letzterer ist aber nicht gleichbedeutend mit Nahrungsaustausch. Die Verallgemeinerung des Prinzips der Trophallaxis ist daher unhaltbar 20.

II. Die Symphilie-Instinkte und Wheelers Einwendungen gegen dieselben 22

1. Trophallaxis contra Symphilie-Instinkt? 22

Die Berührungspunkte zwischen Trophallaxis und Symphilie. Sind also beide dasselbe? Wheeler verkennt völlig die längst festgestellten Tatsachen der erblichen Begrenzung der Symphilie-Instinkte, namentlich bei *Formica*, indem er behauptet, dieselben seien nur geringe ontogenetische Modifikationen im individuellen Benehmen der Ameisen gegenüber ihren Gästen 23. Sein „furchtbarster Beweis“ gegen die Existenz von Symphilie-Instinkten aus der Trophallaxis. Unhaltbarkeit seiner Verwechslung dieser beiden Erscheinungen 24. Sein Vergleich der spezifischen Symphilie-Instinkte der Ameisen mit den individuellen Liebhabereien alter Jungfern für die Pflege von Katzen oder von Papageien oder von Affen. Gänzliche Belanglosigkeit dieses Beweisverfahrens 25.

2. Der spezifische Symphilie-Instinkt in der *Lomechusa*-Pflege und seine Entwicklung 27

a) Erster Einwand Wheelers. Er übersieht den tatsächlichen Unterschied zwischen den individuell erworbenen und den erblich übertragenen Instinktmodifikationen 27

Die jungen Weibchen von *sanguinea* können individuell die *Lomechusa* kennen lernen. Die Neigung zur *Lomechusa*-Pflege gehört zum erblichen Speziescharakter von *F. sanguinea*. Versuche mit einer autodidaktischen *sanguinea*-Kolonie 27. Der tatsächliche Unterschied zwischen individuell erworbenen und erblich übertragenen Instinktmodifikationen zeigt sich besonders klar im Verhalten von *fusca* und *rufibarbis* gegenüber *Lomechusa* und ihren Larven: als Sklaven von *sanguinea* lernen sie individuell durch „Instinktregulation“ die *Lomechusa*-Pflege; sie haben jedoch keine erbliche Neigung für letztere, wie aus ihrem Verhalten gegenüber jenem Gaste in den selbständigen Kolonien der Sklavenarten hervorgeht. Die Unterscheidung zwischen ontogenetischen und phylogenetischen Instinktmodifikationen in der Gastpflege der Ameisen ist daher unabweisbar. Die Existenz erblicher Symphilie-Instinkte ist eine biologische Tatsache; also muß auch ihre Entwicklung möglich gewesen sein 28.

b) Zweiter Einwand Wheelers. Ist eine Vererbung erworbener Instinktänderungen möglich, und auf welcher Grundlage? 30

Die gegen jene Möglichkeit erhobenen Schwierigkeiten sind längst bekannt. Das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften in den Insektenstaaten eines der dunkelsten in der Deszendenztheorie. Weg zur Lösung desselben: Entstehung klonomener Mutationen der Gene unter dem Einflusse der nämlichen Umweltfaktoren, welche auch die embiontischen Instinktmodifikationen veranlassen 30. Eine neue Hypothese zur Erklärung

dieses Zusammenhanges bei den Gastpflegeinstinkten: trophische Beeinflussung des Keimplasmas durch die in den Exsudaten der Gäste enthaltenen Reizstoffe, welche von den Arbeiterinnen bei der Fütterung auf die Fortpflanzungsgeschlechter übertragen werden 31. Zwei Momente zur Milderung der gegen die Vererbung erworbener Eigenschaften in den Insektenstaaten erhobenen Schwierigkeiten. Erstens, die Abhängigkeit der Instinktentwicklung von der Gehirnbildung und deren allmählicher Differenzierung bei den weiblichen Kasten. Zweitens, die fakultative Parthenogenese, durch welche die Arbeiterinnen ihre Eigenschaften durch latente (geschlechtsbegrenzte) Vererbung auf die von ihnen abstammenden Männchen und durch diese auf die Nachkommen der sich mit letzteren kreuzenden Weibchen übertragen können. Beispiele von Parthenogenese bei *Formica* in freier Natur 32.

- c) Dritter Einwand Wheelers. Er übersieht die Unterscheidung zwischen der ererbten Neigung zur Lomechusapflege und der individuellen Vervollkommnung der Lomechusazucht 34

Das phylogenetische (kleronome) Element, das in der erblichen Neigung von *sanguinea* zur Pflege dieses bestimmten echten Gastes und seiner Larven liegt, ist allen *sanguinea*-Kolonien gemeinsam. Das ontogenetische (embiontische) Element, das in der individuellen Vervollkommnung der Lomechusazucht liegt, ist jedoch verschieden in verschiedenen Kolonien und in den verschiedenen Entwicklungsstufen einer und derselben Kolonie 34. Nähere Schilderung der tatsächlich aufeinander folgenden Stadien der Entwicklung der Lomechusazucht in den *sanguinea*-Kolonien. Im ersten (dem palingenetischen) Stadium beruht die Lomechusazucht nur auf den ererbten Bahnen der Übertragung der eigenen Brutpflege auf die Larven des Gastes. In diesem Stadium kann daher auch die weitere erbliche Übertragung der Neigung zur Lomechusapflege stattfinden 35. Im zweiten (dem cenogenetischen) Stadium vervollkommnet sich einerseits die Lomechusazucht durch die individuelle Sinneserfahrung der Ameisen, womit andererseits eine Degeneration der eigenen Brutpflege verbunden ist, die zur Erziehung von Pseudogynen und zum Untergang der betreffenden Kolonie führt. Dieses Stadium kommt für die Erblichkeit der Neigung zur Lomechusazucht nicht oder nur ausnahmsweise (durch die Macropseudogynenerziehung und durch parthenogenetisch erzeugte Männchen) in Betracht 36.

- d) Vierter Einwand Wheelers. Die Verbreitung von *Lomechusa* und deren Bedeutung für die stammesgeschichtliche Entwicklung der *Lomechusa*-Pflege 38

Wh.s Angabe, daß *Lomechusa* nur ein sporadischer Parasit von *sanguinea* sei, ist irrtümlich. Tatsächlich kommt dieser Gast im ganzen europäischen Verbreitungsgebiet seiner Wirtsameise mehr oder minder häufig vor; man muß aber verstehen, ihn erfolgreich zu suchen. Die hierbei zu berücksichtigenden Umstände 38. Wh. gewinnt jedoch sicher die von ihm vorgeschlagene Wette, daß deutsche *Lomechusa*, zu britischen *sanguinea* versetzt, von diesen unmittelbar aufgenommen und gastlich behandelt würden. Der „internationale“ Charakter von *L. strumosa* gegenüber *F. sanguinea*. Argumentum a fortiori: selbst eine mit dem feindlichen Geruch von *Lasius fuliginosus* künstlich behaftete *Lomechusa* wird von ihren Wirten sofort wiedererkannt infolge eines erblich befestigten „Geruchsgedächtnisses“ für diesen Gast. Wh. hat somit durch seine Wette nur eine Bestätigung des spezifischen Sympathie-Instinktes von *sanguinea* für *Lomechusa* erbracht. Die Betätigung desselben ist unabhängig von der individuellen Erfahrung der Einzelameise 40. Wh.s Einwand, *sanguinea* müßte durch ihren Parasiten längst ausgerottet sein, wenn er früher häufiger und weiter verbreitet gewesen wäre, ist bereits erledigt durch den Nachweis, daß die Vererbung der Neigung zur Lome-

chusapflege im ersten (palingenetischen) Abschnitt der Entwicklung einer *sanguinea*-Kolonie stattfindet, in welchem diese noch nicht für die Art-erhaltung ausgeschaltet ist 42. Die Abhängigkeit der Koloniegründung von *sanguinea* von den Arbeiterinnen einer fremden Hilfsameisenart (*F. fusca*) erhöht nicht nur nicht die Gefährdung der Existenz von *sanguinea* durch *Lomechusa*, sondern ist im Gegenteil ein wirksames Schutzmittel gegen die Lomechusainfektion junger *sanguinea*-Kolonien. Die in den jungen-Raubkolonien wie in den temporär gemischten Adoptionskolonien von *Formica* durch die Hilfsameisen auf das Benehmen ihrer Herren ausgeübte Instinktregulation und deren Erklärung 43.

III. Über das Alter des Gastverhältnisses der *Lomechusini* und insbesondere desjenigen von *Lomechusa strumosa* 46

1. Die ökologischen Verhältnisse der Gegenwart bezüglich des Gastverhältnisses der *Lomechusini* 47

Übersichtstabelle 47

I. *Lomechusa* 47. II. *Atemeles* 48. III. *Xenodusa* 49.

Zusammenfassung der obigen ökologischen Tatsachen (a—e) 51.

2. Schlußfolgerungen aus der ökologischen Verteilung der *Lomechusini* in der Gegenwart 53

Zehn Schlußfolgerungen (a—k) über das relative Alter der verschiedenen Gattungen und Arten der *Lomechusini* 53. Zusammenfassung der hauptsächlichsten derselben. Die biologische Methode in der Erforschung der Stammesgeschichte der *Lomechusini*, verglichen mit der morphologischen. Unhaltbarkeit der Ableitung der *Lomechusini* von *Dinarda*-artigen Vorfahren 56.

3. Was sagen uns die Tatsachen der Paläobiologie über den Ursprung des Gastverhältnisses der *Lomechusini*? 57

Fünf Punkte (a—e). Die Pseudogynen von *Prenolepis* und *Camponotus*, die im baltischen Bernstein gefunden wurden, bieten kein Argument gegen die durch ökologische und zoogeographische Tatsachen der Gegenwart sicher bewiesene Annahme, daß die *Lomechusini* stammesgeschichtlich durch Anpassung an *Formica* entstanden, und daß die einwirtige Gattung *Lomechusa* phylogenetisch älter ist als die doppelwirtigen Gattungen *Atemeles* und *Xenodusa* 57.

4. Was sagen uns die „internationalen Beziehungen der Ameisengäste“ über die ursprünglichen Wirte der *Lomechusini*? . . . 59

Berechtigung dieses Schlußverfahrens aus den experimental-psychologischen Tatsachen 59.

- a) Das Verhältnis von *Lomechusa strumosa* zu unseren *Formica*-Arten . . . 59

Unsere sämtlichen großen *Formica*-Arten nehmen den Käfer unmittelbar gastlich auf, seine Larven werden jedoch nur bei *sanguinea* gesetzmäßig gepflegt 59. Stammesgeschichtlicher Erklärungsversuch hierfür. Die kleinen *Formica*-Arten dagegen müssen erst durch individuelle Erfahrung den Käfer (bezw. dessen Larven) kennen lernen 61.

- b) Das Verhältnis von *Lomechusa strumosa* zu *Myrmica* und *Camponotus* 62

Obwohl unsere kleinen *Myrmica*-Arten die normalen Käferwirte sämtlicher *Atemeles* sind, gelang doch niemals die Aufnahme einer *Lomechusa* bei ihnen. Bei der großen *Myrmica rubida* kam es auch nicht zur Gastpflege von *Lomechusa*, wohl aber zu jener von kleinen *Atemeles* 62. Grundsätzliche Verschiedenheiten im Verhalten von *Formica* und *Myrmica* gegenüber *Lomechusa* 63. Bei *Camponotus ligniperda*, dem normalen Käferwirt von *Xenodusa cava* in Nord-Amerika, wurden die *Lomechusa* nicht aufgenommen, sondern getötet 64.

5. Zusammenfassung der Schlußfolgerungen aus diesen biologischen Verhältnissen. 66

Fünf Schlußfolgerungen (a—c) über den stammesgeschichtlichen Ursprung der *Lomechusini* bei *Formica* und die Differenzierung der ursprünglich einwirtigen *Lomechusini* zu den heutigen drei Gattungen durch spätere Anpassung zweier Gattungen an neue Käferwirtsgattungen.

IV. Warum haben sämtliche *Lomechusini* als Larvenwirte *Formica*, und wie entstand die Doppelwirtigkeit von *Atemeles*? 67

1. Der biologische Grund für die Larvenpflege der *Lomechusini* bei *Formica* 67

Erklärung der Fragestellung: Daß sämtliche *Lomechusini* ihre Larven bei *Formica* erziehen lassen, und auch die heute gesetzmäßig doppelwirtigen *Atemeles* und *Xenodusa* alljährlich zur Larverziehung zu *Formica* zurückkehren, hat zwar seinen phylogenetischen Grund darin, daß der Stamm der *Lomechusini* ursprünglich ein Züchtungsprodukt von *Formica* ist; aber damit ist die Frage nach dem biologischen Grund dieser Erscheinung noch nicht beantwortet. Mehrmaliger Wechsel meiner Anschauungen hierüber infolge neuer Beobachtungstatsachen 67. Daß die *Atemeles* zur Larverziehung zu *Formica* gehen, kann seinen Grund nicht darin haben, daß die Larven dieser Käfer bei ihrer Verpuppung der Unterstützung durch die Ameisen bedürfen, da sie tatsächlich sich auch allein verpuppen können. Vergleich mit *Xenodusa* 69. Der eigentliche biologische Grund, weshalb sämtliche *Lomechusini* in ihrer Larverziehung an *Formica* gebunden sind, liegt in der hohen psychischen Anpassungsfähigkeit von *Formica*, welche sie in höherem Grade als andere Ameisengattungen befähigt, ihre eigene Brutpflege auch auf die Larven ihrer echten Gäste auszudehnen 70. Vergleich der adoptiven Larverziehung mit der aktiven Fütterung der Symphilen durch ihre Wirte. Obwohl letztere ein instinktiver Vorgang ist, so kann die Fütterungsreaktion doch auch reflektorisch ausgelöst werden durch Schmarotzer der Ameisen oder sogar durch fremde Wegelagerer. Übersicht über die diesbezüglichen Beobachtungstatsachen 70. Die höhere psychische Begabung von *Formica* ermöglicht auch eine höhere Entwicklung ihrer auf die Pflege bestimmter echter Gäste bezüglichen Sympathie-Instinkte. Aus dem „psychischen Entgegenkommen“ der Wirte gegenüber ihren Gästen entwickelten sich die „Adoptionsinstinkte“ von *Formica* für die Larven der *Lomechusini* durch die Vererbung erworbener Eigenschaften 72.

2. Der biologische Grund für die Doppelwirtigkeit von *Atemeles* 74

Wenn sämtliche *Lomechusini* ursprünglich einwirtig waren, und auch heute noch die doppelwirtigen *Atemeles* und *Xenodusa* alljährlich zur Larverziehung zu *Formica* zurückkehren müssen, erhebt sich die Frage: weshalb blieben diese Gattungen nicht bei *Formica*? Warum geht die in den *Formica*-Nestern erzogene neue Generation regelmäßig zu andern Ameisengattungen (zu *Myrmica* bzw. zu *Camponotus*) als sekundären Wirten über? Welches ist der biologische Grund für diese Doppelwirtigkeit? Für *Atemeles* können wir bereits den Grund mit großer Wahrscheinlichkeit angeben; für *Xenodusa* fehlen noch die nötigen Beobachtungstatsachen. Die *Atemeles* sind kleiner und wegen ihres zarteren Baues weniger widerstandsfähig gegen eine gewaltsame Behandlung als die *Lomechusa*. Die individuelle Naschhaftigkeit der *Formica* wird aber im Sommer nach längerer normaler Gastpflege oft so gesteigert, daß die alten *Atemeles* bei der Beleckung gewaltsam gezerrt und schließlich zerrissen und aufgefressen werden. Beispiele hierfür 74. Noch größerer Gefahr ist die junge, im *Formica*-Nest entwickelte Generation von *Atemeles* ausgesetzt, weil die jungen Käfer noch ein weiches Chitinskelett haben.

Deshalb verlassen sie alsbald die Nester ihrer Larvenwirte und suchen nach längerer „Quarantäne“ bei *Myrmica* Aufnahme, aber auch dort gewöhnlich erst, wenn kühleres Herbstwetter eingetreten ist 76. Die nämlichen biologischen Faktoren wie für den heutigen Wirtswechsel von *Atemeles* lassen sich auch für die stammesgeschichtliche Erklärung des Ursprungs ihrer Doppelwirtigkeit verwenden, wenn wir annehmen, daß durch Mutation eine kleinere, weniger widerstandsfähige Lomechusinenform von einer größeren sich abspaltete. Die letztere blieb einwirtig bei *Formica* und entwickelte sich zu den heutigen *Lomechusa*; die erstere wurde doppelwirtig durch Anpassung an die kleinen *Myrmica* als neue Käferwirte und entwickelte sich zu den heutigen *Atemeles* 77.

Rückblick auf Wheelers Einwände gegen die Symphilie-Instinkte . . . 78

Dieselben erbrachten nur eine Bestätigung und Vertiefung meiner Anschauungen über die Existenz spezifischer Symphilie-Instinkte bei den Ameisen und über die Erklärung ihres Ursprungs.

V. Die inneren und äußeren Entwicklungsfaktoren der symphilen Anpassungscharaktere 80

1. Die Amikalselektion und Wheelers Einwendungen gegen dieselbe 80

Aufstellung dieses Begriffs und seine Begründung. Die indirekten Beweise liegen in der Ähnlichkeit der Wirkungen der Amikalselektion mit jenen der künstlichen Zuchtwahl des Menschen; die direkten Beweise liegen in der Behandlungsweise der Gäste durch ihre Wirte, welche tatsächlich eine instinktive Zuchtwahl gegenüber ihren Symphilen ausüben. Belege hierfür 80. Wheelers Einwände. Ist die Amikalselektion identisch mit Darwins artificial selection? Verschiedenheit dieser beiden Begriffe. Wh.s positiver Erklärungsversuch. Die symphilen Anpassungscharaktere sollen gleich den extrem parasitischen Bildungen durch den bloßen Fortfall der Naturselektion bei Entwicklung derselben zu erklären sein 81. Darin, daß die Anpassungsfähigkeit (adaptive Mutabilität) der Gäste die innere Ursache für die Entwicklung der symphilen Charaktere ist, bin ich mit Wheeler einverstanden. Dagegen weiche ich von ihm ab in folgenden Punkten. Erstens: Zwischen den parasitischen und den symphilen Bildungen besteht keine so große Ähnlichkeit, wie Wh. angibt; erstere zeigen extreme Einförmigkeit, letztere dagegen extreme Mannigfaltigkeit. Vergleich zwischen dem Trutztypus, dem Mimikrytypus und dem Symphilentypus 82. Zweitens: Bezüglich der Entwicklungsursachen: ich erkenne der Naturzüchtung eine, wenngleich untergeordnete Bedeutung für die Entwicklung der symphilen Charaktere zu; von „Hypertelie“ kann bei denselben keine Rede sein 83. Die inneren Ursachen für die hohe Differenzierungsfähigkeit der Fühlerkeule von *Paussus*, deren Mannigfaltigkeit durch Naturzüchtung unerklärlich ist. Die verschiedenen Entwicklungswege der Symphilie 84.

2. Die Amikalselektion und die funktionelle Reizwirkung als äußere Entwicklungsfaktoren 86

a) Die Amikalselektion, deren Existenz durch die Tatsachen auch direkt bewiesen wird, ist der hauptsächlichste äußere Faktor für die Entwicklung der Symphilie auf seiten der Gäste. Wheelers Einwendungen dagegen beweisen nichts 86. b) Die funktionelle Reizwirkung auf die Entwicklung der symphilen Charaktere der Gäste ist teils eine direkte, durch die Beleckung ausgeübte, teils eine indirekte, durch die Fütterung der Gäste vermittelte 87. Innige Verbindung der funktionellen Reizwirkung mit der Amikalselektion. Schlußfolgerung: Die echten Ameisengäste und Termitengäste sind ein Züchtungsprodukt der Symphilie-Instinkte ihrer Wirte vermittelt der Amikalselektion und der funktionellen Reizwirkung, da die Symphilie-Instinkte die aktiven Träger dieser beiden Faktoren sind 89.

VI. Die fremddienliche Zweckmäßigkeit in der Gastpflege der Ameisen Seite 89

1. Erich Bechers „fremddienliche Zweckmäßigkeit“ 89

Bechers Unterscheidung der selbstdienlichen, artdienlichen und fremddienlichen Zweckmäßigkeit. Warum letztere bisher so wenig beachtet wurde. Die fremddienliche Zweckmäßigkeit in der Entstehung der Pflanzengallen bei Becher; zoologische Beispiele blieben ihm unbekannt. E. Kleins Hinweis auf die fremddienliche Zweckmäßigkeit in der Ausbildung einer Abdominalplatte bei den durch *Sacculina* kastrierten Männchen von *Carcinus*. Unzutreffende Angaben über die Gastpflege der Ameisen 90. Die fremddienliche Zweckmäßigkeit ein wirkliches Problem der Biologie. Abweichung meiner Anschauungen von jenen Bechers in der philosophischen Erklärung der fremddienlichen Zweckmäßigkeit; weder seine psycholamarckistische noch seine psychomonistische Hypothese sind haltbar 91.

2. Besteht in den Gastpflegeinstinkten der Ameisen eine fremddienliche Zweckmäßigkeit? 93

Der erbliche Instinkt von *sanguinea* zur Pflege und Zucht von *Lomechusa* nutzt nicht bloß seinen Besitzern nicht, sondern ist sogar schädlich für ihre eigene Arterhaltung. Überhaupt ist bei der Symphilie der Nutzen auf seiten der Gäste, nicht auf seiten der Wirte, die nur eine Annehmlichkeit durch die Belegung der Gäste erhalten. Also sind die Symphilie-Instinkte wesentlich fremddienlich. Die Erziehung der *Atemeles*-Larven durch *Formica* in doppelter Hinsicht fremddienlich 94. Ch. Darwins Verhältnis zur fremddienlichen Zweckmäßigkeit; zwei scheinbar fremddienliche Zweckmäßigkeiten in den Beziehungen der Blattläuse zu den Ameisen. Die Trophobiose ist überhaupt nicht wesentlich fremddienlich, da sie primär den Wirten nützt, nur sekundär auch den Gästen 95.

3. Vergleich der Symphilie mit dem Brutparasitismus des Kuckucks 96

Ch. Darwin beachtete nicht die fremddienliche Zweckmäßigkeit der Kuckuckspflege durch die Singvögel. Psychologische Grundlagen dieser adoptiven Brutpflege und Vergleich derselben mit der Pflege der *Lomechusini* durch *Formica*. Ähnlichkeiten beider Erscheinungen 96. Verschiedenheiten beider. Die Symphilie-Instinkte von *Formica* sind auf die Pflege der Imagines und die Zucht der Larven verschiedener *Lomechusini* spezifisch eingestellt. Unhaltbarkeit der „Verwechslungshypothese“ 97. Schlußfolgerungen hieraus. Die Symphilie-Instinkte als erbliche Differenzierungen und Spezialisierungen des normalen Brutpflegeetriebes der sozialen Insekten in bezug auf bestimmte fremde Objekte (Gäste); dadurch sind sie zu spezifischen Adoptionsinstinkten für letztere geworden 99. Mannigfaltige Stufen der erblichen Differenzierung der Symphilie-Instinkte, und die Ursachen dieser Verschiedenheiten. Spezifische Duldungsinstinkte von Ameisen gegenüber Synoeken (*Dinarda*) 100.

VII. Zur Entstehung der fremddienlichen Gastpflege-Instinkte 101

1. Die Ohnmacht der Naturzüchtung gegenüber den Symphilie-Instinkten 101

Meine Kontroverse mit Escherich, der die Symphilie-Instinkte für identisch mit dem normalen Brutpflegeetrieb, und die Symphilie für eine parasitische Infektionskrankheit der Ameisenkolonien erklärte; Unhaltbarkeit beider Anschauungen 101. Doppelter Beweis für die Ohnmacht der Naturzüchtung gegenüber den Symphilie-Instinkten: erstens, sie sind ohne Mitwirkung der Selektion entstanden als ursprünglich für die Arterhaltung indifferente Modifikationen des Brutpflegeetriebes. Zweitens, sie haben sich trotz der Gegenwirkung der Selektion weiter entwickelt in jenen Fällen, wo sie für die Arterhaltung der Wirte schädlich wurden 102.

2. Die positiven Faktoren in der Entwicklung der Symphilie 103

Die stammesgeschichtliche Entwicklung der Symphilie muß in doppelter Rücksicht betrachtet werden: erstens, als somatisch-psychische Anpassung der Gäste an ihre betreffenden Wirte, und zweitens, als psychische Anpassung der Wirte an ihre betreffenden Gäste. Die Faktoren der Entwicklung der Symphilie auf seiten der Gäste sind sowohl für die organische wie für die psychische Seite dieser Entwicklung hauptsächlich drei: Mutabilität der Gene, Amikalsektion und funktionelle Reizwirkung 103. Die Faktoren für die Entwicklung der Symphilie auf seiten der Wirte, also für die Entwicklung der spezifischen Symphilie-Instinkte, sind die aus embionischen Modifikationen des Brutpflegeinstinktes auf dem Wege der Vererbung erworbener Eigenschaften hervorgegangenen klonomen Mutationen in der Instinktanlage der Wirte. Die hohe psychische Plastizität von *Formica* ist daher auch die Hauptursache für die stammesgeschichtliche Entwicklung ihrer auf die *Lomechusini* und deren Larven bezüglichen spezifischen Symphilie-Instinkte 104.

3. Bietet die individuelle Naschhaftigkeit der Wirte eine ausreichende Erklärung für die Entstehung der Symphilie-Instinkte? 105

Die Naschhaftigkeit der Ameisen als Triebfeder für die Ausdehnung der eigenen Brutpflege auf fremde Gäste und deren Larven. Unzulänglichkeit dieser Erklärung. Erstens: Schon für die Entstehung der normalen Brutpflegeinstinkte bietet die individuelle Naschhaftigkeit der sozialen Insekten keinen adäquaten Erklärungsgrund; denn diese konnte an sich nur zum Brutfraß, nicht zur Brutpflege führen. Die normale Brutpflege ist somit nicht schlechthin eine Funktion des Nahrungstriebes 105. Unhaltbarkeit der darwinistischen Erklärung des Ursprungs der Brutpflegeinstinkte durch Naturzüchtung. Die gesetzmäßige Unterordnung der Befriedigung der individuellen Naschhaftigkeit unter den artdienlichen Zweck der Brutpflege ist bereits eine fundamentale Voraussetzung für die Existenz wie für die stammesgeschichtliche Entwicklung von Insektenstaaten. Diese Unterordnung beruht auf den organisch-psychischen Gesetzen des Instinkt-lebens 106. Für die gesetzmäßige Ausdehnung der eigenen Brutpflege auf fremde Gäste und damit für die Entwicklung der Symphilie-Instinkte bietet die individuelle Naschhaftigkeit der Wirte noch viel weniger einen adäquaten Grund. Prüfung dieses Erklärungsversuches an den drei verschiedenen Entwicklungswegen der Symphilie aus dem Trutztypus, dem Mimikrytypus und dem indifferenten Typus. Gänzliche Haltlosigkeit der „Verwechslungshypothese“. Die *Formica* verwechseln weder einen *Atemeles* oder eine *Lomechusa* mit einer Ameise, noch diese beiden Käfer untereinander; sie verwechseln ferner weder die Larven der *Lomechusini* mit den eigenen, noch erstere untereinander 107. Man kann sich daher zur Erklärung der Gastpflege nicht auf die „Ähnlichkeit“ der von den Gästen und deren Larven auf die Wirte ausgeübten Sinnesreize mit den normalen Brutpflegereizen berufen. Daß der Geruch der Gäste pflegereizend und nicht bloß fraßreizend wirkt, ist nicht etwas ursprünglich Gegebenes, sondern etwas stammesgeschichtlich Gewordenes. Woher also die gesetzmäßige Unterordnung der Naschhaftigkeit der Ameisen unter die Anforderungen der Gastpflege 109? Diese Ordnung kann nicht auf der artdienlichen Zweckmäßigkeit beruhen, da sie der eigenen Arterhaltung sogar schädlich wird. Sie ist nur daraus erklärlich, daß in der Gastpflege sowohl die Befriedigung der individuellen Naschhaftigkeit als die eigene Arterhaltung einer fremden Arterhaltung gesetzmäßig zugeordnet sind. Woher stammt also die dreifache Harmonie zwischen der selbstdienlichen, der artdienlichen und der fremddienlichen Zweckmäßigkeit in der Gastpflege der Ameisen 109?

VIII. Die philosophischen Probleme in der fremddienlichen Gastpflege der Ameisen 111

1. Der innige Zusammenhang der biologischen mit der philosophischen Betrachtungsweise 111

Zusammenfassung der vorausgehenden Beweisführung. Die ganze Entwicklung der Symphlie-Instinkte stellt sich als eine Entwicklung aus inneren Ursachen dar, in welcher der äußere, reizauslösende Faktor die sich mit der progressiven Entwicklung der Exsudatfunktion der Symphlien steigernde individuelle Annehmlichkeit der Gastpflege für die Wirte war 111. Der Begriff der Finalität ist bereits in der biologischen Betrachtungsweise unentbehrlich. Aber für die tiefere Erklärung der gesetzmäßigen Harmonie zwischen selbstdienlicher, artdienlicher und fremddienlicher Zweckmäßigkeit in der Gastpflege müssen wir uns an die Naturphilosophie wenden, die zur Metaphysik gehört 112. Ein Stück Metaphysik ist bereits in jeder naturwissenschaftlichen Hypothese und Theorie enthalten; Beispiele hierfür. Der Naturforscher als solcher beschränkt sich jedoch auf die Erforschung der nächsten übersinnlichen Zusammenhänge der Erscheinungen, während der Naturphilosoph auch nach den höchsten und letzten Ursachen jenes Zusammenhanges forscht. Daher ist auch ein philosophisch denkender Biologe berechtigt, nach dem tieferen Grund der Harmonie zwischen den verschiedenen Formen der Zweckmäßigkeit in der Gastpflege der Ameisen zu fragen. Kant und Leibniz 113.

2. Die Gastpflege ein Problem der Tierpsychologie. 116

Die Gastpflege der Ameisen ein Instinktproblem. Die gesetzmäßige Unterordnung der individuellen Naschhaftigkeit unter die Ziele der artdienlichen wie der fremddienlichen Brutpflege ist nicht erklärlich durch die „eigene Intelligenz“ der sozialen Insekten. Unhaltbarkeit der sogenannten Ameisenintelligenz. Ebenso wenig ist sie erklärlich durch die Naturauslese Darwins. Die zweckmäßige Ordnung der Ausübung der instinktiven Tätigkeiten muß bereits in der Instinktanlage gegeben sein 116. Definition des Instinktes als spezifisch zweckmäßiger Anlage des sinnlichen Erkenntnis- und Begehrungsvermögens, die ihre organische Grundlage in der Anlage des Nervensystems hat und sich mit dieser vererbt. Die Entwicklung der Instinkte beruht nicht auf prästablierter Harmonie, sondern auf der gesetzmäßigen Reaktionsfähigkeit der Instinktanlage auf äußere Reize auf dem Wege der Vererbung erworbener Eigenschaften 117. Woher stammt also die Harmonie zwischen den verschiedenen Formen der Zweckmäßigkeit in der Gastpflege der Ameisen? Daß in der eigenen Brutpflege die Befriedigung der individuellen Naschhaftigkeit dem Zwecke der Arterhaltung untergeordnet bleibt, folgt bereits aus dem Wesen des Brutpflegeinstinktes, ist aber nur daraus verständlich, daß eine höhere Weisheit die selbstdienliche Zweckmäßigkeit der artdienlichen untergeordnet hat 118. In noch höherem Maße wird diese Annahme gefordert durch die dreifache Harmonie zwischen selbstdienlicher, artdienlicher und fremddienlicher Zweckmäßigkeit in der Gastpflege. Die Berufung auf die „Ähnlichkeit“ der von den Gästen auf die Wirte ausgeübten Sinnesreize mit den normalen Brutpflegereizen versagt hier völlig 119. Analyse des psychischen Komplexes „*Lomechusa strumosa*“ in der sensorischen Gegenwelt von *Formica sanguinea*, und die stammesgeschichtliche Entwicklung dieses Komplexes durch gegenseitige Anpassung zwischen Gast und Wirt 120. Analyse des psychischen Komplexes „*Lomechusa*-Larve“ und seiner Entwicklung 122. Das tierpsychologische Rätsel in der Gastpflege der Ameisen ist nur dann unbegreiflich und widerspruchsvoll, wenn man es durch die Tierintelligenz oder durch die Zufallstheorie zu erklären sucht. Dagegen lösen sich die scheinbaren Widersprüche zwischen den Einzelzwecken der selbstdienlichen, artdienlichen und fremddienlichen

Zweckmäßigkeit auf und verbinden sich zu einer wundervollen Harmonie, wenn man die organisch-psychischen Entwicklungsgesetze des Instinktes als das Werk einer höheren Weisheit betrachtet 123.

3. Monistische oder theistische Weltauffassung? 125

Die Frage nach dem Wesen jener höheren Weisheit ein Problem der Theodicee. Ist das „überindividuelle Seelische“, welches die Gene der organisch-psychischen Gesetze der Tierwelt geordnet hat, als substantiell identisch mit den Naturdingen zu betrachten oder als substantiell verschieden von ihnen? Die psychomonistische Annahme einer in die Einzelwesen „hineinragenden Weltseele“ ist widerspruchsvoll. Sie ist unvereinbar mit der weltumspannenden Weisheit, welche jenes Prinzip besitzen muß, und mit der Einfachheit seines Wesens, ohne die es überhaupt nicht „denken“ kann. Nur die theistische Form des Gottesbegriffes, welche die supraindividuelle Intelligenz als persönliches, d. h. von der Welt substantiell verschiedenes, geistiges Wesen faßt, vermag die Harmonie zwischen der selbstdienlichen, der artdienlichen und der fremddienlichen Zweckmäßigkeit in den Erscheinungen des Instinktlebens befriedigend zu erklären 125.

Prüfung einiger Einwände gegen die theistische Auffassung. Der Begriff der Schöpfung enthält keinen inneren Widerspruch. Der Schöpfer ist ferner nicht bloß die erste Ursache der Welt und ihrer Gesetze, sondern auch allgegenwärtig und alltätig in allen Geschöpfen. Der Monismus hat letztere Begriffe nur vom Theismus entlehnt und sie zu der philosophisch unhaltbaren Identität Gottes mit der Welt umgestaltet. Durch die Alltätigkeit Gottes in der Welt wird die Eigenart der geschöpflichen Tätigkeit nicht aufgehoben, sondern bleibt wirkliches Naturgeschehen. Die Annahme, daß Gott eine entwicklungsfähige Welt schuf, die sich nach ihren eigenen Gesetzen entwickelt und betätigt, bildet den Grundgedanken der modernen theistischen Weltauffassung 126. Weder in der Entstehung noch in der Entwicklung und Betätigung der natürlichen Ordnung sind „Wunder“ anzunehmen; das Naturgeschehen als solches ist nur durch natürliche Ursachen zu erklären. Gegenüberstellung der psychomonistischen Hypothese Bechers und der theistischen Annahme. In ersterer ist das überindividuelle Seelische nur ein Lückenbüßer für das Unvermögen der natürlichen Ursachen; in der theistischen Auffassung dagegen entwickelt sich die harmonische Ordnung des Naturgeschehens vollkommen selbsttätig durch die natürlichen Faktoren 128.

Das Verhältnis zwischen *causa prima* und *causae secundae* im Theismus. Die Gene sind die instrumentalen *causae secundae* für die gesamte Gesetzmäßigkeit in der ganzen organisch-psychischen Entwicklung der Organismen. Vereinbarkeit der morphologischen Theorie, welche die Chromosomen als die hauptsächlichsten materiellen Träger der Vererbung ansieht, mit der experimentellen Vererbungslehre des Mendelismus 129. Dürfen die Gene als „selbständige Erbeinheiten“ aufgefaßt werden? Nur aus ihrem Zusammenwirken ergibt sich die Reaktionsnorm des Organismus, welche die Manifestation seiner genotypischen Gesamtkonstitution ist. Durch die aktive Einheit der Lebenstätigkeiten im Organismus wird auch die Annahme eines einheitlichen individuellen Lebensprinzips gefordert. Wie in der Natur der Gene das Geheimnis der Vererbung liegt, so liegt in ihrem harmonischen Zusammenwirken und in ihrer Mutabilität durch die Einflüsse der Umwelt das Geheimnis der Anpassung der Organismen. Unhaltbarkeit der Urzeugungshypothese sowie der Hypothese des kosmischen Ursprungs des Lebens auf unserer Erde 130.

Die Dysteleologien in der Natur sind unvereinbar mit der monistischen Weltauffassung, weil nach ihr die Weltvernunft identisch ist mit den Einzelwesen und daher alle Unvollkommenheiten der letzteren unmittelbar auf erstere zurückfallen. Für die theistische Auffassung dagegen besteht kein unlösbarer Widerspruch zwischen den Unvollkommenheiten der Natur und der Vollkommenheit Gottes, da beide als substantiell verschieden ge-

dacht werden; die Vollkommenheit der Natur kann ferner ihrem Wesen nach stets nur eine relative sein 132. Auch die sogenannten Disharmonien in der Natur sind nicht mit der monistischen, wohl aber mit der theistischen Annahme vereinbar. In ersterer werden sie zu unlösbaren Widersprüchen zwischen den Anordnungen der Weltvernunft selber, in letzterer dagegen vereinigen sich die scheinbar einander widerstreitenden Einzelzwecke zu einem höheren Einklang 133. Die aktive Harmonie der Zwecke in der organischen Natur im Verlaufe der Stammesgeschichte der lebenden Welt als Werk der Weisheit eines persönlichen Gottes. Da dieselbe göttliche Weisheit auch die erste Urheberin sämtlicher Naturgesetze ist, umfaßt sie das gesamte Weltall zu einer universalen Weltordnung, welche der Forderung nach „einheitlicher Naturerklärung“ am besten entspricht. Das Geistesleben des Menschen als Krone der Schöpfungsharmonie. Karl v. Linnés Verehrung des Schöpfers 134.

Literaturverzeichnis	137
Alphabetisches Sachregister	160
Tafelerklärung	175





Fütterung des symphilen Büschelkäfers *Atemeles pratensoides* Wasm. aus dem Munde seines Larvenwirtes *Formica pratensis* Deg. Der Käfer ahmt bei der Aufforderung zur Fütterung vollkommen das Benehmen der Ameisen nach, indem er mit seinen Fühlern den Kopf der Ameise betriert und dann mit den erhobenen Vorderfüßen ihre Wangen streichelt und ihre Mundgegend beleckt, worauf die Ameise einen Futtersafttropfen auf ihre Unterlippe treten läßt, den der Käfer aufleckt. Die mit dem symphilen Exsudat in Zusammenhang stehenden gelben Haarbüschel, an denen der Gast von seinen Wirten beleckt wird, sind an den Hinterleibsseiten zu sehen. (Nach der Natur gezeichnet bei Beobachtungen von Mai 1903 zu Luxemburg.) Nähere Erörterung der Fütterung der Symphilen durch ihre Wirte folgt im IV. Kap. S. 70.

Einleitung

Bestimmung des Gegenstandes der Untersuchung

Unter den zahlreichen Lebensgemeinschaften (Biocönos) im Tierreich bilden die Beziehungen, die zwischen den Ameisen (sowie den Termiten) und Arthropoden fremder Arten sich ausgebildet haben, zwar nur einen kleinen Bruchteil, aber sie umschließen trotzdem Verhältnisse von fast unübersehbarer Mannigfaltigkeit. Seit dem Beginne der Tertiärzeit, wo im baltischen Bernstein (Unter-Oligocän oder Ober-Eocän) jene sozialen Insekten zum erstenmal als Großmächte in der Natur uns entgegentreten, mit einer Fülle von Arten und einer Kastengliederung, die bereits jener

ihrer gegenwärtig lebenden Nachkommen gleicht¹⁾, haben sich viele Tausende neuer Arten, Hunderte neuer Gattungen, ja selbst eine beträchtliche Zahl neuer Unterfamilien und Familien der Insekten und anderer Arthropoden durch Anpassung an die myrmecophile bzw. termitophile Lebensweise aus früher frei lebenden Verwandten entwickelt. Schon 1894 (Nr. 38)²⁾ konnte ich die Zahl der bisher beschriebenen Arten von gesetzmäßigen (obligatorischen) Myrmecophilen auf 1246, jene der gesetzmäßigen Termitophilen auf 109 angeben, und seither hat sich die Zahl der ersteren mehr als verdoppelt, jene der letzteren mehr als verdreifacht. Weit zahlreicher noch als die obligatorischen Gesellschafter der Ameisen und der Termiten sind die fakultativen, die mehr oder minder „zufälligen“ Gäste, die uns jedoch nicht selten wichtige Anhaltspunkte geben für die Frage, wie die gesetzmäßigen Beziehungen zwischen jenen sozialen Insekten und fremden Tierarten stammesgeschichtlich entstanden sein können.

Nicht minder mannigfaltig als die systematischen Gruppen, denen die Myrmecophilen und Termitophilen angehören, sind die biologischen Beziehungen, die sie mit ihren Wirten verknüpfen. Eine Übersicht derselben gab ich besonders 1902 (Nr. 120, 13. Kap.) und 1915 (Nr. 210, II. Teil, 15. Kap.). Die beiden Hauptabteilungen sind die soziale und die individuelle Myrmecophilie bzw. Termitophilie. Erstere umfaßt die Symbiose von Ameisen mit anderen Ameisenarten, von Termiten mit anderen Termitenarten, und von Ameisen mit Termiten. Letztere dagegen umfaßt die Symbiose von einzellebenden (nicht geselligen) Arten von fremden Arthropoden mit Ameisen oder mit Termiten. Erstere, die soziale Myrmecophilie bzw. Termitophilie, umschließt somit die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen mit ihren mannigfaltigen Formen des sozialen Parasitismus und der Sklaverei; ferner die zusammengesetzten Nester von Termiten und jene von

¹⁾ Siehe (im Literaturverzeichnis) Handlirsch 1906—1908; Nils Holmgren, 1909—1913; K. v. Rosen 1913; Wheeler 1914. — Der Ursprung sowohl der Ameisen wie der Termiten muß nach jenen Autoren in das Mesozoikum zurückreichen. Auch für den Hauptstamm der myrmecophilen Käferfamilie der *Paussidae* (*Megalopaussus*-Stamm) müssen wir ein mesozoisches Alter annehmen, wie ich in einer Arbeit über die Stammesgeschichte der Paussiden demnächst zeigen werde.

²⁾ Der Übersichtlichkeit halber sind im Literaturverzeichnis meine Publikationen über Myrmecophilen und Termitophilen mit den Nummern bezeichnet, welche die Fortsetzung derjenigen des „Kritischen Verzeichnisses“ (1894) bilden. Die Nummern sind durch Fettdruck hervorgehoben zur Unterscheidung von andern Ziffern.

Ameisen mit Termiten. Letztere, die individuelle Myrmecophilie bzw. Termitophilie, umschließt die eigentlichen „Ameisengäste und Termitengäste“, d. h. jene einzellebenden Arthropoden, die dem sozialen Leben in den Staaten der Ameisen und der Termiten eingegliedert worden sind. In vorliegender Arbeit kommt nur die individuelle Myrmecophilie und Termitophilie in Betracht.

Diese birgt wiederum eine große Mannigfaltigkeit der biologischen Beziehungen zwischen Gast und Wirt. Die fremden Gesellschafter der Ameisen bzw. der Termiten können entweder sein:

1. Indifferent geduldete Einmieter, welche wiederum in sehr verschiedenem Grade und aus sehr verschiedenen Gründen von ihren Wirten geduldet werden. In diese Klasse gehört weit-aus die größte Zahl der Ameisengäste und Termitengäste aus den verschiedenen Klassen und Ordnungen der Arthropoden. Gemeinsam ist ihnen allen bloß, daß sie von ihren Wirten nur Wohnung, nicht aber gastliche Pflege erhalten, weshalb ich diese Form der Symbiose als Synoekie bezeichnete. Sie bildet in ihren zahlreichen Unterabteilungen vielfache Übergänge sowohl zur Symphilie als zur Synechthrie und zum Parasitismus im engeren Sinne. „Mitesser“ im weiteren Sinne sind alle Synoeken, indem sie teils von den Nestsubstanzen, teils von den Nahrungsabfällen der Wirte, teils vom Diebstahl der Brut derselben oder sogar des Futtersaftes der Wirte sich ernähren.

2. Feindlich verfolgte Einmieter, welche meist als Raubtiere von den Wirten oder deren Brut leben. Hierher gehören beispielsweise viele myrmecophile und termitophile Myrmedonien und andere Käfer, sowie überhaupt viele Raubinsekten von relativ ansehnlicher Körpergröße. Ich bezeichnete diese Form der Symbiose als Synechthrie (Feindschaftsverhältnis). Dieselbe ist durch viele Übergänge verbunden einerseits mit der Synoekie, andererseits mit der Myrmecophagie und Termitophagie solcher Tiere, die nicht in den Nestern selbst leben, sondern in deren Umgebung als Metoeken sich aufhalten.

3. Schmarotzer im engeren Sinne, d. h. Ento- oder Ektoparasiten der Ameisen (Termiten) oder deren Brut oder anderer Nestgenossen. Hierher zählen manche Acarinen und andere kleine Nestbewohner, Microhymenopteren und Dipteren als Larven usw., ja sogar manche Käfer (*Thorictus*)¹⁾ als Imago. Ich

¹⁾ Siehe Wasmann Nr. 90, 91, 94.

bezeichnete dieses Verhältnis als *Parasitismus sensu stricto*. Auch er ist durch viele Übergänge mit anderen biologischen Klassen verbunden, namentlich mit der *Synoekie*.

4. Echte Gäste, die von ihren Wirten gastlich gepflegt werden wegen angenehmer Exsudate, welche jedoch kein eigentliches Nahrungsmittel, sondern ein bloßes Reizmittel für die Naschhaftigkeit der Wirte darstellen. Viele dieser Gäste werden nicht bloß von ihren Wirten beleckt, sondern auch aus dem Kropfe derselben gefüttert, von manchen werden sogar die Larven gleich der eigenen Brut erzogen (*Lomechusini*). Dieses Verhältnis bezeichnete ich als echtes Gastverhältnis oder *Symphilie* (Freundschaftsverhältnis). Als äußere Anpassungscharaktere an diese Form der Symbiose finden wir hauptsächlich Exsudatorgane mannigfacher Art (Exsudattrichome, Exsudatporen, -gruben usw., die membranöse Cuticula der physogastren termitophilen Aleocharinen usw.). Die *Symphilie* ist besonders bei vielen myrmecophilen und termitophilen Coleopteren aus den verschiedensten Familien (Staphyliniden, Pselaphiden, Paussiden, Scydmaeniden, Silphiden, Gnostiden, Ptiniden, Histeriden, Scarabaeiden, Brenthiden usw.) vertreten, und zwar in den verschiedensten Graden und mit vielfältigen Übergängen namentlich zur *Synoekie*, ja sogar zur *Synechthrie* und zum *Parasitismus s. str.*

5. Nutzvieh, dessen Ausscheidungen (z. B. zuckerhaltige Exkreme der Blattläuse) den Wirten als eigentliche Nahrungsquelle dienen. Hierher gehören die Beziehungen der Ameisen zu zahlreichen Aphiden, Cocciden, Membraciden, Psylliden (Hetschko 1919), „Honigraupen“ der Lycaeniden usw. Dieses Verhältnis bezeichnete ich als *Trophobiose* (als eine zur Ernährung der Wirte dienende Symbiose). Viele jener Nutztiere leben nicht innerhalb der Nester der Ameisen, sondern werden außerhalb derselben von ihnen aufgesucht. Daher kommen besonders bei der *Trophobiose* Übergänge zwischen gesetzmäßiger und bloß gelegentlicher *Myrmecophilie* vor.

Die obige biologische Einteilung der individuellen *Myrmecophilie* und *Termitophilie* wurde von mir bereits 1890 (Nr. 11, S. 30) begründet durch die Unterscheidung der echten Gäste von den indifferent geduldeten und den feindlich verfolgten Einnistern. 1895 (Nr. 51, S. 412) fügte ich die eigentlichen Parasiten als vierte Klasse hinzu, 1902 (Nr. 120, 13. Kap.) die *Trophobionten* als fünfte Klasse. 1895 (Nr. 51) wurde die Bezeichnung „*Symphilie*“ für das

echte Gastverhältnis zum erstenmal aufgestellt und deren Kriterien an den Anpassungsmerkmalen erörtert. In der vorliegenden Arbeit „Über die Gastpflege der Ameisen“ handelt es sich bloß um die Symphilie. Andere biologische Klassen werden nur zum Vergleich herangezogen. Vor allem aber sind es die schon seit mehr als dreißig Jahren (seit 1886, Nr. 1) von mir durch Tausende von Beobachtungen und Versuchen erforschten Beziehungen unserer einheimischen Ameisen zu den Käfern aus der Kurzflüglergruppe der *Lomechusini*, welche hier tiefer geprüft werden sollen. Indem die diesbezüglichen Tatsachen am eingehendsten erkundet sind, bieten sie eine besonders zuverlässige Grundlage für Schlußfolgerungen über das Wesen und den Ursprung der Symphilie. Da andererseits die Gastverhältnisse der *Lomechusini* zu ihren Wirten die höchstentwickelten Formen der Symphilie in unserer einheimischen Fauna sind, lassen sie uns die Züge derselben am vollständigsten erkennen.

Wie ist also die biologische Tatsache zu bewerten, daß die Ameisen und die Termiten bestimmte fremde Insektenarten als „echte Gäste“ (Symphilen) in ihren Nestern pflegen? Sind diese Erscheinungen nichts weiter als individuelle (ontogenetische) Modifikationen des Brutpflegeinstinktes jener geselligen Insekten, oder beruhen sie auf erblich gewordenen (phylogenetischen), spezifisch begrenzten Differenzierungen jenes Instinktes, die ich als „Symphilie-Instinkte“ bezeichnete? Ist ferner für die hohe Entwicklung der symphilen Anpassungscharaktere der Gäste (Exsudatorgane und Exsudatgewebe usw.) eine eigene instinktive Zuchtwahl von seiten der Wirte anzunehmen, die ich Amikalsektion nannte, oder nicht? Zum letztenmal habe ich diese Fragen eingehend behandelt im Biologischen Zentralblatt 1910: „Über das Wesen und den Ursprung der Symphilie“ (Nr. 173). In jener Arbeit wurden neben der positiven Beweisführung auch die Einwendungen von Escherich, Dahl usw. einer kritischen Prüfung unterzogen. Als Ergebnis meiner damaligen Untersuchung konnte ich die Sätze aufstellen:

1. „Die Symphilie-Instinkte der Ameisen (bezw. der Termiten) sind im Laufe der Stammesgeschichte erworbene, erblich gewordene Differenzierungen des allgemeinen Brutpflege- und Adoptionstriebes jener geselligen

Insekten. Wegen ihrer erblichen Beziehung auf die Adoption und Pflege bestimmter Arten von echten Gästen sind sie als „besondere Instinkte“ zu betrachten. Ihre Annahme ist zur Erklärung der einschlägigen Tatsachen notwendig“ (Nr. 173, S. 163).

2. „Die echten Ameisengäste und Termitengäste sind ein Züchtungsprodukt der Sympylie-Instinkte ihrer Wirte vermittels der Amikalselektion“ (Nr. 173, S. 168).

Die von Fritz Schimmer (1910) gegen jene Ausführungen erhobenen Einwände haben bereits ihre Erledigung gefunden in meiner Antwort im Zoologischen Anzeiger 1911 (Nr. 183). Ebenso ist auch die irrtümliche Darstellung meiner Ansichten bei K. H. Chr. Jordan (1913) schon von mir berichtigt worden in der Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie 1915 (Nr. 205) in „Neue Beiträge zur Biologie von *Lomechusa* und *Atemeles*“, deren erster Teil sich mit der Kritik der Jordanschen Arbeit beschäftigt. Dieser Kritik hat sich auch August Reichensperger (1917) angeschlossen, wobei er überdies auf Grund eigener Beobachtungen für die Amikalselektion eintrat. Da ich kürzlich bei Besprechung der neuen Auflage von K. Escherichs Buch „Die Ameise“ (1917) im Biologischen Zentralblatt 1918 (Nr. 229) den gegenwärtigen Stand der Frage nochmals kurz zusammengefaßt habe, läge kein Grund vor, hier auf dieselbe zurückzukommen, wenn nicht seither durch Wheelers Prinzip des Nahrungsaustausches (Trophallaxis) und durch E. Bechers Prinzip der fremddienlichen Zweckmäßigkeit neue Gesichtspunkte für ihre Lösung geboten worden wären. Diese bilden den Gegenstand der vorliegenden Arbeit. Obwohl aber ihr Hauptzweck die theoretische Klarstellung der einschlägigen biologischen Begriffe ist, so wird sie doch auch zur Vermehrung unserer Tatsachenkenntnis, besonders über die Biologie der *Lomechusini* manches beitragen.

I. Wheelers Trophallaxis und ihre Beziehungen zur Symphilie

1. Der Nahrungsaustausch bei der Fütterung von Ameisenlarven

Unter Trophallaxis (*τροφή-ἀλλάττειν*) versteht W. M. Wheeler einen auf Nahrungsaustausch beruhenden Mutualismus bei den sozialen Insekten. Zur Aufstellung dieses Begriffes kommt er in seiner interessanten Arbeit: „A study of some Ant-larvae, with a consideration on the origin and meaning of the social habit among Insects“ (Wheeler 1918) auf folgendem Wege:

Die Swammerdamsche populäre Ansicht von der „Liebe“, mit welcher die Ameisen ihre Brut pflegen und erziehen, der auch Wheeler früher huldigte, wurde durch dessen Studium gewisser Ameisenlarven vom belgischen Congo neuerdings erschüttert; die Brutpflege der sozialen Insekten beruht nicht auf altruistischen, sondern auf rein egoistischen Motiven, nämlich auf der Befriedigung, welche die Naschhaftigkeit der Pflegerinnen bei dieser Beschäftigung findet. Zuerst (S. 295ff.) weist er auf seine früheren Beobachtungen hin (Wheeler 1900, 1900a, 1901), nach welchen die Larven nordamerikanischer Ponerinen, die von den Ameisen nicht durch heraufgewürgten Futtersaft (regurgitation), sondern durch ihnen vorgelegte Insektenreste gefüttert werden, beim Verzehren der Beutestücke einen Tropfen Speichel aus ihrem Munde treten lassen, der ein stark proteolytisches Ferment enthält, das zur extraintestinalen Verdauung der Nahrung dient. Die Larven der australischen *Myrmecia* und *Bothroponera* werden, nach der starken Entwicklung ihrer Mundteile zu urteilen, ebenfalls mit erbeuteten Insekten gefüttert. Für die afrikanische *Megaponera foetens*, eine Termitenräuberin, hat Alluaud (bei Santschi 1914) überdies beobachtet, daß sie die Leichen der Termiten, in Form von Futterkugeln zusammengeklebt, in ihr Nest trägt. Die Fütte-

rung der Ameisenlarven mit festen tierischen Beutestücken kommt übrigens nicht bloß bei Ponerinen vor. Wheeler und Miss Fielde (1901) beobachteten sie auch bei *Aphaenogaster fulva*, Janet (1904, S. 48) bei *Tetramorium* und *Tapinoma* und später auch bei *Lasius*. Diesen Angaben Wheelers ist noch beizufügen, daß auch v. Buttell-Reepen (1905, S. 476) dieselbe Fütterungsweise bei *Lasius niger* sah, und ich (Nr. 146, S. 135f. u. Anm., Nr. 162, S. 267f. u. Anm.) öfters in freier Natur bei *Tetramorium* und vielen *Lasius*-Arten; ferner beobachtete ich die carnivore Ernährungsweise in künstlichen Nestern auch bei Larven von *Formica truncicola*, *rufibarbis*, *sanguinea* und *rufa*. Sogar gegenseitiges Auffressen der Ameisenlarven derselben Kolonie ist durch Wheeler bei *Aphaenogaster fulva* und durch mich bei *Form. rufibarbis* beobachtet worden. Da die Carnivorie somit bei Ameisenlarven häufiger vorkommt, als man früher glaubte, ist es wahrscheinlich, daß nähere Beobachtungen auch das Auflecken eines aus dem Munde der Larve abgegebenen Verdauungssafttropfens durch Arbeiterinnen der nämlichen Kolonie noch öfter feststellen werden. Dies möchte ich zur Ergänzung jener von Wheeler als Trophallaxis bezeichneten Vorgänge hier beifügen, in denen es sich um einen wirklichen „Nahrungsaustausch“ zu handeln scheint.

Wheeler geht hierauf (S. 301ff.) zur Beschreibung einer merkwürdigen Ameisenlarve vom belgischen Congo über. Die Larven von *Paedalgus termitolestes* Wheel. haben mächtig entwickelte Speicheldrüsen, obwohl sie — wie alle Myrmicinen-Larven — keinen Kokon spinnen; selbst bei den fast kugelförmigen jungen Larven sind sie schon mit einer klaren Flüssigkeit gefüllt. Da eine so reichliche Anhäufung von Speicheldrüsensekret für diese Larven kaum notwendig sein würde für ihre eigene Ernährung, zumal die jungen Larven aus dem Munde ihrer Wärterinnen mit flüssiger Nahrung gefüttert werden, so vermutet Wheeler, daß die Speicheldrüsen der Larven hier als Futterspeicher (store of food) für die Arbeiterinnen der Kolonie dienen, und er vergleicht deshalb die Larven dieser Ameise mit den „repletes“ (Honigtöpfen) der sogenannten Honigameisen (*Myrmecocystus*, *Leptomyrmex* usw.), wo die mächtig geschwellenen Kröpfe einer Arbeiterkaste das Nahrungsreservoir für die übrigen Kolonienmitglieder bilden. Es ist somit sehr wahrscheinlich, daß es sich auch bei der Fütterung der *Paedalgus*-Larven um einen wirklichen Nahrungsaustausch zwischen den Larven und ihren Pflegerinnen handelt.

Ganz andere Verhältnisse als bei *Paedalgus* findet Wh. bei den Larven dreier anderer afrikanischer Myrmicinen. Hier sind statt der Speicheldrüsen eigentümliche Exsudatororgane vorhanden in Gestalt von teils höckerförmigen, teils sogar beinförmigen Anhängen an der Unterseite des Kopfes, der Brust und des ersten Ventralsegments. Bei den Larven von *Tetraponera Tessmanni* Stitz sind diese Organe schwach ausgebildet, bei jenen von *Pachysima aethiops* Fr. Sm. und *latifrons* Em. weit stärker und mannigfaltiger. Diese „Exsudatoria“ sind jedoch nur im ersten Larvenstadium, welches Wh. deshalb „Trophidium“ nennt, vollkommen entwickelt; in den späteren Larvenstadien bilden sie sich zurück, während umgekehrt die Oberkiefer und die Speicheldrüsen der Larven sich fortschreitend entwickeln. Aus dem Umstande, daß bei den Larven der beiden *Pachysima*-Arten die Exsudatoria sich pari passu zurückbilden mit der Ausbildung der Speicheldrüsen, schließt Wh., daß beide „bis zu einem gewissen Grade die nämliche Funktion haben“ (S. 312). Dies findet er auch dadurch bestätigt, daß bei *Paedalgus*, wo die Entwicklung der Speicheldrüsen früher erfolgt, Exsudatororgane der Larven fehlen. An einer späteren Stelle (S. 320) weist er wiederum auf die Ähnlichkeit der Funktion zwischen Exsudatororganen und Speicheldrüsen der Larven hin, indem die Sekrete beider dazu dienen, die Wärterinnen zur Brutpflege anzureizen. Man könnte somit von einer vikariierenden Funktion beider Klassen von Organen bei den Ameisenlarven sprechen. Die kritische Frage, ob beide einem wirklichen Nahrungsaustausch dienen, oder ob ihre Analogie auf die Ausübung eines Pflegereizes gegenüber den Wärterinnen sich beschränkt, werde ich später prüfen.

Daß jene sonderbaren Höcker und Anhänge der von ihm beschriebenen Ameisenlarven wirklich als Exsudatororgane zu deuten sind, findet Wh. an Schnittserien bestätigt. Das Innere dieser Gebilde ist mit Fettgewebe und Blut gefüllt. Die langen beinförmigen Ventralanhänge des Trophidium-Stadiums von *Pachysima latifrons* enthalten an der Basis große Fettzellen, gegen das verjüngte distale Ende hin eine körnige Flüssigkeit, die von den Trophocyten der Basis her stammt und „offenbar“ durch die dünne Cuticula der Anhänge hindurch filtriert wird (S. 310). Die von ihm daselbst (Fig. 10) gegebene Abbildung eines Längsschnittes dieses Exsudatoriums erinnert sehr an die von mir beschriebenen „membranösen Zwischenzipfel“ zwischen den gelben Haarbüscheln

der Hinterleibsseiten von *Lomechusa* (Nr. 134, S. 146, Fig. 1, m), welche ich im Gegensatz zu Jordan als die eigentlichen Exsudatororgane des Hinterleibes von *Lomechusa* auffaßte. Ferner möchte ich Wheeler auch darauf aufmerksam machen, daß die äußere Gestalt der höcker- und beinförmigen Anhänge des Trophidiums von *Pachysima latifrons*, die er S. 309, Fig. 9 abbildet, die größte Ähnlichkeit hat mit den von Schiödte (1854, S. 12ff. u. Taf. II, Fig. 1, 8 u. 9) beschriebenen und abgebildeten Hinterleibsanhängen von *Spirachtha Eurymedusa*, die zu den höchstentwickelten Exsudatororganen der symphilen Termitophilen gehören.

Über die Exsudatfunktion der Exsudatoria der Larven von *Pachysima*, die er „very primitive glands“ nennt (S. 312), bemerkt Wh. des Näheren noch Folgendes (S. 313): „Der Fettkörper der Insekten kann betrachtet werden als eine diffuse Drüse ohne Ausführungsgänge (as a diffuse ductless gland), deren Zellen (Trophocyten) gewisse Stoffe aus dem Blute, in welchem sie liegen, aufnehmen, sie in dem Cytoplasma als Fettkügelchen oder proteide Granula aufhäufen und später an das Blut zurückgeben in einer fein zerteilten, vielleicht sogar chemisch veränderten Form. Das Exsudat, welches sich an den distalen Enden der Exsudatoria ansammelt, ist daher einfachhin Blut, beladen mit den Nährstoffen aus den Fettzellen, und wird entweder durch die Hypodermis und die darüberliegende Cuticula filtriert oder durch Muskeldruck ausgepreßt“. Aus neueren Arbeiten über die Chitinstruktur der Insekten (von Holmgren, Biedermann, Kapzow, Casper usw.) sucht er dann die Möglichkeit dieses Vorganges zu beweisen, wobei er besonderes Gewicht auf die feinen Porenkanäle legt, durch welche auch die fettigen Sekrete von hypodermalen Hautdrüsen ausgeschieden werden können, selbst wenn diese nur intrazelluläre Ausführungsgänge haben.

2. Vergleich der morphologischen Grundlagen der Trophallaxis mit jenen der Symphylie

Eine Hauptstütze dafür, daß die eigentümlichen zirkumoralen Anhänge der *Pachysima*-Larven als Exsudatororgane zu deuten sind, findet Wheeler (S. 314ff.) in meinen Ausführungen von 1903 (Nr. 134) über die Exsudatororgane und Exsudatgewebe bei den echten Gästen (Symphilen) der Ameisen und der Termiten. Er sagt über letztere Arbeit: „To Wasmann belongs the

credit of having first made an extensive investigation of the trichome glands and exsudatoria of numerous myrmecophiles and termitophiles“. Er ist der Ansicht, daß auch meine allgemeinen Schlußfolgerungen in bezug auf die Rolle des Fettkörpers und des Blutes bei der Exsudatfunktion durch die späteren Untersuchungen von Krüger (1990) und Jordan (1913) keineswegs entkräftet worden sind¹⁾. Ich will meine damaligen Ergebnisse, die ich auch seither bestätigt fand, hier nochmals kurz zusammenfassen:

a) Bei jenen Symphilen, sowohl unter den Myrmecophilen, wie unter den Termitophilen, die ein geschlossenes, hartes Chitinskelett haben, ist das eigentliche Exsudatgewebe ein eigentümliches Drüsengewebe, das ich adipoides Drüsengewebe nannte (Nr. 134, S. 68, 72, 202 usw.). Es besteht aus Gruppen oder Bündeln mehr oder minder zahlreicher, großer Drüsenzellen mit deutlichem Bläschen und zur Cuticula verlaufenden, oft sehr langen Ausführungsgängen, wo sie unter den äußeren Exsudatorganen münden²⁾. Diese Systeme einzelliger Drüsen sind von mir bei *Claviger*, *Paussus* und *Chaetopisthes*³⁾, von Krüger (1910) bei *Claviger*, von Reichensperger (1913) bei *Hylotorus* nachgewiesen.

b) Bei jenen myrmecophilen symphilen Staphyliniden (*Lomechusa*, *Atemeles*), deren chitinisierter Hinterleib frei bewegliche, durch membranöse Zwischenbänder verbundene Ringe besitzt, ist das hauptsächliche Exsudatgewebe das Fettgewebe, dessen Sekret durch die membranösen „Zwischenzipfel“ zwischen den gelben Haarbüscheln der Hinterleibsseiten bei dem durch die Beleckung der Trichome ausgeübten Reiz ausgeschieden wird. Außerdem kommen für die Exsudatfunktion wahrscheinlich noch die von Jordan (1913) erwähnten isolierten (nicht zu Bündeln ver-

¹⁾ Siehe hierüber auch meine Bemerkungen in der Arbeit Nr. 205, S. 234 ff.

²⁾ Ich hatte diese Drüsenbündel damals als Pseudoacini bezeichnet. Ob die Sammelkanälchen der einzelnen Zellen eines Bündels stets bis zur Mündung in der Cuticula getrennt verlaufen, oder sich manchmal zu gemeinschaftlichen Sammelkanälen vereinigen, ist eine sekundäre Frage. Krüger (1910) und Reichensperger (1913) sind für die erstere Auffassung.

³⁾ Meine Untersuchungen in Nr. 134 beziehen sich nicht auf *Chaetop. Heimi*, sondern auf *Assmuthi* Wasm., den ich damals von *Heimi* noch nicht unterschied. Vgl. Nr. 189, S. 402 und Nr. 223, S. 8. — Nicht bloß die Basalregion des Prothorax unter den Exsudatomentpolstern, sondern vorzugsweise die Rippen der Flügeldecken, an deren Spitze rotgelbe Haarbüschel stehen, enthalten jenes adipoides Drüsengewebe in reicher Fülle. Weitere Untersuchungen über die symphilen Drüsenzellen der Rippen sind in Vorbereitung (siehe Taf. II, Fig. 31).

einigten) hypodermalen Hautdrüsen in Betracht, die auch außerhalb der Haarbüschelregion sich finden. Daß diese Hautdrüsen allein es sind, welche das symphile Exsudat liefern, ist jedoch nicht anzunehmen, da sie auch bei *Dinarda* vorkommen, die nicht von den Ameisen beleckt wird, ja in ähnlicher Form sogar bei nicht-myrmecophilen Staphyliniden (Jordan, S. 367).

c) Bei den physogastron termitophilen Aleocharinen (und anderen physogastron Termitophilen), deren Hinterleib großenteils membranös ist, zeigt sich das Fettgewebe gegen die Cuticula hin mit mehr oder minder ausgedehnten Massen einer feinkörnigen Flüssigkeit umgeben, die durch die Hypodermis gleichsam filtriert wird. Diese Flüssigkeit nannte ich Blutgewebe und hielt dasselbe namentlich wegen der Befunde an *Xenogaster* für das hauptsächlichste Exsudatgewebe der physogastron Termitophilen. In anderen Fällen — bei *Termitomimus* nach Trägårdh (1907) — scheint dagegen das Fettgewebe selbst das direkte Exsudatgewebe zu sein. Ebenso hielt ich bei den Larven der *Lomechusini* das stark entwickelte Fettgewebe für das eigentliche Exsudatgewebe derselben.

Zusammenfassend hatte ich 1903 (S. 68) gesagt: Das Exsudat der symphilen Myrmecophilen und Termitophilen ist ein direktes oder ein indirektes Fettprodukt, je nach der Beschaffenheit der Cuticula bei den betreffenden Gästen. Mit der stärkeren und einheitlicheren Chitinisierung der Cuticula treten einzellige Hautdrüsen und deren Systeme (adipoides Drüsengewebe) an die Stelle der direkten Exsudatfunktion des Fettgewebes und des mit ihm zusammenhängenden Blutgewebes.

Wheeler schließt sich diesen Ausführungen insbesondere bezüglich des Fettgewebes und des Blutes im wesentlichen an, da er ähnliche Verhältnisse bei den *Pachysima*-Larven fand. Offenbar irrtümlich ist seine Angabe (S. 316), daß nach meiner Auffassung das Exsudat der Symphilen nur „ein anziehender Geruch“ (attractive odor) sei. Da die Gäste von ihren Wirten nicht bloß be-rochen werden, sondern eifrig beleckt werden, ist es selbstverständlich, daß ich das symphile Exsudat für eine Flüssigkeit halte, die jedoch nicht in Form von Tröpfchen ausgeschieden wird — die hier auch unter der Lupe niemals wahrnehmbar sind im Gegensatz zu den Trophobionten (Aphiden, Lycaenidenraupen usw.), welche Flüssigkeitstropfen abgeben —, sondern in feinsten Verteilung durch die Poren der Exsudatorgane austretend sich auf die

Oberfläche derselben, namentlich auf die Trichome ausbreitet und daselbst verdunstet.

Die chemische Beschaffenheit des Exsudates der Symphilen ist noch nicht näher untersucht. Sie dürfte übrigens je nach der erwähnten Verschiedenheit der Exsudatgewebe eine verschiedene sein. Bei jenen Symphilen, wo das Exsudat hauptsächlich ein direktes Fettprodukt ist, z. B. bei *Lomechusa* und *Atemeles*, liegt die Annahme nahe, daß es ein Fettäther oder ein verwandtes aromatisches Fettprodukt von angenehm narkotischer Wirkung ist. Schon 1895 (Nr. 51, S. 417) hatte ich die Vermutung ausgesprochen, daß das Exsudat der Symphilen (insbesondere bei *Lomechusa* und *Atemeles*) ein „ätherisches Öl“ sei, welches bei der Beleckung der Trichome des Hinterleibes ausgeschieden wird und „auf den Geschmackssinn der beleckenden Ameisen einen angenehm narkotischen Reiz ausübt, ähnlich wie der Genuß des Tabaks, des Opiums oder des Alkohols bei uns Menschen wirkt“¹⁾. Eine tropfenweise Absonderung des Exsudates

¹⁾ Diese Hypothese stützte sich ursprünglich auf die Beobachtung, daß der spezifische Geruch von *Lomechusa* und *Atemeles*, den man namentlich bei warmer Witterung in einem geschlossenen Beobachtungsglas leicht wahrnehmen kann, für unser Geruchsorgan ein sehr angenehmer aromatischer Duft ist, der demjenigen des Fenchelöls gleicht, aber, wenn man wiederholt an dem Glase riecht, bald stechende Kopfschmerzen verursacht. Auf die im nämlichen Glase befindlichen Ameisen sowie auch auf die Käfer selbst wirkte dieser Geruch betäubend, so daß sie umhertaumelten und manchmal sogar später in frischer Luft sich nicht wieder erholten, sondern starben; daher mußte ich die Vorsichtsmaßregel gebrauchen, die frisch gefangenen Käfer, die ich zur Beobachtung mitnahm, in ein größeres Glas mit feuchter Erde zu tun und den Pfropfen desselben während des Heimweges oftmals zu lüften. Dieser spezifische Geruch der genannten Käfer ist eine verdünnte Dosis des Abwehrduftes ihrer Schreckdrüsen, den sie in konzentrierter Form aus den Analdrüsen ihrer aufgekrümmten Hinterleibsspitze gegen eine feindlich angreifende Ameise als „Geruchssalve“ abgeben. Jordan (1913, S. 376) vergleicht den Schreckduft von *Lomechusa* mit dem Geruch des Amylacetats oder des Methyl-Heptenons. Mit dem wesentlich defensiven Charakter des aromatischen *Atemeles*-Geruchs, den ich schon 1888 (Nr. 5, S. 42—45 separ.) zum erstenmal beschrieb, und ebenso auch mit dem defensiven Charakter des noch stärkeren aromatischen *Lomechusa*-Duftes, den ich später noch oft erwähnte (z. B. Nr. 24, S. 641, 644, 657; Nr. 205, S. 242), scheint jedoch die Annahme im Widerspruch zu stehen, daß die nämliche chemische Substanz, welche den auf die Ameisen abschreckend und betäubend wirkenden Schreckduft liefert, auch dem symphilen Exsudate zugrunde liege, dessen Geschmack den Wirten hochgradig angenehm ist. Da bei der Beleckung der Exsudattrichome durch die Ameise keine Abwehrreaktion, sondern nur eine sanfte Erregung des Käfers bewirkt wird, wäre es immerhin möglich, „daß nur ein Übermaß jenes Geruches die Ameisen empfindlich berührte, während ein geringeres Maß desselben eine angenehm narkotische Wirkung auf sie ausübte (Nr. 5, S. 45 separ.), analog zur Wirkung giftiger Narkotica auf den mensch-

ist auch bei Beobachtung mit einer starken Lupe niemals zu sehen; das flüssige Sekret, dessen Ausscheidung durch die Beleckung der Trichome, die als „Reizorgane“ für die Absonderung desselben dienen (Nr. 134, S. 69 ff.), physiologisch ausgelöst wird, kann also nur in feinsten Verteilung durch die Poren der Cuticula (Cribellen usw.) auf die Körperoberfläche gelangen, wo es an den Trichomen rasch verdunstet. Daß die Ameisen durch dasselbe eine hohe Befriedigung ihres Geschmackssinnes erhalten, ergibt sich unmittelbar aus der so häufigen und so eifrigen Beleckung der Gäste. Dieselbe ist, auch wenn sie in normaler Weise mit sanfter Zerrung der Trichombüschel erfolgt, oft so intensiv, daß die beleckende Ameise ihre ganze Umgebung „vergift“ und selbst die plötzliche Erhellung des (für gewöhnlich mit einem schwarzen Tuche bedeckten) künstlichen Nestes nicht beachtet, die doch sonst stets sofort eine fluchtartige Reaktion bewirkt. Ich habe bei meinen vieljährigen Beobachtungen wohl hundertmal gesehen, wie eine *sanguinea*, die gerade eine *Lomechusa* beleckte, noch mehrere Sekunden lang — manchmal sogar 10—20 Sekunden lang — mit dieser Beschäftigung nach der plötzlichen Erhellung des Nestes fortfuhr, während die umgebenden Ameisen in größter Aufregung flüchteten oder mit drohend geöffneten Kiefern zur Abwehr des vermeintlichen Angriffs umhersprangen. Diese Tatsachen scheinen jedenfalls eine berauschende Wirkung des Exsudats auf die Wirtsameise anzudeuten, die für den narkotischen Charakter des letzteren spricht.

Eine wirkliche Verschiedenheit zwischen meiner Ansicht und jener Wheelers besteht aber in der biologischen Wertung des Exsudates der Symphilen. Wh. betrachtet dasselbe, seiner Trophallaxis-Theorie entsprechend, allgemein als ein Nahrungsmittel für die Wirte, während ich es im Gegensatz zur Trophobiose bloß als ein angenehmes Reizmittel betrachte, das die Naschhaftigkeit der Wirte befriedigt und sie dadurch zur Pflege der Symphilen geneigt macht. Für die *Lomechusini*, die *Paussidae*,

lichen Organismus je nach der Stärke der Dosis oder nach der Art ihrer Einverleibung. Wir müssen jedenfalls berücksichtigen, daß die Käfer zur Gewinnung des Exsudates beleckt werden, daß es somit hierbei primär nicht um eine Befriedigung des Geruchssinnes, sondern des Geschmackssinnes der Wirte sich handelt. Wenn wir das Exsudat der Symphilen in obenerwähnter Weise als ein flüssiges ätherisches Fettprodukt ansehen, das an der Luft rasch verdunstet, dürften wir wohl den bisherigen Beobachtungstatsachen am besten gerecht werden, welche auch die berauschende Wirkung seines Genusses auf die leckenden Ameisen bestätigen.

Clavigerinae und überhaupt für weitaus die meisten Symphilen unter den Myrmecophilen ist letztere Auffassung zweifellos die richtige. Für manche physogastre Termitophilen wie *Xenogaster* und *Termitomimus* mag, wenn sie in größerer Zahl in einem Neste sich finden, aus der Beleckung der Gäste vielleicht auch ein wenngleich geringer Ernährungsvorteil sich ergeben. Einen Selektionswert für die Erhaltung der Wirtskolonie kann derselbe jedoch schwerlich besitzen, zumal diese Käfer nicht bloß aus dem Munde ihrer Wirte gefüttert werden, wie N. Holmgren (bei Wasmann Nr. 191) beobachtet hat, sondern auch als Räuber an der Brut ihrer Wirte sich vergreifen. Ein wirklicher Nahrungsaustausch kann wohl gesehen werden in den am Beginn seiner Arbeit von Wheeler erwähnten Erscheinungen, wo die aus dem Munde der Larven ausgeschiedenen Speicheltropfen von den Wärterinnen aufgeleckt werden. Aber die Beleckung der Exsudatorgane der Larven von *Pachysima* bietet wahrscheinlich ebenso wie die Beleckung ähnlicher Exsudatorgane von Symphilen bloß ein angenehmes Reizmittel für die Brutpflege. Für seine biologische Bedeutung besteht nur insofern ein Unterschied, als jener Reiz in der normalen Brutpflege artdienlich ist, in der Ausdehnung derselben auf die Symphilen dagegen fremddienlich, ja manchmal sogar für die Wirtsart selber nachteilig. Das sind Unterschiede, die für die Anwendung der Selektionstheorie auf die betreffenden Tatsachen eine nicht zu unterschätzende Tragweite besitzen.

Bei gewissen physogastran termitophilen Aleocharinen scheint allerdings ein wirklicher Nahrungsaustausch zwischen Gast und Wirt vorzuliegen, der Wheeler unbekannt blieb, und auf den ich hier aufmerksam mache. Auf den Schnittserien von *Xenogaster inflata* (Nr. 134, S. 299 u. Fig. 23; vgl. Fig. 24a S. 303) fiel mir die riesige Erweiterung des Vormagens auf, die schon bei jungen Exemplaren beider Geschlechter sich findet und andeutet, daß der Vormagen dieser Gäste eine Art Nahrungsspeicher bildet, aus welchem die Termiten sich durch den Mund der Käfer füttern lassen. Hier hätten wir dann eine wirkliche Trophallaxis zwischen Gast und Wirt, analog zur gegenseitigen Fütterung von Arbeitern der nämlichen Kolonie. Aber auch hier glaube ich nicht, daß man ihr einen Selektionswert zuschreiben kann, weil der Nachteil, welcher den Termiten aus der Pflege jener Gäste erwächst, den Ernährungsvorteil, den sie ihnen gewähren, reichlich aufwiegen dürfte. Mit der prinzipiellen Bedeutung der Trophallaxis werden

wir uns übrigens im nächsten Abschnitt eingehender zu beschäftigen haben. Hier seien noch einige Beobachtungstatsachen beigelegt, welche Wheeler zur Stütze seiner Parallele zwischen den Exsudatorganen der *Pachysima*-Larven und der Symphilen weiterhin erwähnt.

Er verweist (S. 317) auch auf die seitlichen Abdominalanhänge einer bei *Rhinotermes* in Zululand lebenden Tineidenlarve, welche Trägårdh (1907a) beschrieben hat und für Exsudatorgane ansieht, weil sie von Blut umgebenes Fettgewebe enthalten. Eine Beleckung dieser Larven durch die Termiten konnte Trägårdh jedoch nicht wahrnehmen, und er hält das Exudat derselben daher nur für einen „anlockenden Geruch“ (?). Es sei bemerkt, daß in meiner Sammlung auch termitophile Dipterenlarven mit ähnlichen, aber noch längeren, vielgliedrigen Seitenanhängen des Körpers sich befinden; sie stammen aus Nestern von *Microcerotermes Sikorae* Wasm. aus Madagaskar (Sikora!) und von *Microcerot. parvus* Havil. aus Transvaal (Dr. Brauns!). Gewisse Organe myrmecophiler Eucharinen (Chalcididen), welche Wheeler (1907a und 1910) bei *Orasema* und Reichensperger (1913) bei *Psilogaster* beschrieben hat, scheinen ebenfalls Exsudatorgane zu sein.

Von besonderem Gewicht für seine Trophallaxis erachtet Wheeler (S. 319) die von Nils Holmgren (1909, Termitenstudien I) aufgestellte Exsudattheorie bei den Termiten, nach welcher die Brutpflege dieser Insekten, namentlich aber die Pflege der Königin, auf den Exsudatgeweben derselben beruht, deren Beleckung die Naschhaftigkeit der Arbeiter reizt. Nach Escherich (1911) ist der „Exsudathunger“ der Termiten so groß, daß die Arbeiter von *Odontotermes Redemani* Wasm. sogar kleine Stücke aus der Cuticula des Hinterleibes der Königin mit ihren Oberkiefern losreißen, um reichlicheres Exsudat zu gewinnen. Die kleinen unregelmäßigen, braunen Flecke, die man häufig an diesen Königinnen (auch an jenen von *Odontotermes obesus* Ramb. nach den von P. Heim und P. Assmuth in meiner Sammlung befindlichen Exemplaren) findet, deutet daher Escherich als Narben der kleinen Wunden, die von den Arbeitern zur Befriedigung ihres Exsudathungers erzeugt werden. Daß die Brutpflege wie die Königinnenpflege bei den Termiten nicht auf Altruismus, sondern auf den höchst egoistischen Motiven der Naschhaftigkeit beruht, wird hierdurch zweifellos bestätigt. Ob man aber mit Wheeler hier von einem eigentlichen Nahrungsaustausch sprechen kann, scheint mir zweifelhaft. Die Königin und die Brut der Geschlechts-

tiere werden zwar, wie ihr Darminhalt beweist, aus dem Munde der Wärter mit flüssiger Nahrung (hauptsächlich Speicheldrüsen-sekrete nach Grassi und Sandias 1893) gefüttert¹⁾; aber der Darm der Arbeiter ist stets mit grobem erdigen Material gefüllt und daher schwärzlich gefärbt. Was sie als Lohn für ihre Brutpflege erhalten, scheint daher hier (wie bei der Symphilienpflege) mehr ein angenehmes Reizmittel als ein eigentliches Nahrungsmittel zu sein.

3. Ist die Verallgemeinerung des Prinzips der Trophallaxis berechtigt?

In der Brutpflege der geselligen Hymenopteren findet sich eine Reihe von Erscheinungen, welche einen wirklichen Nahrungsaustausch zwischen den Imagines und den Larven zeigen und zugleich auch die wahrscheinliche phylogenetische Stufenfolge in der Entwicklung dieser Beziehungen andeuten. Diesen Tatsachen wendet Wheeler (S. 320 ff.) nun seine Aufmerksamkeit zu. Nach den Beobachtungen von du Buysson (1903, 1905) und Ch. Janet (1903) sondern die Larven von *Vespa* aus ihrem Munde ein reichliches Speicheldrüsensekret ab, das nicht nur von den Arbeiterinnen, sondern auch von den Königinnen und den Männchen gierig aufgeleckt wird. Um dasselbe zu erlangen, beißen die Imagines mit ihren Kiefern sanft den Kopf der Larve. Roubauds (1916) schöne Schilderungen der Brutpflege von *Belonogaster* bieten zahlreiche Beispiele eines ähnlichen Nahrungsaustausches, für den er den Namen „Oecotrophobiosis“ vorschlug, den Wheeler jedoch durch „Trophallaxis“ ersetzen zu sollen glaubt. Die Entstehung der bei *Belonogaster* vorliegenden Verhältnisse sucht Roubaud durch den Vergleich mit *Synagris* zu erklären, wo die Mutterwespe, wenn sie die zur Nahrung ihrer Larve bestimmte Raupe zerkaut, selbst deren Flüssigkeit aufleckt, während bei *Belonogaster* bereits die Wespenlarve es ist, welche den Futtersafttropfen für ihre Wärterin hergibt. Ein weiterer Schritt ist, daß die Mitglieder einer Kolonie von sozialen Wespen nun auch selber mit ihren Mandibeln den Kopf der Larven drücken, um sie zur Abgabe jenes Tropfens zu veranlassen. Daß bei den sozialen Bienen bisher keine solche

¹⁾ Bei den pilzzüchtenden Termiten wird das von den Arbeitern verfütterte Nahrungsmaterial aus den Kohlrabiköpfchen des Pilzmycels gewonnen und ist wohl nur mit Speicheldrüsensekreten entsprechend vermischt.

Trophallaxis beobachtet ist, sucht Wheeler (S. 325) aus ihrem Übergang von der animalen zur vegetalen Kost zu erklären. Auch in dem Umstande, daß die Ameisen ihren Puppen eine sorgfältige Pflege zuwenden, obwohl sie keine flüssigen Exsudate als Entgelt von diesen erhalten, sieht er keine ernstliche Schwierigkeit gegen die „fundamentale Bedeutung“ der Trophallaxis für die Brutpflege; denn die Puppen haben einen für die Ameisen anziehenden Geruch (attractive odor) und sondern daher gleichsam flüchtige Exsudate (volatile exudates) ab wie gewisse Myrmecophilen; zudem werden sie in vielen Fällen zur Nahrung verwendet, nicht bloß bei den Dorylinen und den sklavenhaltenden Raubameisen (*Formica sanguinea*), welche fremde Puppen rauben und fressen, sondern auch Puppen der eigenen Kolonie werden manchmal bei Nahrungsmangel von den Arbeiterinnen verzehrt. Ich möchte beifügen, daß das nämliche auch für die Larven und die Eierklumpen gilt, besonders für die von den Arbeiterinnen selber parthenogenetisch erzeugten, die nach meinen Beobachtungen viel häufiger gefressen werden als die von der Königin stammende Brut. Daß bei Nahrungsmangel selbst frischentwickelte Arbeiterinnen der eigenen Kolonie verzehrt werden, kann ich ebenfalls aus meinen Beobachtungen an *Formica truncicola* bestätigen. Wheeler hat sogar eine *Pheidole*-Art aus Arizona beschrieben, welche während des Winters regelmäßig ihre eigenen grobköpfigen Soldaten auffrißt, weshalb er diese Ameise *Pheidole militica* nannte (S. 326)!

Was aus diesen und ähnlichen Erscheinungen folgt, ist meines Erachtens nur, daß die Ausübung der Brutpflege der geselligen Insekten in einer innigen Beziehung zu ihrer individuellen Naschhaftigkeit steht. Dieselbe wird teils durch die Beleckung der Eier, Larven und Puppen unmittelbar befriedigt, teils durch die aus dem Munde der Larven abgegebenen Verdauungssafttropfen, teils auch — durch das Auffressen der Brut oder der erwachsenen Koloniegenossen! Wäre jedoch diese Verbindung zwischen Brutpflege und individueller Naschhaftigkeit nicht durch die höheren Gesetze der Arterhaltung geregelt, so könnte überhaupt keine Brutpflege zustande kommen, sondern nur ein Brutfraß. Warum begnügen sich die Ameisen für gewöhnlich mit der sanften Beleckung ihrer Larven und Puppen oder mit den aus dem Munde der Pfleglinge abgegebenen Flüssigkeitstropfen? Warum verzehren sie nicht regelmäßig ihre so wohlschmeckenden Puppen, anstatt dieselben zu erziehen? In einem späteren Abschnitt

der vorliegenden Arbeit (Kap. VII, 3, S. 101 ff., 106 ff.) werde ich noch eigens zeigen, daß die zweckmäßige Regelung des Nahrungstriebes bei Ausübung der Brutpflege nicht erst durch „Naturzüchtung“ entstanden sein kann, sondern bereits die notwendige Voraussetzung bildet für die Möglichkeit eines „Brutpflege-Instinktes“. Hier genügt es uns, festzustellen: Die normale Brutpflege der sozialen Insekten ist keineswegs schlechthin eine Funktion ihrer individuellen Naschhaftigkeit. Wheelers „Nahrungsaustausch“ hat also bereits auf seinem ureigensten Gebiete, auf demjenigen der Beziehungen zwischen den Muttertieren oder den Wärterinnen und ihrer eigenen Brut, nur eine beschränkte Bedeutung als Erklärungsprinzip für das Wesen der sozialen Instinkte, ganz abgesehen davon, daß nicht jede Befriedigung der individuellen Naschhaftigkeit ein Nahrungsaustausch ist.

Die Befriedigung der Naschhaftigkeit der Pflegerinnen, die sowohl mit der Ausübung der normalen Brutpflege bei den sozialen Insekten, als auch mit der Ausdehnung derselben auf fremde Gesellschafter (Symphilen) verbunden ist, bildet ihrerseits wiederum einen Spezialfall eines allgemeineren Getzes, das nicht bloß für die Brutpflegeinstinkte, sondern für alle Instinkte gilt, und welches lautet: Die erblichen Instinkte werden individuell aufgelöst durch Reize, welche die Instinktätigkeiten angenehm machen¹⁾. Beim Geselligkeitsinstinkt der sozialen Insekten sind es hauptsächlich Geruchsreize, aber auch Geschmacksreize, durch welche jene Auslösung bewirkt wird; beim Brutpflegeinstinkt überwiegen sogar die Geschmacksreize vielfach über die Geruchsreize. Das Verdienst der Wheelerschen Untersuchung über die Trophallaxis besteht darin, die hervorragende Rolle der Geschmacksreize auf diesem Gebiete nachgewiesen zu haben. Die Adoptionsinstinkte²⁾ der sozialen Insekten, zu denen auch die Symphilieinstinkte gehören, beruhen auf einer Ausdehnung des Geselligkeits- und Brutpflegeinstinktes auf Angehörige fremder Tierarten und nehmen daher auch ihrerseits

¹⁾ Siehe meine Ausführungen über das Wesen des Instinktes in meiner Schrift: Instinkt und Intelligenz im Tierreich (Nr. 58), 3. Aufl. 1905 3. Kap. — Am Schlusse der vorliegenden Studie (Kap. VIII, 2, S. 116 ff.) werde ich auf das Instinktproblem zurückkommen.

²⁾ Über die Adoptionsinstinkte im Tierreich vgl. auch Nr. 59, 2. Aufl. 1900, 4. Kap. S. 123 ff.

Teil an der Auslösung der ersteren durch Geruchs- und Geschmacksreize. Wheeler (S. 333) meint zwar, es sei hohe Zeit, daß die „scholastischen Methoden“, die durch mich in jene biologischen Fragen eingeführt worden seien, aufgegeben werden. Ich sehe jedoch gerade in jenen „scholastischen Methoden“ eine tiefere philosophische Durchdringung der biologischen Probleme, die einen großen Vorzug besitzt vor der oberflächlicheren empirischen Betrachtungsweise; das wird sich im folgenden bei unserer Kontroverse über die Sympylie-Instinkte noch klarer zeigen. Darin begegnen sich übrigens unsere beiderseitigen Methoden, daß sie zur Ablehnung des anthropomorphischen Standpunktes in der Tierbiologie führen.

Wheeler geht nun in seiner Arbeit (S. 326 ff.) zu einer großzügigen Verallgemeinerung des Prinzips der Trophallaxis über, die wir näher prüfen wollen. Ausgehend von den trophischen Beziehungen zwischen dem Mutterinsekt und seiner Brut, welche den Zentralkreis bilden, läßt er die Trophallaxis mit dem Wachstum der Kolonie immer weitere Kreise ziehen, die er durch ein Diagramm veranschaulicht. Der erste dieser konzentrischen Kreise umfaßt alle erwachsenen Abkömmlinge des Mutterinsektes samt seiner Brut, also die ganze Stammkolonie; der zweite Kreis die fremden Arten von sozialen Insekten (fremde Ameisen bezw. Termiten), welche in der Kolonie sich eingenistet haben, also die soziale Symbiose; der dritte Kreis jene fremden Arten einzellebender Insekten, die in der Kolonie als Räuber, Parasiten oder Gäste leben, also die individuelle Symbiose; der vierte Kreis jene fremden Insektenarten, welche außerhalb der Nester leben und von den Ameisen „gemolken“ werden, also die Trophobiose; der fünfte Kreis jene Pflanzenarten, welche von den Ameisen besucht oder teilweise auch bewohnt werden (die Phytophylie). So haben also die Ameisen „ihre ganze lebende Umgebung, so weit es ihnen möglich war, in eine Ernährungsverbindung (trophic relationship) mit ihren Kolonien gezogen.“ — Im fünften seiner Kreise hätten übrigens auch die von den Ameisen (bezw. den Termiten) in ihren Nestern als Nahrung gesammelten oder kultivierten Pflanzen (körnersammelnde und pilzzüchtende Arten) erwähnt werden müssen. Ferner hätte zwischen den 4. und 5. Kreis noch ein eigener Kreis eingeschoben werden müssen, welcher die sehr wichtigen Nährbeziehungen der Jagdameisen zu ihren Beutetieren umfaßt. Dann wären die auf dem Nahrungstrieb der Ameisen beruhenden

biologischen Beziehungen, welche sie mit ihrer lebenden Umwelt verbinden, noch etwas vollständiger geworden.

Aber stellt denn dieses Schema wirklich eine successive Ausdehnung der Trophallaxis, des Nahrungsaustausches zwischen dem Mutterinsekt und seiner Brut dar? Das wird wohl jeder Kritiker bezweifeln. Wheeler verwechselt hier die Begriffe „Nahrungsaustausch“ und „Befriedigung des Nahrungstriebes“, die doch keineswegs identisch sind; der erstere Begriff ist viel enger als der letztere. Ein wirklicher Nahrungsaustausch kommt schon im Zentralkreise und im ersten der umgebenden Kreise nur insoweit vor, als die Larven aus ihrem Munde Flüssigkeitstropfen absondern, die von den Imagines aufgeleckt werden, oder insoweit die erwachsenen Individuen einander aus ihrem Munde gegenseitig füttern. Daß aber die Beleckung der Brut und die Beleckung der Königin und anderer Imagines den Pflegerinnen mehr biete als einen angenehmen Geschmacksreiz, wird man bestreiten können. Auch das gelegentliche Auffressen der eigenen Brut kann man doch nur höchst gezwungen einen Nahrungsaustausch nennen. Im zweiten der genannten Kreise, bei der sozialen Symbiose, kommen überhaupt nur die gemischten Kolonien in Betracht, nicht aber die weit zahlreicheren zusammengesetzten Nester, mit Ausnahme der Übergangsformen zwischen beiden (z. B. das Verhältnis von *Leptothorax Emersoni* und *glacialis* Wheeler zu *Myrmica*). Zwischen den übrigen Gastameisen und ihren Wirten besteht keine Trophallaxis, und noch viel weniger zwischen den zahlreichen Diebsameisen und ihren Nachbarn, es sei denn, daß man das Auffressen der Brut und der Nahrungsvorräte der letzteren durch erstere für einen „Nahrungsaustausch“ ausgeben will. Im dritten Kreise, bei der individuellen Symbiose, besteht wirkliche Trophallaxis höchstens zwischen manchen Symphilen und ihren Wirten, nicht aber bei den übrigen, weit zahlreicheren Klassen (den Synoeken, Synechthren und eigentlichen Parasiten), soweit letztere nicht Übergänge zur Symphilie bieten. Und bei der Symphilie selber handelt es sich in weitaus den meisten Fällen nur um einen angenehmen Geschmacksreiz, den die Beleckung der Gäste ihren Wirten gewährt, nicht aber um einen Nahrungsaustausch, wie oben (S. 14 f.) bereits ausgeführt wurde. Viele Symphilen werden ferner von den Ameisen zwar eifrig beleckt, aber nicht aus ihrem Munde gefüttert; so beispielsweise nach allen bisherigen Beobachtungen die Paussiden, die sich und ihre Larven als Räuber von der Brut ihrer Wirte ernähren;

hier fehlt also die Gegenseitigkeit des Nahrungsaustausches auch aus diesem Grunde. Daß im vierten und fünften Kreise, bei der Trophobiose und der Phytophilie, nur ein einseitiges, kein gegenseitiges Verhältnis bezüglich der Ernährung vorliegt, bemerkt Wheeler selbst; wirkliche Eigenschaften der Trophallaxis hier zu entdecken, ist mir nicht möglich. Die merkwürdigen Fälle von Trophobiosis, welche er (S. 328 ff.) anführt, namentlich aus den Beobachtungen Dodds (1912) über die Raupen von *Cyclotorna monocentra* und jenen von Chapman (1916) und Frohawk (1899 bis 1913) über jene von *Lycaena arion*¹⁾ sind zwar recht interessant und bieten manche Analogien mit der Symphilie; für die Trophallaxis sind sie jedoch nicht beweisender als andere Fälle der Trophobiose. Die Raupen dieser Schmetterlinge fressen zwar während ihres Aufenthaltes in den Ameisennestern räuberisch an der Ameisenbrut, aber sie werden von ihren Wirten nicht gefüttert, sondern bloß beleckt.

Die Ameisen haben allerdings ihre ganze lebende Umgebung in ihren Nahrungserwerb einbezogen, soweit es ihnen möglich war; aber nicht jede Befriedigung des Nahrungstriebes ist ein Nahrungsaustausch; deshalb ist die Verallgemeinerung des Wheelerschen Prinzips der Trophallaxis unhaltbar.

II. Die Symphilie-Instinkte und Wheelers Einwendungen gegen dieselben

1. Trophallaxis contra Symphilie-Instinkt?

Im letzten Abschnitt seiner Studie (S. 330 ff.) wendet sich Wheeler gegen meine Erklärung der Symphilie, wobei er sich auf seine vorhergehenden Ausführungen über die Trophallaxis beruft. Darin stimmen wir übrigens beide überein, daß die Symphilie ein Gegenseitigkeitsverhältnis, ein wirklicher Mutualismus ist, was von Escherich bestritten worden war, der in ihr nur ein

¹⁾ Wheeler schreibt „*Lycaena orion*“. Es handelt sich jedoch um die auch in England vorkommende *L. arion* L., nicht um die südosteuropäische *L. orion* Pall., deren Raupe ebenfalls myrmecophil ist (Aigner-Abafi 1898, 1899). Ferner zitiert Wheeler in seinem Literaturverzeichnis hierfür von Frohawk nur eine Arbeit von 1916, die aber nicht von Frohawk, sondern von Chapman ist (s. mein Literaturverzeichnis!). Endlich sind die Chapman 1916 von Wheeler in seinem Literaturverzeichnis zugeschriebenen beiden Arbeiten in dem betreffenden Band der Transact. Ent. Soc. London gar nicht vorhanden.

einseitiges, parasitisches Verhältnis sehen wollte. Denn die Symphilen bieten ihren Wirten für die von ihnen erhaltene Pflege eine Gegenleistung, ein „Kostgeld“ in Form von Exsudaten. Und wenn diese auch nicht zur Ernährung der Wirte beitragen, so erfüllen sie doch als Geschmacksreize einen ähnlichen biologischen Zweck wie die Trophallaxis, indem sie die Pflege der Gäste für ihre Wirte angenehm machen und dadurch die letzteren veranlassen, ihren Geselligkeits- und Brutpflegetrieb auch auf jene adoptiven Pfleglinge auszudehnen. Trophallaxis und Symphilie, Nahrungsaustausch und echtes Gastverhältnis, haben somit manche Berührungspunkte gemeinsam.

Aber Wheeler meint, durch seine Studie über die Trophallaxis seien meine Anschauungen über das Wesen und den Ursprung der Symphilie, wie ich sie 1910 (Nr. 173) zusammenfassend dargelegt hatte, widerlegt; es gebe keine Symphilie-Instinkte und keine Amikalsektion. Wie beweist er das? Ist es ihm vielleicht gelungen, die von mir damals angeführten Belege für meine Ansicht zu entkräften?

Ich hatte sowohl aus den Beobachtungen in freier Natur als aus meinen zahlreichen Experimenten über die internationalen Beziehungen der Ameisengäste die biologische Tatsache festgestellt, daß die Gastpflege der Ameisen vielfach bei verschiedenen Arten und Rassen der Wirte auf verschiedene Arten von Symphilen und deren Larven erblich eingestellt ist: so bei *Formica sanguinea* auf *Lomechusa strumosa*, bei *F. rufa* auf *Atemeles pubicollis*, bei *F. truncicola* auf *At. pubicollis truncicoloides*, bei *F. rufibarbis* auf *At. paradoxus*, bei *F. fusca* auf *At. emarginatus*. Hieraus hatte ich den naheliegenden Schluß gezogen: Also haben im Laufe der Stammesgeschichte der betreffenden Wirtsarten oder -rassen erbliche Differenzierungen und Spezialisierungen des Brutpflege-Instinktes derselben in bezug auf bestimmte Gäste stattgefunden; und diese Differenzierungen und Spezialisierungen nannte ich „spezifische Symphilie-Instinkte“. Wenn das Wesen der Arten (bezw. der elementaren Arten oder Unterarten) nach der neuen Vererbungslehre (Johannsen usw.) in der erblichen Reaktionsweise gegenüber äußeren Faktoren besteht, so gewinnen die Instinkte eine besondere Bedeutung als Art- bzw. Rassenmerkmale. In der Tat gehört die Neigung zur Pflege und Zucht von *Lomechusa strumosa* zum instinktiven Speziescharakter von *Formica sanguinea*, ebensogut wie ihre Neigung zu einer

bestimmten Form der abhängigen Koloniegründung und des fakultativen Sklavenhaltens zum instinktiven Speziescharakter dieser Ameise gehört (s. unten S. 28). Ebenso gehört auch die Neigung zur Pflege und Zucht von *Atemeles paradoxus* zum instinktiven Rassencharakter von *Formica rufibarbis*, und die Neigung zur Pflege und Zucht von *Atemeles emarginatus* zum instinktiven Rassencharakter von *Formica fusca*¹⁾. Wenn auch eine vorübergehende Aufnahme von *paradoxus* bei *fusca* und von *emarginatus* bei *rufibarbis* in künstlichen Nestern gelingt, so kommt es doch nicht zur dauernden Pflege der fremden Gastart bei der fremden Wirtsrasse, wie ich namentlich durch das 1910 (Nr. 173 S. 135) beschriebene Experimentum crucis bestätigte.

Wheeler dagegen behauptet, eine spezifische Differenzierung von „Symphilie-Instinkten“ gebe es nicht. Es seien nur schwache individuelle Verschiedenheiten (slight ontogenetic modifications), die auf dem plastischen oder „intelligenten“ Benehmen der Ameisen beruhen, im Verhalten der verschiedenen Wirtsarten gegenüber ihren verschiedenen Gastarten vorhanden (S. 334). — Diese Behauptung ist offenbar unrichtig; sie erledigt sich ohne weiteres, weil sie im Widerspruch mit den biologischen Tatsachen der Symphilienkunde steht. Trotzdem wollen wir uns nach den Beweisen umsehen, die er für seine Behauptung vorbringt.

„Den furchtbarsten Beweis“ (the most formidable argument) gegen die Existenz der Symphilie-Instinkte bieten nach Wheeler seine obenerwähnten Beobachtungen über die Trophallaxis. Er sucht dies folgendermaßen zu begründen. Erstens, wenn bei den sozialen Insekten die Beziehungen zwischen dem Mutterinsekt und seinen Nachkommen auf Nahrungsaustausch beruhen, so sei das offenkundig wesentlich dasselbe (clearly essentially the same), wie die Beziehungen zwischen den Ameisen oder den Termiten und ihren Symphilien; daher sei es unnötig anzunehmen, daß bei

¹⁾ Für mich ist gerade die konstante Verschiedenheit des instinktiven Verhältnisses, in welchem diese beiden Ameisenrassen zu jenen zwei *Atemeles*-Arten stehen, ein Hauptgrund, weshalb ich die neuerdings als *Formica fusca* subsp. *glebaria* Nyl. bezeichnete Ameise auch heute noch wie früher als bloße Varietät der Subspecies *rufibarbis* F. (als *rufibarbis* Var. *fusco-rufibarbis* For.), nicht aber als eigene Rasse betrachte. Denn bei ihr kommt wie bei *rufibarbis* stets nur *Atemeles paradoxus* vor, niemals *emarginatus* wie bei *fusca* in specie, ganz abgesehen davon, daß zwischen *rufibarbis* und *fusco-rufibarbis* auch morphologisch alle möglichen Übergänge vorkommen — manchmal sogar in einer Kolonie —, während zwischen *fusca* und *fusco-rufibarbis* keine solchen Übergänge zu finden sind.

diesen sozialen Insekten der ursprüngliche Brutpflegeinstinkt im Laufe der Stammesgeschichte spezialisiert oder modifiziert worden sei als Anpassung an bestimmte echte Gastarten. Zweitens, die Trophallaxis sei ebenso wie die Symphilie von seiten der Ameisen und der Termiten zurückführbar auf einen „mutualistischen Hunger“ oder „Exsudathunger“ (Holmgren); dieser Hunger sei aber ein Trieb, und Triebe seien bekanntlich der Entartung ausgesetzt. Die Neigungen der Ameisen und Termiten für ihre Symphilen seien also nichts weiter als Verirrungen des Nahrungstriebes.

Hierauf erwidere ich folgendes. Erstens, daß die Symphilie „wesentlich dasselbe“ sei wie die Trophallaxis, ist nicht bloß nicht „ganz klar“, sondern vielmehr ganz irrtümlich. Das habe ich oben (Kap. I, 3, S. 21) bei der Kritik jenes neuen Wheelerschen Prinzips bereits zur genüge gezeigt. Zweitens, daß die Gastpflege der Symphilen auf einem „Exsudathunger“ der Wirte, also auf ihrer Naschhaftigkeit individuell beruht, und daß diese Naschhaftigkeit eine Funktion ihres Nahrungstriebes darstellt, ist zwar richtig, beweist aber nicht das geringste gegen die Existenz spezifisch begrenzter Symphilie-Instinkte. Zudem ist es keineswegs neu, da auch ich die Gastpflege der Ameisen und der Termiten auf das individuelle Motiv ihrer naschhaften Vorliebe für angenehme Exsudate der Gäste zurückführte und hieraus erklärte, weshalb jene sozialen Insekten ihre Brutpflege in manchen Fällen sogar auf solche Gäste ausgedehnt haben, welche für die Art-erhaltung der Wirte schädlich sind. Daß die Symphilie nichts weiter sei als eine Verirrung des Nahrungstriebes, ist jedoch in seiner Allgemeinheit ebenso unrichtig wie die Behauptung Escherichs, daß sie nichts weiter als eine „soziale Krankheit“ der Wirtskolonien sei. Von einem Beweise dafür, daß die verschiedenen Formen der Gastpflege der Symphilen nur „slight ontogenetic modifications“ im individuellen Verhalten der Ameisen und der Termiten bedeuten, findet sich zudem in der ganzen Wheelerschen Argumentation keine Spur. Und doch wäre gerade das zu beweisen gewesen.

Aber Wheeler hat ein noch furchtbareres Argument gegen die Annahme erblicher Symphilie-Instinkte in Bereitschaft: Er erklärt dieselben für wesentlich gleichartig mit den individuellen Liebhabereien alter Jungfern für die Pflege von Katzen oder von Papageien oder von Affen. Dieser Analogiebeweis klingt so unglaublich, daß wir ihn hier wörtlich zitieren müssen (S. 333):

„If three of my maiden aunts are fond of pets and prefer cats, parrots and monkeys, respectively, I am not greatly enlightened when the family physician takes me aside and informs me sententiously that my aunt Eliza undoubtedly has an aelurophilous, my aunt Mary a psittacophilous and my aunt Jane a pitheophilous instinct, and that the possession of these instincts satisfactorily explains their behavior. It is only too apparent that the physician has merely called the stimuli that severally affect my aunts by Greek names plus a suffix indicating »fondness«, assumed their existence as entities in my aunts' minds and naively drawn them forth as »explanations«. It is high time that such scholastic methods of conducting biological inquiries were abandoned. *Entia non sunt multiplicanda praeter necessitatem* in the study of animal behavior as in other fields of research.“

Was beweist dieser Vergleich Wheelers gegen meine Annahme spezifischer Sympathie-Instinkte bei den Ameisen? Gar nichts; es sei denn, daß er uns auch nachweisen kann, seine drei hypothetischen Tanten Eliza, Mary und Jane gehörten zu drei verschiedenen Spezies oder Rassen von Primaten, und ihre betreffenden Neigungen zur Pflege von Katzen oder von Papageien oder von Affen seien in ihrem respektiven Stamme erblich. Dann würde die Parallele allerdings etwas besser klappen.

Die nämlichen hypothetischen „maiden aunts“ werden von Wheeler später (S. 335) nochmals zu demselben Zwecke ins Feld geführt, um die Sympathie-Instinkte zu widerlegen. Nur haben sie hier eine besondere Neigung dafür, daß ihr Bettzeug nach Lavendel rieche. Zu seinen Tanten gesellen sich ebendort als Kronzeugen auch einige seiner Junggesellen-Freunde (bachelor friends), welche Havannazigarren bevorzugen und nicht dazu überredet werden können, die einheimischen Glimmstengel (the domestic variety) zu rauchen.

Ich kann über diese Beweismethode wohl ruhig zur Tagesordnung übergehen. Mein lieber Kollege Wheeler hat sich durch dieselbe jedenfalls das Verdienst erworben, seine Leser zu erheitern, wenn er auch ihren Verstand nicht davon zu überzeugen vermochte, daß ich „für jede geringfügige Eigentümlichkeit im Leben der Ameisen einen spezifischen Instinkt verlange“. Der Grundsatz „*entia non sunt multiplicanda ultra necessitatem*“, auf den Wheeler sich beruft, war mir bereits längst bekannt, zumal er auch eines der „scholastischen Prinzipien“ ist.

2. Der spezifische Symphylie-Instinkt in der *Lomechusa*-Pflege und seine Entwicklung

Ernstlicher geht Wheeler (S. 331 ff.) auf die *Lomechusa*-Pflege von *Formica sanguinea* ein, welche ich als Hauptstütze für die Annahme spezifischer Symphylie-Instinkte und der Amikalselektion angesehen hatte. Prüfen wir seine Einwände, welche zeigen sollen, daß die stammesgeschichtliche Entwicklung eines auf *Lomechusa strumosa* bezüglichen Pflegeinstinktes auf seiten der Wirtsameise unmöglich gewesen sei.

a) Erster Einwand Wheelers. Er übersieht den tatsächlichen Unterschied zwischen den individuell erworbenen und den durch Vererbung übertragenen Instinktmodifikationen

Die Weibchen von *sanguinea* — so meint Wheeler — schenken dem Käfer, der in ihren Kolonien beherbergt wird, gar keine Aufmerksamkeit. Daher könnten sie, da sie doch als Fortpflanzungsindividuen die Trägerinnen der Vererbung sind, nur durch eine „Inspiration“ den Instinkt zur *Lomechusa*-Pflege erworben haben. — Dieser Einwand beruht auf mangelhafter Kenntnis der Tatsachen. Daß auch die geflügelten jungen Weibchen von *sanguinea* mit den *Lomechusa* sich gelegentlich beschäftigen, habe ich schon vor dreißig Jahren (am 30. Juni 1889) zum erstenmal beobachtet. Ich sah auch, daß die geflügelten Weibchen und die *Lomechusa* sich gegenseitig die Mundgegend beleckten, wie es zwischen befreundeten Ameisen üblich ist. Die *sanguinea*-Weibchen, welche später neue Kolonien gründen, kennen also die *Lomechusa* als angenehmen Gast und Koloniegenossen nicht bloß durch Inspiration. Zwischen dem Geruch von *Lomechusa* und den angenehmen Geschmackserfahrungen, die dieser Käfer bietet, konnte sich demnach bei ihnen eine feste Assoziation, ein „erbliches Engramm“ nach Semons Theorie¹⁾ bilden, das in seiner Übertragung auf die Arbeiterinnen die erbliche Neigung zur *Lomechusa*-Pflege bewirkt. Dieses Engramm gehört tatsächlich

¹⁾ Ich gebrauche diese Terminologie hier nur deshalb, weil sie heute vielfach bei den Biologen angenommen ist, nicht weil ich sie selber für besser halte als die alte Ausdrucksweise. Wer die nachwirkenden Assoziationen lieber als „Residuen“ bezeichnen will, mag es tun. Bezüglich der Mnemetheorie schließe ich mich im wesentlichen der Kritik V. Haeckers (1914) an. Vergl. hierüber auch oben im Vorwort S. III und in Nr. 229, S. 127.

zum instinktiven Speziescharakter von *Formica sanguinea* (s. oben S. 23f.), wie ein Vergleich mit *F. fusca* und *rufibarbis* zeigt, welche andere „erbliche Symphilie-Engramme“ besitzen, die sich auf die Pflege von *Atemeles emarginatus* bzw. von *paradoxus* beziehen. Also hat Wheelers erster Einwand nur eine neue Bestätigung erbracht für meine Annahme „spezialisierter Symphilie-Instinkte“.

Besonders lehrreich für die Unterscheidung zwischen individuell erworbenen und erblich übertragenen Instinktmodifikationen ist ein Vergleich zwischen dem Verhalten der Herren und der Sklaven gegenüber *Lomechusa strumosa* in den *sanguinea*-Kolonien. Während die Herren eine erbliche Neigung zur *Lomechusa*-Pflege bekunden, indem die Käfer und ihre Larven auch in solchen Kolonien, die bisher keine *Lomechusa* besaßen, unmittelbar aufgenommen und gastlich gepflegt werden, ja sogar in „autodidaktischen Kolonien“, die ich aus frisch entwickelten Arbeiterinnen bildete, welche noch niemals persönliche Bekanntschaft mit *Lomechusa* gemacht hatten, sofort wie alte Bekannte behandelt wurden¹⁾, beruht das Benehmen der Sklaven gegenüber *Lomechusa* und ihren Larven in den nämlichen *sanguinea*-Kolonien auf anderen psychologischen Grundlagen. Die Arbeiterinnen von *fusca* und *rufibarbis*, welche die normalen Hilfsameisen von *sanguinea* sind, sieht man zwar meist mit demselben Eifer und in derselben Weise an der Pflege der *Lomechusa* und ihrer Larven sich beteiligen wie die Herren. Ich habe diese Erscheinung 1909 (Nr. 164, S. 148) als eines der interessantesten Beispiele von „Instinktregulationen“ bei den Ameisen erwähnt und psychologisch auf den Nachahmungstrieb zurückgeführt (Nr. 164, S. 116). Denn ich hatte früher in anderen Fällen (siehe schon Nr. 24, S. 594ff.) beobachtet, daß die Sklaven weniger mit den *Lomechusa* sich abgaben als die *sanguinea* selber, ja sogar bei der Aufnahme neuer fremder *Lomechusa* in die betreffende Kolonie anfangs die Käfer mißtrauisch mit geöffneten Kiefern anfahren. Es geschah dies besonders dann, wenn das Beobachtungsnest verhältnismäßig viele Sklaven im Vergleich zur Zahl der Herren besaß. Die Erklärung dieses verschiedenen Verhaltens der Sklaven ist darin zu suchen, daß in den selbständigen Kolonien von *fusca* und *rufibarbis* die *Lomechusa* stets im Anfang feindlich angegriffen wird

¹⁾ Siehe hierüber meine bereits 1889 angestellten Versuche (Nr. 24, S. 586—596, besonders S. 592 u. 662; ferner Nr. 210, S. 202).

(Nr. 24, S. 596 u. 641), und die einzelnen Ameisen erst allmählich durch individuelle Erfahrung lernen müssen, daß die Beleckung des fremden Gastes eine besondere Annehmlichkeit bietet; zu einer dauernden *Lomechusa*-Pflege kommt es hierbei nicht, und die Larven von *Lomechusa*, die ich diesen Kolonien gab, wurden einfach aufgefressen. Ferner wurden in der obenerwähnten auto-didaktischen *sanguinea*-Kolonie, in welcher ich auch einige *rufibarbis*-Arbeiterinnen als Hilfsameisen aus Kokons erziehen ließ, die von den *sanguinea* vollkommen gastlich behandelten *Lomechusa* trotzdem anfangs von den frischentwickelten Sklaven ziemlich heftig angegriffen (Nr. 24, S. 594), obwohl sie denselben „Koloniegeruch“ besaßen wie ihre Herren. Es ist somit ganz klar, daß *fusca* und *rufibarbis* keinen „erblichen Instinkt“ zur *Lomechusa*-Pflege haben; daher ist auch die Erscheinung, daß sie als Sklaven in den *sanguinea*-Kolonien sich mit den *Lomechusa* und deren Larven für gewöhnlich ebenso eifrig wie ihre Herren beschäftigen, nur als **ontogenetische** Modifikation ihres Instinktes zu betrachten, die auf den Einfluß des Benehmens ihrer Herren zurückzuführen ist, während es bei *Formica sanguinea* selber um eine **phylogenetische** Modifikation, um eine erbliche Neigung zur *Lomechusa*-Zucht sich handelt.

Gegenüber dem Irrtum Wheelers, der sämtliche Instinktmifikationen in der Gastpflege der Ameisen nur für „slight ontogenetic modifications“ hält, glaube ich hier endgültig gezeigt zu haben, daß zwischen den individuell erworbenen und den durch Vererbung übertragenen Modifikationen auf diesem Gebiete ein ganz bedeutender tatsächlicher Unterschied besteht. Auch bei der *Lomechusa*-Zucht von *F. sanguinea* kommen zwar, wie ich weiter unten (in 2, c, S. 34ff.) zeigen werde, heute noch wirkliche ontogenetische Modifikationen vor; aber sie dürfen nicht verwechselt werden mit den phylogenetischen (kleronomen), obwohl auch diese ursprünglich durch ontogenetische (embiontische) Vorgänge im Laufe der Stammesgeschichte sich allmählich ausgebildet haben müssen.

Durch den soeben geführten Nachweis, daß bei der *Lomechusa*-Pflege von *sanguinea* erbliche Instinktmifikationen tatsächlich vorliegen, ist auch schon die Frage entschieden, ob diese Ameise einen „spezifischen Symphilie-Instinkt“ für die Pflege von *Lomechusa* besitzt. Die Existenz desselben ist eine biologische Tatsache. Nach dem Grundsatz „contra

factum non valet illatio“ sind daher auch alle Beweise, welche Wheeler gegen die Möglichkeit der Entwicklung eines derartigen Instinktes vorbringt, eigentlich schon entkräftet. Auch wenn wir nicht fähig sein sollten, zu erklären, wie dieser Instinkt entstehen konnte, so müßten wir uns doch mit der Tatsache abfinden, daß er besteht.

**b) Zweiter Einwand Wheelers. Ist eine Vererbung erworbener Instinkt-
abänderungen bei sozialen Insekten möglich, und auf welcher Grundlage?**

Wheeler (S. 332) betont weiterhin die Unmöglichkeit, daß die Arbeiterinnen von *sanguinea* ihre individuell erworbenen Eigenschaften, also auch die Neigung zur *Lomechusa*-Pflege auf ihre Nachkommen übertragen können, weil sie sich für gewöhnlich nicht fortpflanzen und somit keine „Nachkommen“ haben. Eigentlich ist dieser Einwand schon durch den (S. 27 unter 2, a) erbrachten Nachweis erledigt, daß auch die geflügelten Weibchen, welche Trägerinnen der Vererbung sind, mit den *Lomechusa* sich beschäftigen, bevor mit dem Beginn der Pseudogynen-Erziehung in der betreffenden Kolonie die Weibchenerziehung unterdrückt wird¹⁾. Trotzdem muß ich diesen Einwand hier berücksichtigen, weil er eine Wiederholung der bekannten, schon von Weismann und andern gegen die Möglichkeit einer Vererbung erworbener Eigenschaften in den Kolonien der sozialen Insekten erhobenen Schwierigkeit ist, welche lautet: „Die Arbeiterinnen, welche die zu vererbenden Instinktmodifikationen erwerben, pflanzen sich nicht fort; die Geschlechtsindividuen aber, welche sich fortpflanzen, nehmen nicht teil an der Erwerbung jener Instinktmodifikationen.“ Obwohl das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften trotz aller Fortschritte der modernen experimentellen Vererbungslehre immer noch eines der dunkelsten in der ganzen Deszendenztheorie ist, so glaube ich doch, daß wir ohne diese Vererbung namentlich die Entwicklung der Instinkte unmöglich zu erklären vermögen. Die Entstehung neuer organisch-psychischer Anlagen, bezw. die Veränderung schon vorhandener Anlagen oder die Neukombination derselben muß zweifellos auf entsprechenden Veränderungen des Erbplasmas in den Keimzellen der Vererbungsträger (der Geschlechtsindividuen) beruhen; aber jene kleinen Mutationen der Erb-

¹⁾ Siehe hierüber Nr. 205, (1915), S. 261 ff.

anlagen. (der „Gene“) werden doch nicht unabhängig von den Umweltsfaktoren erfolgen, welche auch die instinktiven Tätigkeiten der Arbeiterinnen modifizieren. Obwohl die Art der Induktion geheimnisvoll bleibt, durch welche die Umweltsfaktoren auf eine sensible Periode der Keimzellen einwirken, so müssen wir doch einen gesetzmäßigen Zusammenhang der äußeren mit den inneren Entwicklungsursachen annehmen, der zur Erklärung der erblichen Anpassungen auch auf dem Gebiete der Myrmecophilie und Termitophilie unentbehrlich ist. Ich befinde mich hierin in Übereinstimmung mit W. Johannsens (1915), O. Hertwigs (1916) und J. Reinkes (1911, 1916, 1918) Anschauungen.

Vielleicht ließe sich für unsern Fall ein Zusammenhang der individuell erworbenen Instinktmodifikationen der Arbeiterinnen mit entsprechenden Mutationen in der Keimesanlage der Fortpflanzungsgeschlechter folgendermaßen annehmen, allerdings nur hypothetisch. Obwohl die Beleckung der Gäste für die Wirte keinen Nährwert, sondern nur einen Reizwert besitzt, so werden doch durch die häufige Beleckung der Exsudatororgane der Gäste bestimmte Reizstoffe, die aus den Exsudatgeweben derselben stammen, in den Kropf der Arbeiterinnen aufgenommen. Diese übertragen dann bei der Fütterung der Weibchen und Männchen (bezw. der Larven derselben) jene Reizstoffe aus ihrem Munde auch auf die Fortpflanzungsgeschlechter, in denen sie durch den Stoffwechsel die Keimzellen beeinflussen. Möglicherweise läßt sich auf diesem Wege eine Verbindung herstellen zwischen den individuell erworbenen (embiontischen) Veränderungen, welche durch die Plastizität der Instinkte in den Neuronen der gastpflegenden Arbeiterinnen vor sich gingen, und der erblichen (kronomen) Fixierung derselben in der Keimesanlage des Nervensystems der Fortpflanzungsgeschlechter, welche die Grundlage für die Entstehung „spezifischer Symphilie-Instinkte“ bildet. Daß auf trophischem Wege auch Mutationen in der Instinktanlage in den Genen des Keimplasmas verursacht werden können, ist an und für sich nicht geheimnisvoller, als der Zusammenhang der psychischen mit der organischen Entwicklung in der Tierwelt überhaupt ist.

Zur Milderung der gegen die Entwicklung der sozialen Instinkte in den Insektenstaaten auf dem Wege der Vererbung erworbener Eigenschaften erhobenen Schwierigkeiten dürften folgende Momente zu berücksichtigen sein:

Erstens: Die Differenzierung der Instinkte von Weibchen und Arbeiter ging Hand in Hand mit der morphologischen Differenzierung der Kasten und speziell mit der Differenzierung der Gehirnbildung derselben: Die Weibchen übertragen ihre eigenen Instinkte in modifizierter Form auf die Arbeiter. Je höher die Gehirnbildung der letzteren sich im Laufe der Entwicklung spezialisiert im Gegensatz zu jener der Weibchen, desto größer werden auch die Unterschiede in den Instinkten beider. Ursprünglich wären ja die fortpflanzungsfähigen Weibchen die einzigen Trägerinnen des Brutpflegeinstinktes und seiner mannigfachen Derivate, und sie sind es heute noch bei der selbständigen Koloniegründung durch isolierte Weibchen. Die Forschungen der letzten Jahrzehnte über die abhängige Koloniegründung bei den Ameisen, an denen Wheeler ein großer Teil des Verdienstes zukommt, haben bestätigt, daß die Instinkte der parasitischen und dulotischen Ameisen in der betreffenden Form der Koloniegründung der Weibchen gleichsam schon vorgebildet und begründet sind.

Zweitens: Ein weiteres Moment zur Erklärung der Instinktdifferenzierung zwischen Weibchen und Arbeiterkaste, das bisher vielleicht zu wenig berücksichtigt worden ist, liegt in der fakultativen Parthenogenese. Die sich parthenogenetisch fortpflanzenden Arbeiterinnen der Ameisen erzeugen fast immer Männchen (wie bei den Bienen), nur in wenigen Ausnahmefällen Arbeiterinnen¹⁾. Bei *Formica* gehen jedenfalls stets nur Männchen aus den von Arbeiterinnen gelegten Eiern hervor. Wenn diese Männchen sich mit Weibchen fremder Kolonien paaren, so ist die Möglichkeit gegeben, daß sie durch sogenannte „latente“ d. h. „geschlechtsbegrenzte“ Vererbung ihre elterlichen Arbeiter-eigenschaften auf die Arbeiterinnen übertragen, die von diesen Weibchen abstammen. Da sehr zahlreiche Beobachtungen über parthenogenetische Erzeugung von Männchen besonders bei *Formica*-Arten vorliegen, ist es nicht unwahrscheinlich, daß auch in normalen Kolonien, welche noch eine befruchtete Königin besitzen, die Männchen vielfach nicht aus den unbefruchteten Eiern der Königinnen, sondern aus jenen von Arbeiterinnen herstammen. Allerdings fehlen hierüber zurzeit noch entscheidende

¹⁾ Nach den Beobachtungen von Reichenbach (1902) an *Lasius niger*, von Comstock (bei Wheeler 1903, a) an *Lasius niger americanus*, von Tanner (1892) an *Atta cephalotes* usw.

Beobachtungen und Versuche, deren Ausführung praktisch auf große Schwierigkeiten stößt, da man es den Eiern nicht ansehen kann, von wem sie gelegt worden sind, und da die Eiablage der Arbeiterinnen selbst in weisellosen Kolonien, welche, ohne eine Königin zu besitzen, viele Männchen erzeugen, nur äußerst selten direkt beobachtet werden kann. In einer von mir bei Luxemburg gefundenen *pratensis*-Kolonie¹⁾, welche schon 1903 keine Königin mehr hatte, wurde sowohl von den Arbeiterinnen, die ich in Beobachtungsnester brachte, als auch von jenen, die im natürlichen Neste zurückblieben, von 1903—1905 alljährlich eine ungeheure Menge von Eiern gelegt, aus denen sich — soweit sie nicht von den Arbeiterinnen wieder aufgefressen wurden — Tausende von Männchen entwickelten. Trotz der unzähligen Eier, die in meinen betreffenden Versuchsnestern von den Arbeiterinnen dieser Kolonie gelegt wurden, glückte es mir kein einzigesmal, eine Arbeiterin direkt bei der Eiablage, sondern nur bei der Beleckung und beim Auffressen der Eier zu beobachten. Wenn eine Königin in dieser Kolonie gewesen wäre, hätte ich somit die in ihr erzeugten Männchen für Abkömmlinge der Königin, nicht der Arbeiterinnen ansehen müssen. Da diese *pratensis*-Kolonie den *Atemeles pratensoides* 1903 zahlreich beherbergte und sicher auch schon in früheren Jahren, bevor ich sie fand, beherbergt hatte, konnten die in ihr erzeugten Männchen die Neigung der Arbeiterinnen zur *Atemeles*-Pflege durch ihre Paarung mit *pratensis*-Weibchen anderer Kolonien weiter verbreiten. Wenn nun bei *F. sanguinea* die in *Lomechusa*-haltigen Kolonien erzeugten Männchen ebenfalls gelegentlich aus Arbeiteriern stammen, so ist die Möglichkeit, daß durch ihre Paarung mit Weibchen anderer Kolonien die Neigung zur *Lomechusa*-Pflege sich auf die Arbeiterinnen der Nachkommenschaft übertrage, nicht von der Hand zu weisen. Daß in den *Lomechusa*-züchtenden Kolonien, auch nachdem die Weibchenerziehung bereits ausgefallen ist und die Pseudogynenerziehung begonnen hat, immer noch vereinzelt Männchen erzeugt werden, für die ich schon früher den parthenogenetischen Ursprung aus Arbeiterinnen vermutete (Nr. 205, S. 261 u. 276), sei hier nur vorübergehend erwähnt, weil ich auf dieses Stadium der *Lomechusa*-Pflege im folgenden Abschnitt (unter 2, c) zu sprechen komme.

¹⁾ Siehe über dieselbe Nr. 149 (1906); ferner Nr. 168 (1909), S. 15 Separ. Schaxel, Abhandlungen zur theoretischen Biologie. 4

c) **Dritter Einwand Wheelers.** Er übersieht die Unterscheidung zwischen der ererbten Neigung zur *Lomechusa*-Pflege und der individuellen Vervollkommnung der *Lomechusa*-Zucht.

Da in den *Lomechusa*-züchtenden *sanguinea*-Kolonien die Ameisenbrut teils von den *Lomechusa*-Larven aufgefressen, teils zu unfruchtbaren Pseudogynen erzogen wird, so daß die betreffenden Kolonien aussterben, kann durch sie — so meint Wheeler — kein „Instinkt“ zur Pflege von *Lomechusa* auf andere Kolonien übertragen werden. — Diesen Einwand habe ich selber längst erhoben, indem ich zeigte, daß *Formica sanguinea* durch ihre Neigung für *Lomechusa* ihren schlimmsten Feind selber züchtet, weil dadurch viele ihrer Kolonien für die Arterhaltung ausgeschaltet werden. Aber ich habe auch bereits die Lösung der Schwierigkeit angedeutet, welche darin liegt, daß wir in der *Lomechusa*-Pflege zwischen einem phylogenetischen und einem ontogenetischen Element zu unterscheiden haben: das phylogenetische (kleronome) Element ist die erbliche Neigung zur Pflege dieses bestimmten echten Gastes und seiner Larven; das ontogenetische (embiontische) Element liegt dagegen in der Vervollkommnung der *Lomechusa*-Zucht durch die individuelle Erfahrung der Ameisen in den *Lomechusa*-züchtenden Kolonien, die schließlich deren Untergang herbeiführt. Das erstere Element ist allen *sanguinea*-Kolonien gemeinsam; das letztere gestaltet sich verschieden sowohl in den aufeinanderfolgenden Stadien der *Lomechusa*-Zucht in einer und derselben Kolonie, als auch in verschiedenen Kolonien. Der phylogenetisch erworbene Instinkt von *sanguinea* für die *Lomechusa*-Pflege ist nur spezialisiert und determiniert in bezug auf seinen Gegenstand, nämlich *Lomechusa* und ihre Larven¹⁾; die Art und Weise der Erziehung des Gastes muß dagegen in den einzelnen Kolonien stets aufs neue erlernt werden, und zwar, wo sie den Wirten am besten gelingt, zu deren eigenem größten Schaden. Die phylogenetische Ausdehnung des eigenen Brutpflegeinstinktes auf diesen fremden Gast und auf seine Larven ist zwar keineswegs nützlich für die Wirtsart und steht daher im Widerspruch mit den Prinzipien der Naturselektion. Aber sie konnte doch durch Vererbung vermittelt werden, so lange sie die betreffenden Kolonien noch nicht für die Arterhaltung ausschaltete; dies tritt erst im letzten ontogenetischen Stadium der *Lomechusa*-Zucht ein.

¹⁾ Vergl. hierüber bereits Nr. 173 (1910) S. 133.

Die hierauf bezüglichen Tatsachen, welche Wheeler leider übersehen hat, sind bereits eingehend behandelt worden in meiner größeren *Lomechusa*-Studie von 1915 (Nr. 205, S. 260ff.) und wurden daselbst S. 280—281 kurz zusammengestellt. Ich will hier eine nochmalige Übersicht der tatsächlichen Verhältnisse geben, damit sie zu allgemeinerer Kenntnis der Biologen gelangen.

Die *Lomechusa*-Zucht in einer *sanguinea*-Kolonie beginnt damit, daß die aus anderen, bereits infizierten Kolonien herüberkommenden Käfer von den Ameisen vermöge ihrer erblichen Vorliebe für *Lomechusa* sofort aufgenommen und gastlich behandelt, beleckt und gefüttert werden. Die in der Kolonie zur Fortpflanzung gelangenden Weibchen von *Lomechusa* legen ihre jungen Larven¹⁾ bei der Geburt an die Eierklumpen der Ameisen, die ihnen zur Nahrung dienen; die älteren Larven werden gewöhnlich aus dem Kropfe der Wirte gefüttert. Schon jetzt bevorzugen die Ameisen die Pflege der Adoptivlarven, die weit rascher wachsen als die eigenen; aber sie behandeln erstere ganz nach Analogie der letzteren. Wenn eine *Lomechusa*-Larve zur Verpuppung reif ist, betten die Arbeiterinnen sie in einem Erdhügel ein, unter welchem die Larve ihren äußerst zarten Kokon spinnt, der bei jedem Versuch der Ameisen, den fertigen Kokon gleich den eigenen Kokons aus der Erdumhüllung hervorzuholen, zerreißt. Dann wird die Käferlarve wieder umhergetragen, aufs neue eingebettet und wiederum herausgeholt, wodurch schließlich der größte Teil der Larven zugrunde geht; nur diejenigen kommen durch, die von den Ameisen in ihren Erdgehäusen vergessen werden. Unter diesen Umständen ist an eine starke Vermehrung von *Lomechusa* in einer *sanguinea*-Kolonie selbstredend nicht zu denken, weil weitaus die meisten Individuen im kritischen Verpuppungsstadium umkommen; deshalb kann auch die Erhaltung der Wirtskolonie durch diese beginnende *Lomechusa*-Zucht noch nicht gefährdet werden. In diesem Stadium geht auch die normale Erzeugung und Pflege der Ameisenbrut noch ruhig ihren alten Gang weiter. Daher werden in solchen Kolonien wie gewöhnlich zuerst in jedem Jahr die geflügelten Geschlechter der Ameise erzogen und dann erst die Arbeiterinnen, ohne eine Mischung von Arbeitererziehung

¹⁾ Die Beweise für die Viviparität von *Lomechusa strumosa* und *Atemeles pubicollis truncicoloides* siehe in Nr. 205, B und in Nr. 216. — Über die verschiedenen Larvenstadien von *Lomechusa* und *Atemeles* und ihre Ernährungsweise siehe Nr. 205, C, S. 363—377 u. Tafel X.

mit Weibchenerziehung. Die jungen Weibchen von *sanguinea* gründen dann nach dem Paarungsfluge neue Kolonien in gewohnter Weise und können die Neigung zur *Lomechusa*-Pflege, an der sie auch selber gelegentlich teilnahmen, auf ihre Nachkommenschaft übertragen. Die Männchen solcher Kolonien können, selbst wenn sie nicht parthenogenetisch erzeugt sind, ebenfalls als Träger einer latenten Vererbung hierzu mitwirken, da sie ja aus Kolonien stammen, deren weibliche Kasten die Neigung zur *Lomechusa*-Pflege besaßen.

Diesen ganzen ersten Abschnitt der Entwicklung der *Lomechusa*-Zucht in den einzelnen Kolonien von *sanguinea* möchte ich als den palingenetischen bezeichnen, weil hier die Ausübung derselben nur auf den ererbten Bahnen der Übertragung der eigenen Brutpflege auf den fremden Gast beruht. Hierauf folgt dann in vielen Kolonien — wenn nämlich die tatsächliche *Lomechusa*-Pflege in der Kolonie nicht unterbrochen wird durch Auswanderung der Käfer (Nr. 205, S. 286ff) — der zweite Abschnitt in der *Lomechusa*-Zucht, den ich den caenogenetischen nennen möchte, weil hier durch individuelle Abweichungen vom normalen Brutpflegeinstinkt der Arbeiterinnen neue Bahnen eingeschlagen werden.

Je länger die *Lomechusa*-Pflege in einer Kolonie andauert, je öfter sie wiederholt wird, desto einseitiger richtet sich der Pflgetrieb der Ameisen auf die fremde Brut zum Nachteil der eigenen, und desto mehr nimmt auch die eigene Brutpflege einen pathologischen Charakter an, während die fremde Brutpflege vervollkommnet wird, indem die *Lomechusa*-Larven bei der Verpuppung in Ruhe gelassen werden. Zuerst fällt die eigene Weibchenerziehung aus, weil die *Lomechusa* zu den bevorzugten Geschlechtstieren der Kolonie geworden sind; dann werden auch die Arbeiterinnen kleiner und kümmerlicher, endlich tritt eine pathologische Mischung von Arbeiter- und Weibchenerziehung ein, welche zur Entstehung der krüppelhaften Pseudogynen führt, die weder für die Fortpflanzung noch für die häuslichen Arbeiten tauglich sind¹⁾. So geht die Kolonie ihrem Untergang entgegen, zumal die zahlreich erzeugten *Lomechusa*-Larven einen immer größeren Teil der

¹⁾ Nur vereinzelt beteiligen sich die Pseudogynen noch am Transport der Brut bei Störung der Kolonie, an den Nestarbeiten und der Verteidigung gar nicht mehr; ich nannte sie daher „feige und faul“. — Über die verschiedenen Formen der Pseudogynen bei *F. sanguinea*, siehe Nr. 168 (1909), S. 52ff.

Eier und jungen Larven der Ameisen auffressen, und überdies durch die Fütterung der rasch wachsenden Adoptivlarven aus dem Munde der Wirte den eigenen Larven die Nahrungsvorräte entzogen werden. Vereinzelt, meist kleine Männchen werden in diesem Stadium noch erzogen, wahrscheinlich aus parthenogenetischen Eiern der Arbeiterinnen. Die Zahl der alten, meist mageren Weibchen, die man in den pseudogynenhaltigen Kolonien findet, ist trotz des Ausfalls der Weibchenerziehung manchmal eine beträchtliche (über ein Dutzend), weil die Kolonie, die zu Beginn der *Lomechusa*-Pflege in viele Zweigkolonien sich zersplittert hatte, mit dem Rückgang der Bevölkerungszahl sich wiederum in einem Neste konzentriert (Nr. 205, S. 275 ff.); aber die von diesen Weibchen gelegten Eier dienen zum größten Teil den *Lomechusa*-Larven als Nahrung. Manchmal, aber nur selten — bei meiner fünfjährigen Exatener Statistik (Nr. 205, S. 262) nur in 4 unter 52 pseudogynenhaltigen Kolonien — tritt eine rückläufige Bewegung in der Pseudogynenerziehung ein, indem es zur Erziehung von Macropseudogynen kommt, die durch allmähliche Übergänge zu zwei verschiedenen geflügelten Weibchenformen führen, zu einer normalen, langflügeligen, schmalrückigen (dolichopteren, steno-noten) und zu einer anormalen, kurzflügeligen, breitrückigen (brachypteren, macronoten) Weibchenform¹⁾. Ob auf diesem Wege eine Kolonie vor dem Untergang gerettet werden kann, vermochte ich tatsächlich nicht festzustellen. Wenn diese Weibchen, wie die Entwicklung ihrer Ovarien nahelegt, fortpflanzungsfähig sind, so könnte durch sie eine Vererbung der Neigung zur *Lomechusa*-Zucht auch in dem letzten caenogenetischen Stadium der Kolonie noch ermöglicht werden. Aber ich schreibe diesen aus der Macropseudogynenerziehung hervorgehenden Weibchen ebenso wie den wahrscheinlich parthenogenetisch erzeugten Männchen der pseudogynenhaltigen Kolonien nur eine geringe phylogenetische Bedeutung zu. Das Hauptgewicht für die Erblichkeit der Neigung zur *Lomechusa*-Pflege liegt meines Erachtens jedenfalls im ersten Abschnitt der Entwicklung dieser Kolonien, den ich als den palingenetischen bezeichnete. Daher bemerkte ich schon 1915 (Nr. 205, S. 281):

„Die Vervollkommnung der *Lomechusa*-Zucht, die mit der Pseudogynenerziehung Hand in Hand geht, vollzieht sich meines Erachtens stets aufs neue in den betreffenden Ameisenkolonien

¹⁾ Siehe Nr. 168, S. 57 und Nr. 205, S. 262, 264 und 272.

als ‚individuelle Modifikation‘ der Arbeiterinstinkte, aber — NB.! — auf der erblichen Grundlage der Differenzierung des Brutpflegeinstinktes von *sanguinea* in bezug auf eine bestimmte echte Gastart, nämlich *Lomechusa strumosa* (siehe Nr. 173). Die Steigerung jener Instinktmodifikation kann sich auf seite der Ameisen nicht mehr vererben, wenn man von den seltenen Fällen der durch Macropseudogynenerziehung entstehenden Weibchen und der parthenogenetisch in pseudogynen Kolonien erzeugten Männchen absieht. Den Gästen (*Lomechusa*) dagegen kommen jene individuellen Fortschritte der Ameisen in der Pflege der Adoptivlarven auch stammesgeschichtlich, d. h. für die folgenden Generationen zugute“, weil sie gerade in den pseudogynenhaltigen Kolonien am besten erzogen werden und am zahlreichsten sich vermehren.

d) **Vierter Einwand Wheelers. Die Verbreitung von *Lomechusa* und deren Bedeutung für die stammesgeschichtliche Entwicklung der *Lomechusa*-Pflege**

Lomechusa sei — so meint Wheeler (S. 332) — nur „ein sehr sporadischer Parasit“, der in einigen Gegenden zwar häufig vorkomme, aber in anderen Teilen des Verbreitungsgebietes von *sanguinea* völlig fehle. Wasmann habe ferner nicht gezeigt, daß die *Lomechusa*, wenn man sie in Kolonien der letzteren Gegenden bringe, von den Ameisen mit weniger Aufmerksamkeit behandelt werde als in jungen, bisher noch nicht infizierten Kolonien solcher Gegenden, wo der Parasit gemein ist. Da *Lomechusa* in England sehr selten sei, könne ein diesbezüglicher Versuch gemacht werden, indem man an Donisthorpe *Lomechusa* vom Kontinent sende, um sie zu den britischen *sanguinea* zu setzen. „Ich wette, daß, wenn sie aus Deutschland kämen, sie dennoch gastlich beleckt und gefüttert würden durch die Ameisen Albions.“ Wasmann könnte sich immerhin darauf berufen, daß *Lomechusa* früher viel häufiger und weiter verbreitet gewesen sei; aber wenn das zuträfe, dann müßte ja *Formica sanguinea* durch diesen Schmarotzer längst ausgerottet sein, zumal die Wirtsameise selbst wieder ein Brutparasit einer andern Ameise (*F. fusca*) ist und daher auch ihrerseits von einem Wirte abhängt.

Dieser Einwand enthält mehrere Teile, die wir einzeln prüfen wollen. — Die Angabe Wheelers, daß *Lomechusa strumosa* nur ein sporadischer Gast von *sanguinea* sei, entbehrt des Beweises und ist tatsächlich nicht zutreffend. Das Verbreitungsgebiet dieses

Gastes erstreckt sich vielmehr ebensoweit wie dasjenige seiner Wirtsameise, wobei wir nur Europa berücksichtigen, da es in dem noch wenig erforschten Asien noch verschiedene andere, sehr ähnliche *Lomechusa*-Arten gibt, deren Wirtsameisen noch nicht kritisch feststehen¹⁾. *Lomechusa strumosa* ist von Skandinavien und Finnland bis Sizilien (var. *sicula* Fiori), und vom Kaukasus (var. *caucasica* Wasm.) bis Holland und England bei *Formica sanguinea* gefunden worden. In meiner Sammlung befinden sich Exemplare aus den verschiedensten Teilen Europas. Es ist daher sehr unwahrscheinlich, daß sie in irgendeinem Teil des europäischen Verbreitungsgebietes von *sanguinea* völlig fehlen sollte. Sie schien ehemals auch in Holland zu fehlen, bis ich sie im Mai 1884 in Holländisch-Limburg entdeckte. Sogar bei Exaten mußte ich drei Jahre lang suchen, bis ich die erste *Lomechusa* fand, obwohl ich ebendort in meiner Statistik von 1895—1899 (Nr. 205, statistische Karte) auf einem Gebiete von 4 Quadratkilometer sechs „*Lomechusa*-Pseudogynenbezirke“ mit einigen Tausend *Lomechusa* feststellen konnte! Man muß sie eben zu finden wissen, und dazu bietet das Vorhandensein von Pseudogynen in einer *sanguinea*-Kolonie den besten Schlüssel. *Lomechusa* schien ferner in England, wo Donisthorpe 1906 sie „wiederentdeckte“, äußerst selten zu sein, bis er schließlich 1916 auch den früher von ihm bezweifelte Zusammenhang der *Lomechusa* mit den Pseudogynen bestätigt fand (s. Donisthorpe 1917 u. 1918). Es ist daher gar nicht mehr nötig, deutsche *Lomechusa* nach England zu verschiffen, um zu erproben, ob sie wirklich ein „internationaler Gast“ von *F. sanguinea* ist. Weshalb man den Käfer auch dort, wo er nicht selten ist, nur schwer findet, ist aus meinem eingehenden Bericht über den Lebenslauf von *Lomechusa* (Nr. 205, besonders S. 282—321) für jeden ersichtlich, der sich dafür interessiert; neben den häufigen Wanderungen, die sie trotz ihrer Einwirtigkeit von einem Neste der Wirtsameise zum andern unternimmt, ist auch der Umstand hieran schuld, daß sie den größten Teil des Jahres (im Sommer einerseits und im Winter andererseits) völlig unterirdisch in den tiefsten Nestgängen sich aufhält. Zweifellos gibt es überall, im ganzen Verbreitungsgebiet von *sanguinea* zahlreiche Kolonien dieser Ameise, die noch frei von *Lomechusa* sind, weil der Käfer ja erst aus den bereits infizierten Kolonien

¹⁾ Siehe die Tabelle im III. Kap. der vorliegenden Arbeit (unten S. 47).

in die von den Weibchen nach dem Paarungsfluge neugegründeten Kolonien einwandern muß. „Häufig“ wird man ihn deshalb nur in alten Infektionsgebieten, d. h. in den *Lomechusa*-Pseudogynenbezirken antreffen; diese Infektionsgebiete sind zugleich auch die ältesten *sanguinea*-Gebiete in der betreffenden Gegend, die schrittweise durch die *Lomechusa*-Zucht ausgerottet werden, während anderswo neue sich bilden (Nr. 205, S. 277 ff.). Liegen die neugegründeten Kolonien zufällig weit ab von einem alten Infektionsherd, so können Jahrzehnte vergehen, bis der Käfer sich in ihnen einstellt; und während er diese Kolonien allmählich infiziert, entstehen anderswo wiederum neue *sanguinea*-Kolonien und ganze *sanguinea*-Gebiete¹⁾, die noch frei von *Lomechusa* sind. Das ist nach meinen Darlegungen über die Lebensweise dieses Gastes selbstverständlich. Aber ich wette: überall in Europa, wo *Formica sanguinea* häufig ist, wird man schließlich auch *Lomechusa strumosa* finden, wenn man sie zu suchen versteht. Diese Wette werde ich wahrscheinlich gegenüber meinem Kollegen Wheeler gewinnen.

Dagegen gewinnt er zweifellos eine andere Wette, die er selber vorgeschlagen hat: Daß nämlich auch deutsche *Lomechusa* von den britischen *sanguinea* gastlich aufgenommen, beleckt und gefüttert würden wie alte Bekannte. Alle meine Versuche über die „internationalen Beziehungen“ von *Lomechusa strumosa*, nicht bloß die schon 1892 (Nr. 24) veröffentlichten, sondern auch die in den folgenden zwanzig Jahren neu angestellten, haben übereinstimmend ergeben, daß *Lomechusa* für *sanguinea* tatsächlich „vollkommen international“ ist, d. h. daß sie von fremden *sanguinea* überall unmittelbar aufgenommen und gastlich gepflegt wird. Wie früher in Holländisch Limburg, so fand ich dies später in Böhmen, Rheinland, Luxemburg usw. bestätigt, auch wenn ich für meine Versuche solche Kolonien wählte, welche sicher selbst noch keine *Lomechusa* beherbergt hatten und in deren weitem Umkreis keine *Lomechusa*-haltigen Kolonien sich befanden. Auch die Art und Weise der Pflege von *Lomechusa* und ihren Larven ist in den verschiedenen Gegenden die nämliche. Der Käfer wird aus dem Munde der *sanguinea* stets wie eine Ameisenlarve gefüttert, nicht wie eine befreundete Ameise, weil er bei der Aufforderung

¹⁾ Großenteils durch Zweigkoloniebildung. Siehe Nr. 59, 2. Aufl., S. 75 ff.; Nr. 146, S. 201; Nr. 168, S. 48; Nr. 205, S. 275 Anm. 1.

zur Fütterung nie die Vorderfüße erhebt, um die Wangen der Ameise zu streicheln, wie dies die in ihrem Benehmen weit ameisenähnlicheren *Atemeles* tun (vgl. das Titelbild S. 1), die wegen ihrer Doppelwirtigkeit eine größere Initiative gegenüber ihren Wirten betätigen. Obwohl ich keine Gelegenheit hatte, deutsche *Lomechusa* durch Ameisen Albions aufnehmen zu lassen, bin ich doch sicher, daß der Erfolg dieses Versuches ein vollkommen positiver sein würde. Dafür steht mir ein schon 1892 (Nr. 24, S. 651) mitgeteiltes argumentum a fortiori zur Verfügung, welches die politische Anspielung Wheelers auf das reelle Gebiet der Ameisenpsychologie überträgt. Der Geruch von *Lasius fuliginosus* ist nach meinen Erfahrungen viel unangenehmer und abscheuerregender für *Formica sanguinea*, als die Marke „made in Germany“ für Geschäftsleute Albions ist. Ich rieb also eine *Lomechusa* mit dem Saft von zwei zerquetschten Arbeiterinnen von *Lasius fuliginosus* gründlich ein und setzte sie dann in das Beobachtungsnest von *sanguinea*. Hier wurde sie trotz des ihr anhaftenden feindlichen Geruches von den Ameisen schon bei der ersten Berührung mit den Fühlerspitzen wiedererkannt, während eine mit demselben feindlichen Dufte künstlich behaftete *sanguinea*-Arbeiterin aus der nämlichen Kolonie von ihren eigenen Gefährtinnen wütend angegriffen, mit Gift bespritzt und längere Zeit umhergezerrt wurde! Ich schließe hieraus wohl mit Recht: wenn sogar der Geruch von *Lasius fuliginosus*, der die *sanguinea* in blinde Wut zu versetzen pflegt, die sofortige Wiedererkennung von *Lomechusa* durch ihre Wirte nicht zu verhindern vermochte, so muß das „Geruchsgedächtnis“, das diese Ameise für ihren Gast besitzt, ein sehr tief wurzelndes, ja ein erblich befestigtes sein. Wheeler hat somit, indem er die von ihm vorgeschlagene Wette gewinnt, nur meine Ansicht glänzend bestätigt, daß *sanguinea* einen erblichen Instinkt für *Lomechusa* besitzt, und daß die Pflege und Zucht dieses Gastes nicht bloß auf „slight ontogenetic modifications“ im individuellen Benehmen der Ameisen beruht.

Für diesen Nachweis ist es übrigens einerlei, ob die betreffende *sanguinea*-Kolonie, zu der man die *Lomechusa* versetzt, durch breite Länderstriche und Meeresarme von den aktuell *Lomechusa*-pflegenden Kolonien getrennt ist, oder ob sie bloß einen Kilometer oder weniger von letzteren entfernt liegt. Um den Beweis für die Erblichkeit der Neigung zur *Lomechusa*-Pflege bei *sanguinea* zu

führen, genügt es vollkommen, daß die Arbeiterinnen der betreffenden Kolonie noch niemals individuelle Bekanntschaft mit einer *Lomechusa* gemacht haben; dann kann die unmittelbare Aufnahme des Käfers nur auf einer erblichen Anlage beruhen, welche die Mitglieder dieser Kolonie von ihren Vorfahren her besitzen. Diesen Nachweis habe ich aber durch meine Versuche über die internationalen Beziehungen von *Lomechusa* längst erbracht, besonders durch den Versuch mit der autodidaktischen *sanguinea*-Kolonie, die aus frisch aus dem Kokon gezogenen Arbeiterinnen einer *Lomechusa*-freien Kolonie gebildet worden war (s. oben S. 28). Die unmittelbare Aufnahme von *Lomechusa* hat sich hier als eine ererbte Eigentümlichkeit von *sanguinea* erwiesen, die von der individuellen Erfahrung der Ameise unabhängig ist.

Nur noch ein Punkt in Wheelers viertem Einwand harret der Erledigung. Er meint, wenn dieser Gast früher häufiger und weiter verbreitet gewesen wäre als gegenwärtig, so müßte die Wirtsameise durch ihn bereits längst ausgerottet sein, zumal sie selber als Raubameise wiederum abhängig ist von der Koloniegründung mit *fusca*; daher könne sie unmöglich einen „erblichen Instinkt“ für die *Lomechusa*-Pflege erworben haben, weil sie sonst längst nicht mehr existierte. — Diese Schwierigkeit ist bereits oben (unter 2, c. S. 36) beseitigt worden, wo ich zwischen dem palinogenetischen und dem caenogenetischen Abschnitt in der *Lomechusa*-Zucht unterschied, wie sie in den einzelnen Kolonien sich abspielt. Im ersten Abschnitt wird die betreffende Kolonie durch die *Lomechusa*-Pflege noch nicht ausgeschaltet für die Art-erhaltung, sondern erst im zweiten. Im ersten Abschnitt ist auch die Vermehrung des Käfers durch die „unzweckmäßige“ Behandlung seiner Larven im Verpuppungsstadium wesentlich eingeschränkt; erst im zweiten Abschnitt kann eine stärkere Vermehrung desselben eintreten, die dann zum Untergang der Kolonie führt, aber nicht zum Untergang der Art, weil während des ersten Abschnittes durch die geflügelten Weibchen dieser Kolonie bereits anderswo neue Kolonien gegründet worden sind. Ferner beschränkt sich auch im zweiten Abschnitt die eigentliche *Lomechusa*-Zucht auf wenige, von den Ameisen ausgelesene Pärchen, die man noch in der Tiefe des Nestes findet, wenn die übrigen Käfer nach der Paarung die Kolonie wiederum verlassen haben und auf Infektionswanderung gegangen sind (vgl. Nr. 205 S. 282—305). Dadurch wird einerseits die zu starke Vermehrung von *Lomechusa* in den bereits infizierten

Kolonien gehemmt und die Lebensdauer der letzteren verlängert, während andererseits die Verbreitung des Käfers in der betreffenden Gegend befördert wird.

Wenn also, wie ich annahm, die Vererbung der auf *Lomechusa* bezüglichen Instinktmodifikation von *sanguinea* wesentlich im ersten Abschnitt der Entwicklung der *Lomechusa*-Zucht in den einzelnen Kolonien vermittelt wird, so fällt Wheelers Bedenken selbstverständlich fort. Bestehen bleibt nur die Tatsache, daß die *Lomechusa*-Pflege überhaupt für das Wohl der Wirtsart nicht nützlich, sondern schädlich ist, und daß daher die Erwerbung einer auf diese Pflege bezüglichen Instinktmodifikation von seiten der Wirtsameise im Widerspruch mit den Prinzipien der Selektionstheorie steht; jene Modifikation kann nicht durch die Naturzüchtung sondern nur trotz der Naturzüchtung entstanden sein auf grund von organisch-psychischen Vererbungsgesetzen. Die Prüfung der von Wheeler gegen die Möglichkeit der Entwicklung eines „Symphylie-Instinktes“ von *F. sanguinea* erhobenen Einwände hat somit nur eine Reihe wichtiger Bestätigungen für meine Ansicht ergeben.

Daß die Weibchen von *sanguinea* für ihre Koloniegründung auf die Arbeiterinnen von *fusca* als Hilfsameisen angewiesen sind, bildet ferner nicht, wie Wheeler meint, eine Erhöhung der durch *Lomechusa* drohenden Gefahr, sondern ist im Gegenteil ein neuer positiver Faktor zur Lösung der Frage, warum die jungen, erst in Entstehung begriffenen *sanguinea*-Kolonien noch nicht durch *Lomechusa* geschädigt werden können. Denn die Arbeiterinnen in der neuen gemischten Kolonie sind ja anfangs nur *fusca*, erst mit der Erziehung der Brut der Königin erscheinen Arbeiterinnen von *sanguinea*, und diese bleiben noch lange an Zahl hinter den *fusca* zurück. Wie ich aber oben (S. 28) bereits bemerkte bei dem Vergleich des Benehmens der Herren und der Sklaven in den *sanguinea*-Kolonien gegenüber *Lomechusa*, nimmt *fusca* (desgleichen *rufibarbis* und var. *fusco-rufibarbis*) in ihren selbständigen Kolonien diesen Gast nicht nur nicht unmittelbar auf, sondern verhält sich gegenüber seinem Eindringen in die Kolonie entschieden feindlich. Sogar in bereits älteren gemischten Kolonien, in denen die Sklaven noch relativ zahlreich sind, setzen sie der Aufnahme von *Lomechusa* durch ihre Herren manchmal Schwierigkeiten in den Weg. Erst allmählich, mit der zunehmenden Zahl und dem zunehmenden Alter der *sanguinea* entwickelt sich jene instinktive

Hegemonie der Herren über ihre Sklaven, welche durch „Instinktregulation“ das Benehmen der *fusca* (bezw. der *rufibarbis*) gegenüber *Lomechusa* und ihren Larven demjenigen der *sanguinea* gleichförmig macht (s. oben S. 28). In den Anfangsstadien der gemischten Kolonie stehen dagegen umgekehrt die Herren noch ganz unter dem instinktiven Einfluß ihrer Hilfsameisen. Die Koloniegründung mit *fusca* bedeutet somit für die jungen *sanguinea*-Kolonien ein wirksames Schutzmittel gegen die *Lomechusa*-Infektion, nicht aber eine neue Gefährdung ihrer Existenz durch die *Lomechusa*.

Die nämliche Instinktregulation wie in den jungen Raubkolonien *sanguinea-fusca* beobachtete ich auch in den temporär gemischten Adoptionskolonien *pratensis-fusca*, *rufa-fusca*, *truncicola-fusca* und *exsecta-fusca*, deren Entwicklung ich in meinen Beobachtungsnestern mehrere Jahre lang verfolgte. Sie unterscheiden sich von den Raubkolonien *sanguinea-fusca* als gemischte Kolonien nur dadurch, daß in letzteren später neue Arbeiterinnen der Hilfsameisenart, die aus geraubten Puppen stammen, als sekundäre Hilfsameisen oder „Sklaven“ neu hinzukommen, nachdem die primären Hilfsameisen ausgestorben sind, mit deren Hilfe die Kolonie von der Königin gegründet worden war. Deshalb bleiben sie dauernd gemischt¹⁾, während die temporär gemischten Kolonien nach dem Aussterben der primären Hilfsameisen wieder einfache Kolonien werden. Das Verhältnis der Herren zu den primären Hilfsameisen ist in den erwähnten Adoptionskolonien dasselbe wie in den jungen Raubkolonien: Die Herren werden anfangs von ihren Hilfsameisen vollständig bevormundet und stehen unter der Instinktregulation der letzteren. Das ist nur scheinbar das Gegenteil des psychologischen Verhältnisses, das zwischen den Herren und ihren Sklaven in den alten Raubkolonien obwaltet, wo die Sklaven unter der Instinktregulation ihrer Herren stehen; denn das psychologische Prinzip ist in beiden Fällen das nämliche; die Instinktregulation wird ausgeübt von der an Zahl und individuellem Alter der Arbeiterinnen²⁾ überwiegenden Ameisenart.

¹⁾ Nur sehr selten — durchschnittlich in 1 unter 40 Kolonien sowohl bei der Exatener wie bei der Luxemburger Statistik der *sanguinea*-Kolonien — sind keine Sklaven vorhanden, und zwar gerade in den volkreichsten Kolonien. Siehe Nr. 168, S. 47—48; Nr. 210, S. 290.

²⁾ Nach meinen früheren, in Nr. 146 (1905) S. 213 mitgeteilten Beobachtungen

In bezug auf die internationalen Beziehungen der Gäste, die ich zu jenen jungen, natürlich gemischten Kolonien setzte, ergab sich folgerichtig die nämliche Erscheinung: In den ersten Jahren der Entwicklung der Kolonie werden die Gäste der Hilfsameisenart bevorzugt auch von den Herren, selbst wenn diese in ihren eigenen ungemischten Kolonien jene Gäste überhaupt nicht aufnehmen, während später umgekehrt die Sklaven sich der Gastpflege ihrer Herren anpassen. Besonders hübsch zeigte sich dies bei *Atemeles emarginatus*, der bei allen meinen Versuchen mit reinen *rufa*- oder *pratensis*-Kolonien sofort totgebissen wurde, während er in den gemischten Kolonien *pratensis-fusca* und *rufa-fusca* von den *pratensis* und *rufa* ebenso gastlich behandelt wurde wie von den *fusca*¹⁾.

Was hier über den Wechsel der Instinktregulation²⁾ in den gemischten Kolonien gesagt wurde, gilt selbstverständlich zunächst nur für die gemischten Kolonien von *Formica*-Arten. Die Amazonenameise (*Polyergus rufescens* Ltr.), in deren mit *F. fusca* oder *rufibarbis* gemischten Kolonien die Sklaven weit

und Versuchen erreichen die Arbeiterinnen von *F. fusca*, *rufibarbis*, *pratensis*, *rufa* und *exsecta* gewöhnlich nur ein Alter von $2\frac{1}{2}$ —3 Jahren, die Königinnen dagegen ein solches von über 10 Jahren. Neuerdings konnte ich jedoch bei mehreren *Formica*-Arten eine längere Lebensdauer der Arbeiterinnen feststellen. In einem Beobachtungsnest von *F. truncicola* (aus Lippspringe), das ich von Juni 1915 bis November 1917 hielt, erreichten die letzten ♀♀ ein Alter von $3\frac{1}{2}$ Jahren. In einer gemischten Raubkolonie von *F. sanguinea* mit *picea* (aus der Heerler Heide), das ich von April 1915 bis Oktober 1918 hielt, erreichten einige *picea* ein Alter von fast 4 Jahren, einige *sanguinea* ein solches von $4\frac{1}{2}$ Jahren. Lubbock (1883, S. 34—35), berichtet über eine noch höhere individuelle Lebensdauer von *Formica*-♀♀. In einem Nest von *sanguinea-fusca* wurden die letzten *fusca* 5, die letzten *sanguinea* über 5 Jahre alt. Einige ♀♀ von *F. cinerea* lebten in einem seiner Nester sogar 6 Jahre lang, und ♀♀ von *F. fusca* und *Lasius niger* sogar über 6 Jahre(?).

¹⁾ Siehe über *pratensis-fusca*: Nr. 21 und 210, S. 173 ff.; über *truncicola-fusca*: Nr. 146, S. 132—140 und S. 162—165; über *rufa-fusca*: Nr. 162, S. 260—266 u. 268; über *exsecta-fusca*: Nr. 162, S. 302—304; über *sanguinea-fusca* etc.: Nr. 164, S. 116 bis 120 u. 148. — Es sei noch bemerkt, daß die biologisch schwierig erscheinende Entwicklung einer kleinen, dem *Atemeles paradoxus* ähnlichen Form zu den größeren *Atemeles* der *pubicollis*-Gruppe durch Anpassung an neue Larvenwirte aus der *rufa*-Gruppe nur denkbar erscheint im Anschluß an die Gründung neuer Kolonien bei der *rufa*-Gruppe als Adoptionskolonien mit Hilfe von Arbeiterinnen der *fusca*-Gruppe. Nur müßte in diesem Falle *rufibarbis* die Hilfsameise gewesen sein, da *Atemeles paradoxus*, der mit *pubicollis* sehr nahe verwandt ist, *rufibarbis* (bezw. *fusco-rufibarbis* = *glebaria*) als Larvenwirt hat. Siehe die folgende Tabelle im III. Kapitel.

²⁾ Weitere Beispiele über Instinktregulationen bei Ameisen s. Nr. 164, S. 147—148.

zahlreicher sind als die Herren — in den gemischten Kolonien von *sanguinea*, sowohl in den normal, wie in den anormal gemischten, ist das Zahlenverhältnis gerade umgekehrt¹⁾ — steht nicht bloß permanent unter der Instinktregulation ihrer Hilfsameisen, sondern ist auch vollkommen psychisch abhängig von letzteren wegen der Verkümmderung ihrer häuslichen Instinkte, welche die Schattenseite der glänzenden Überentwicklung ihrer auf den Sklavenjagden betätigten kriegerischen Befähigung darstellt. Daher hat *Polyergus* gar keine eigenen Gäste, sondern bloß jene seiner Sklavenarten. Die Symphilen unter denselben (*Atemeles paradoxus* bzw. *emarginatus* und deren Larven, sowie *Hetaerius ferrugineus*) werden nur von den Sklaven gastlich gepflegt, von den Herren dagegen völlig ignoriert oder höchstens mit den Fühlern gestreichelt (z. B. *Atemeles paradoxus* in Nr. 168, S. 96). Aus der großen Zahl der Sklaven und ihrem reichlichen Nahrungserwerb (durch die Raubzüge der Herren) in den *Polyergus*-Kolonien ist es erklärlich, daß ich beispielsweise bei Luxemburg die größten und schönsten Exemplare von *At. paradoxus* nicht in den selbständigen *rufibarbis*-Kolonien fand, sondern in der sehr starken *Polyergus-rufibarbis* Kolonie I (Nr. 168, S. 90).

III. Über das Alter des Gastverhältnisses der *Lomechusini* und insbesondere desjenigen von *Lomechusa strumosa*

Durch seinen vierten Einwand hat Wheeler auch die Frage nach dem Alter des Gastverhältnisses von *Lomechusa* zu *Formica* berührt. Ich glaube, auf diese interessante Frage hier mit Rücksicht auf die Entwicklung der Symphilie-Instinkte etwas näher eingehen zu sollen. Je älter die Anpassung eines echten Gastes an seine normale Wirtsameise ist, je früher sie in der Stammesgeschichte der letzteren sich ausbildete, desto stärker werden auch die instinktiven Bande sein, welche Gast und Wirt heute noch wechselseitig verknüpfen. Daher können wir auch umgekehrt in manchen Fällen aus den heutigen Beziehungen der Ameisen zu bestimmten echten Gästen zurückschließen auf das Alter des Gastverhältnisses.

¹⁾ Siehe hierüber besonders Nr. 21, S. 49, 55; Nr. 59, 2. Aufl. S. 55; Nr. 168, S. 47, 89 ff.; Nr. 210, S. 49, 55, 269 ff., 290 ff.

Ich habe 1906 (Nr. 154) in meiner Arbeit „Beispiele rezenter Artenbildung bei Ameisengästen und Termitengästen“ (S. 46—49, bzw. 568—571) einen Überblick über die hypothetische Stammesentwicklung der *Lomechusini* gegeben. „Relativ rezent“ ist dieselbe deshalb zu nennen, weil die Ameisen geologisch erst im Tertiär als Großmacht in der lebenden Natur auftreten (s. oben S. 1). Ich ergänze hier die damaligen Ergebnisse durch neue Gesichtspunkte.

1. Die oekologischen Verhältnisse der Gegenwart bezüglich des Gastverhältnisses der *Lomechusini*

Übersichtstabelle

I. *Lomechusa* Grav. Paläarktisch. Einwirtig: Bei *Formica*.

1. *Lomechusa strumosa* F. Ganz Europa. Normaler Wirt: *F. sanguinea* Ltr. (s. oben S. 39)¹). Auch die var. *caucasica* Wasm. (Leder!) und *sicula* Fiori (Fiori!) leben bei *F. sanguinea*.
2. *L. inflata* Zett. (*teres* Epp.). Lappland, Kaukasus. Bei „*Formica rufa*“ (Zetterstedt!)²).
3. *L. sibiria* Motsch. Daurien. Bei „*F. rufa minor*“ Motsch. (wahrscheinlich = *sanguinea* Ltr.)³). (Motschulsky!)
4. *L. Wasmanni* Reitt. Talysch-Gebirge (Transkaukasien). Bei „*Formica sanguinea*“ (Leder!).
5. *L. amurensis* Wasm. Amur. Wirt ungenannt (wahrscheinlich eine Rasse von *F. sanguinea*).

¹) Das gelegentliche Vorkommen von *L. strumosa* in Nestern von *F. rufa* L. (u. var. *rufa-pratensis* For.) und *pratensis* Deg. ist auf die Infektionswanderungen des Käfers nach der Paarungszeit zurückzuführen. Wenn es in einem *rufa*-Nest auch einmal zur Aufzucht der *Lomechusa*-Larven kommt, so bleibt die neue Generation doch nicht bei *rufa*, sondern kehrt zu *sanguinea* später zurück. Ein Beispiel einer solchen vorübergehenden *Lomechusa*-Infektion mit ebenfalls vorübergehender Pseudogynenerziehung bietet die Kolonie R¹ meiner statistischen Karte in Nr. 205 (sie liegt im *Lomechusa*-Pseudogynenbezirk II. nahe bei infizierten *sanguinea*-Kolonien). Auf das Verhältnis von *rufa*, *pratensis* und *truncicola* zu *L. strumosa* werde ich im folgenden (Kap. III, 4 a, S. 59 ff.) zurückkommen.

²) Die Wirtsangaben sämtlicher *Lomechusa* mit Ausnahme von *strumosa* sind, soweit sie überhaupt vorliegen, noch nicht kritisch nachgeprüft. Daß es sich um eine unserer großen *Formica*-Arten handelt, ist sicher. Aber *sanguinea* wurde früher nicht selten mit *rufa* verwechselt, sowie auch die Arten der *rufa*-Gruppe untereinander.

³) Vgl. Wasmann Nr. 5, S. 262 (18 Separ.), Nr. 38, S. 62 u. Nr. 56, S. 248.

6. *L. mongolica* Wasm. Nordmongolei. Wirt ungenannt (wahrscheinlich eine Rasse von *F. sanguinea*).
 7. *L. minor* Reitt. N. O.-Tibet-Nordmongolei. Wirt ungenannt (ob eine Rasse von *F. sanguinea*?).
- II. *Atemeles* Steph. Paläarktisch. Doppelwirtig: Käferwirt: *Myrmica*; Larvenwirt: *Formica*.
1. *Atemeles emarginatus* Payk. Ganz Europa.
Käferwirt: *Myrmica rubra* L. (sensu lato!)¹.
Larvenwirt: *Formica fusca* L. in specie. In Serbien: *F. cinerea* Mayr (Bönnner!)².
 2. *At. paradoxus* Grav. Ganz Europa.
Käferwirt: *Myrmica rubra* L. (s. lato).
Larvenwirt: *F. rufibarbis* F. und var. *fusco-rufibarbis* For. (*glebaria* Nyl.).
 3. *At. pubicollis* Bris. (*inflatus* Kr.) Sporadisch in Mittel- und Nordeuropa, mit Ausnahme Großbritanniens; auch in Spanien.
Käferwirt: *M. rubra* (s. lato).
Larvenwirt: *F. rufa* L. in sp. u. var. *rufo-pratensis* For.
 4. *At. pubicollis* subsp. *Foreli* Wasm. Vogesen.
Käferwirt: *M. rubra* L.
Larvenwirt: *F. sanguinea* Ltr. (Forel!)
 5. *At. pubicollis* subsp. *truncicoloides* Wasm. Westfalen.
(Käferwirt: *M. rubra* L.)
Larvenwirt: *F. truncicola* Nyl. (Wasmann!)
 6. *At. pratensoides* Wasm. Luxemburg.
(Käferwirt: *M. rubra* L.)
Larvenwirt: *F. pratensis* Deg. (Wasmann!)
 7. *At. siculus* Rottbg. Sizilien. Wirte ungenannt.
 8. *At. bifoveolatus* Bris. Ostpyrenäen. Wirte ungenannt.
 9. *At. Stangei* Reitt. Margelan. Wirte ungenannt.
 10. *At. sinuatus* Shp. Japan.
Käferwirt: „*Myrmica*“ (Lewis!).
Larvenwirt: Ungenannt.

¹) d. h. sämtliche kleine *Myrmica*-Arten und -Rassen umfassend (*laevinodis*, *ruginodis*, *scabrinodis*, *rugulosa*, *sulcinodis* usw.). Bei der häufigsten *Myrmica*-Art in der betreffenden Gegend ist er gewöhnlich am häufigsten (s. Wasmann Nr. 5).

²) Zu Vranje 4. April 1916 gefunden; in meiner Sammlung.

III. *Xenodusa* Wasm. Nearktisch. Doppelwirtig: Käferwirt: *Camponotus*; Larvenwirt: *Formica*¹⁾.

1. *Xenodusa cava* Lec. Östliche und mittlere Nordstaaten der Union (Wash., Pennsilv., Connect., Michig., Iowa, Wisc., Illin.) und S. O. Canada (Prov. Ontario und Manitoba).

Käferwirte: *Camp. pennsylvanicus* Deg. (Schwarz, Blanchard, Forel, Brues, Wheeler! usw.);
C. pennsylvanicus var. *ferruginea* F. (Fenyès!);
C. ligniperda var. *noveboracensis* Fitch. (*picta* For.) (Schwarz, Muckermann, Wickham, Wheeler!);
C. castaneus americanus Mayr (Reiff und Strickland!).

Larvenwirte: *Form. Schaufussi incerta* Em. (Wheeler!);
F. sanguinea rubicunda Em. (Muckermann!);
F. exsectoides For. (Mc. Cook!).

2. *X. montana* Cas. Californien, Colorado.

Käferwirte: *C. laevigatus* Sm. (Schwarz, Fenyès!);
C. herculeaneus L. var. *modoc* Wheel. (Fenyès!).

Larvenwirte: *F. subpolita* Mayr var. *camponoticeps* Wheel. (Wirtner!)²⁾;
F. neogagates Em. (Wheeler!)³⁾.

3. *X. reflexa* Walk. Insel Vancouver und westliche Nordstaaten der Union (Montana).

Käferwirt: *Camp. maculatus vicinus* Mayr var. *plorabilis* Wheel. (Mann!)⁴⁾.

¹⁾ Welches die normalen Wirtsarten unter den hier genannten sind, bleibt für die meisten *Xenodusa* noch festzustellen; ebenso auch, ob *X. cava* vielleicht je nach den Gegenden verschiedene Käferwirte bezw. Larvenwirte hat.

²⁾ In meiner Sammlung, von P. Jerome Schmitt O. S. B. erhalten aus Gaston, Col.

³⁾ Jallac, Lake Jahoe, Ca., 6200', 25. 7. 1915; nach brieflicher Mitteilung Wheelers; eine Larve samt Wirt in meiner Sammlung.

⁴⁾ Ein Exemplar von Mann aus Helena, Mont. erhalten samt Wirtsameise.

Da ich jetzt über ein reicheres Material an *Xenodusa* verfüge als bei meinen Arbeiten über diese Gattung 1894 (Nr. 38), 1896 (Nr. 56), 1897 (Nr. 69) und 1899

Schaxel, Abhandlungen zur theoretischen Biologie. 4

4. *X. Caseyi* Wasm. Colorado. Käferwirt noch unbekannt.

Larvenwirte: *F. subpolita* Mayr var. *camponoticeps* Wheel. und nov. var. (Wirtner und Schmitt)¹⁾.

5. *X. angusta* Fall. Californien.

Käferwirt: *C. fallax discolor* Buckl. var. *clarithorax* Wheel. (Fenyés!).

Larvenwirt noch unbekannt.

(Nr. 110), kann ich hier einige von mir und anderen Autoren bezüglich *X. reflexa* begangene Irrtümer richtig stellen. Sie muß als eigene „Art“ aufrecht erhalten werden, und ihre Synonymie gestaltet sich folgendermaßen:

Lomechusa reflexa Walk. 1866.

Atemeles reflexus Walk. Catal. Gemm. u. Harold 1868.

Atemeles cavus Lec. var. *hirsuta* Wasm. 1893 (Deutsch. Ent. Ztschr. S. 102).

Xenodusa reflexa Wasm. 1894 (Nr. 38).

Xenodusa cava Fauv. ex parte 1895 (Rev. d'Entom. p. 8).

Xenodusa cava Lec. var. *reflexa* Wasm. 1896 (Nr. 56).

Xenodusa montana Cas. var. *hirsuta* Wasm. 1896 (Nr. 56).

Xenodusa reflexa Walk. ist also weder identisch mit *X. cava* Lec., wie Fauvel 1895 behauptete, noch eine bloße Varietät von *cava* Lec. (Wasmann 1893, 1896), noch eine Varietät von *montana* Cas. (Wasmann 1896). Zur Unterscheidung der drei Arten der *cava*-Gruppe gebe ich folgende dichotomische Tabelle:

- a Halsschild unbehaart, die Fühler sehr schlank, mindestens von halber Körperlänge, die drei vorletzten Glieder reichlich dreimal so lang wie breit. Färbung rostrot. 5—6 mm. (Verbreitung s. oben): *Xenodusa cava* Lec. (1863).

Zu dieser Art gehört auch die var. *major* Wasm. 1899 (Nr. 110):

Körpergröße 6 mm, Fühler noch schlanker, Halsschild noch stärker quer, fast dreimal so breit wie lang.

- a' Halsschild dicht und fein kurz gelb behaart. Färbung mehr blaßgelbbraun . . . b
- b Fühler wie bei *cava* sehr schlank (das 2. Glied deutlich länger als breit, das 3. und 4. mehr als doppelt so lang wie breit, die drei vorletzten Glieder dreimal so lang wie breit). Seitenrand des Halsschildes stark aufgebogen, daher die Hinterecken (bei Oberansicht) spitz erscheinend. Größer, 5 mm. (Verbreitung s. oben): *Xenodusa reflexa* Walk. (1866).
- b' Fühler viel kürzer (das 2. Glied kaum so lang wie breit, das 3. und 4. nur um die Hälfte länger als breit, die drei vorletzten Glieder nur doppelt so lang wie breit). Seitenrand des Halsschildes weniger stark aufgebogen, daher die Hinterecken stumpf rechtwinklig. Kleiner, 4,5—5 mm. Südwest-Staaten der Union *Xenodusa montana* Cas. (1886).

¹⁾ Von P. Jerome Schmitt erhalten, in meiner Sammlung. Gaston und Cañon City, Col., 11. 4. 1900.

6. X. (*Pseudolomechusa*) *Sharpi* Wasm. Mexiko.

Käferwirte: *C. senex auricomus* Rog. (Flohr!);
C. maculatus picipes Ol. (Mann!).

Larvenwirte: *F. microgyna rasilis* Wheel. var. *nahua*
 Wheel. (Mann!);
F. rufibarbis F. var. *gnava* Buckl. (Mann!).

Zusammenfassung der obigen oekologischen Tatsachen

a) Sämtliche *Lomechusini*, die Gattungen *Lomechusa* und *Atemeles* in Eurasien und die Gattung *Xenodusa* in Nordamerika (inkl. Mexiko) umfassend, lassen heute ihre Larven bei Arten der Gattung *Formica* erziehen; ihre Larvenwirte sind also stets *Formica*.

b) Nur *Lomechusa* ist einwirtig, d. h. sie macht ihre ganze Entwicklung bei einer *Formica*-Art durch, die zugleich Käferwirt und Larvenwirt (Winterwirt und Sommerwirt) der betreffenden Gastart ist. *Atemeles* und *Xenodusa* dagegen sind doppelwirtig, d. h. sie leben als Käfer vom Herbst bis zum Frühjahr bei einer anderen Ameisengattung als jene ist, zu der sie zur Fortpflanzungszeit zurückkehren, um ihre Larven erziehen zu lassen, und bei der, somit ihr eigentlicher Entwicklungs-herd ist. Die *Atemeles* haben als Käferwirte (Winterwirte) unsere kleinen *Myrmica*-Arten (*M. rubra* L. sensu lato), die *Xenodusa* dagegen verschiedene Arten der Gattung *Camponotus*.

c) Die verschiedenen *Atemeles*-Arten und -Rassen haben gemeinschaftliche Winterwirte (Käferwirte), indem man in einem Neste von *Myrmica scabrinodis*, *ruginodis*, *sulcinodis* usw. nicht selten verschiedene Arten von *Atemeles* beisammen trifft, z. B. *emarginatus* und *paradoxus* (Wasmann!), *emarginatus* und *pubicollis* (Wasmann, Forel!). Ihre Sommerwirte (Larvenwirte) sind dagegen scharf getrennt, indem jede *Atemeles*-Art oder -Rasse nur bei einer bestimmten *Formica*-Art oder -Rasse ihre Larven erziehen läßt¹⁾ (siehe die Tabelle unter II, S. 48). — Für *Xenodusa* sind die Verhältnisse noch nicht so genau erforscht. Doch sind nach den bisherigen Beobachtungen von Schwarz, Wheeler, Muckermann, Wickham, Mann usw. die Winterwirte der ver-

¹⁾ Siehe besonders meine Arbeiten Nr. 149, S. 2, 179, S. 265 und 180, S. 56 (S. 2 Sep.).

schiedenen *Xenodusa*-Arten verschiedene *Camponotus*-Arten, während andererseits auch ihre Sommerwirte (Larvenwirte) aus der Gattung *Formica* verschiedene *Formica*-Arten sind (mit Ausnahme von *montana* und *Caseyi*??). Ferner scheint es, daß auch ein und dieselbe *Xenodusa*-Art mehrere verschiedene Winterwirte und ebenso auch mehrere verschiedene Sommerwirte haben kann (siehe *X. cava* und *Sharpi*). Doch müssen erst durch weitere Forschungen die normalen von den anormalen Wirtsfunden sicherer geschieden werden. Für *X. cava* steht es wohl bereits fest, daß sie wenigstens zweierlei verschiedene *Camponotus* als normale Winterwirte und zweierlei verschiedene *Formica* als normale Sommerwirte besitzt, ob aber in der nämlichen Gegend oder nur in verschiedenen Gegenden, muß noch festgestellt werden.

d) Unter unseren *Atemeles*-Arten lassen sich zwei Gruppen unterscheiden. Die kleineren Formen (*emarginatus* und *paradoxus*) sind in Europa ebensoweit verbreitet wie ihre betreffenden Larvenwirte (*F. fusca* bzw. *rufibarbis*), die zu den kleineren *Formica*-Arten gehören, und verteilen sich gewöhnlich auf eine große Zahl von Kolonien ihres *Formica*-Wirtes in der betreffenden Gegend. Die größeren *Atemeles* dagegen (*pubicollis*-Gruppe) sind in ihrer Verbreitung sporadisch beschränkt und kommen überdies meist nur in einigen oder wenigen „Zentralkolonien“ der betreffenden Wirtsart oder -rasse, die stets eine größere *Formica* ist, in der betreffenden Gegend vor (vgl. auch Nr. 173, S. 100, 180, S. 64 und 205, S. 290f.). Der häufigste der größeren *Atemeles*, *pubicollis* in specie, scheint in vielen Gegenden, wo sein Larvenwirt (*F. rufa* in sp.) häufig vorkommt, ganz zu fehlen. *At. pubicollis* subsp. *Foreli* (Larvenwirt *F. sanguinea*), *At. pubicollis* subsp. *truncicoloides* (Larvenwirt *F. truncicola*) und *At. pratensoides* (Larvenwirt *F. pratensis*) sind bisher überhaupt nur in einer oder wenigen Gegenden Mitteleuropas gefunden worden.

e) *Lomechusa strumosa* und die kleinen *Atemeles*-Arten (*emarginatus* und *paradoxus*) kommen auch in Großbritannien vor, die größeren dagegen nicht. Selbst *Atemeles pubicollis* in sp. ist bisher dort nicht gefunden worden, obwohl er in Skandinavien und in Holland vorkommt.

2. Schlußfolgerungen aus der oekologischen Verteilung der *Lomechusini* in der Gegenwart

a) Das Verhältnis der *Lomechusini* zu *Formica* ist als das primitive, ursprüngliche Verhältnis für den ganzen Stamm der *Lomechusini* anzusehen, den wir als einen monophyletischen betrachten müssen¹⁾. *Lomechusa* hat das primitive einwirtige Verhältnis bis zur Gegenwart beibehalten, während *Atemeles* und *Xenodusa* doppelwirtig wurden durch spätere sekundäre Anpassung an *Myrmica*, bezw. an *Camponotus*. Die einwirtig bleibenden Abkömmlinge des ursprünglichen Stammes der *Lomechusini* wurden zu den heutigen *Lomechusa*, die sich sekundär an *Myrmica* anpassenden zu *Atemeles*, die sich sekundär an *Camponotus* anpassenden zu *Xenodusa*.

b) Die gemeinschaftlichen morphologischen Charaktere der *Lomechusini* sind daher durch die ursprüngliche Anpassung des Stammes an *Formica* entstanden. Die morphologischen Gattungscharaktere von *Lomechusa* haben sich durch Beibehaltung dieser primären Anpassung höher entwickelt, die morphologischen Gattungscharaktere von *Atemeles* sind aus der sekundären Anpassung an *Myrmica*, die morphologischen Gattungscharaktere von *Xenodusa* (lange Fühler und Beine!) aus der sekundären Anpassung an *Camponotus* hervorgegangen²⁾. Die Gattung *Lomechusa* ist daher als die älteste Gattung des Stammes anzusehen, die Gattungen *Atemeles* und *Xenodusa* als jüngere Zweige desselben. — Durch die andauernde Einwirtigkeit von *Lomechusa* ist ihr Gastverhältnis höher, aber einseitiger entwickelt als dasjenige der doppelwirtigen *Atemeles* und *Xenodusa*. Dies zeigt sich nicht bloß in der größeren morphologischen Einförmigkeit der *Lomechusa*-Arten im Vergleich zur Formenmannigfaltigkeit und Variabilität der *Atemeles*- und *Xenodusa*-Arten, sondern auch in psychologischer

¹⁾ Die Gründe für die monophyletische Auffassung der *Lomechusini* liegen in der hohen morphologischen Übereinstimmung der drei Gattungen, deren Arten deshalb früher sämtlich zu *Lomechusa* gestellt wurden; ferner insbesondere in den morphologischen Übergängen zwischen *Atemeles* und *Xenodusa* einerseits, *Xenodusa* subgen. *Pseudolomechusa* und *Lomechusa* andererseits. Es ist auch nicht wahrscheinlich, daß die günstigen Verhältnisse, die zur Entwicklung einer Myrmedonie zu einer Lomechusine zusammentreffen mußten, mehr als einmal in der Stammesgeschichte der Aleocharinen sich wiederholten.

²⁾ Vergl. hierüber schon Nr. 56 (1896).

Beziehung, indem das instinktive Verhältnis von *Lomechusa* zu ihren Wirten ein weit passiveres ist als dasjenige der doppelwirtigen *Atemeles*, die wegen ihres regelmäßigen Wirtswechsels eine größere psychische Initiative gegenüber ihren Wirten entfalten (besonders im Fühlerverkehr und in der Aufforderung zur Fütterung).

c) Der Stamm der *Lomechusini* ist somit ursprünglich als „ein Züchtungsprodukt des Sympathie-Instinktes von *Formica*“ entstanden. Daß sämtliche *Lomechusini* trotz der sekundären Anpassung von *Atemeles* an *Myrmica* und von *Xenodusa* an *Camponotus* heute noch ihre Larven bei *Formica* erziehen lassen, ist gleichsam eine „stammesgeschichtliche Erinnerung“ an die ehemals einwirtige Lebensweise ihrer Vorfahren bei *Formica*.

d) Nur aus dem stammesgeschichtlichen Ursprung der *Lomechusini* bei *Formica* läßt sich die auffallende zoogeographische Tatsache erklären, daß das Verbreitungsgebiet der *Lomechusini* sich mit demjenigen der Gattung *Formica* deckt (Eurasien bis zum Himalaya und Nordamerika bis Mexiko). Obwohl das Verbreitungsgebiet von *Myrmica* ein größeres, und dasjenige von *Camponotus* sogar ein kosmopolitisches ist, findet sich trotzdem bei *Myrmica* kein *Atemeles* und bei *Camponotus* keine *Xenodusa* **außerhalb** des Verbreitungsgebietes von *Formica*. Für die genetische Abhängigkeit des stammesgeschichtlichen Ursprungs der *Lomechusini* von *Formica* dürfte dieser zoogeographische Beweis entscheidend sein¹⁾.

e) Der Entwicklungsherd der *Lomechusini* ist daher ebenso wie jener von *Formica* (siehe Wheeler 1917, S. 498) in Eurasien zu suchen. Die ursprünglich zirkumpolare, holarktische Ausbreitung des Stammes differenzierte sich geographisch in die paläarktischen Gattungen *Lomechusa* und *Atemeles* einerseits, und in die nearktische Gattung *Xenodusa* andererseits. Diese geographische Trennung war wohl schon vor Schluß des Pliocäns vollendet²⁾, da heute keine *Xenodusa* in Asien oder Europa, und kein *Atemeles* und keine *Lomechusa* in Nordamerika vorkommt.

¹⁾ Die von Montrouzier 1860 aus Neucaledonien beschriebene „*Lomechusa australis*“ gehört ebensowenig zu den *Lomechusini* wie die zentralafrikanische, bei *Dorylus* subgen. *Anomma* (Treiberameisen) lebende Gattung *Myrmichusa* Wasm., deren Ähnlichkeiten mit *Lomechusa* bloß auf Konvergenz beruhen (siehe Nr. 218, S. 265 ff.).

²⁾ Die im Diluvium noch bestehenden nördlichen Landbrücken zwischen beiden Kontinenten kommen für den Gästeaustausch wohl nicht mehr in Betracht. Vgl. Arldt 1907, Scharff 1911, Kolbe 1913.

f) Hieraus folgt, daß wir für die Entstehung der Gattungen *Atemeles* und *Xenodusa* wahrscheinlich ein miozänes Alter anzunehmen haben. Dasjenige der primitivsten Gattung *Lomechusa*, die dem ursprünglichen Stamm der *Lomechusini* durch ihre Einwirtigkeit am nächsten steht, muß demnach ein noch höheres sein und weiter in die Tertiärzeit zurückreichen, vielleicht bis in das Oligocän.

g) Die Differenzierung der heutigen Arten und Rassen innerhalb der Gattung *Atemeles* ist durch spezielle Anpassungen der Käfer an ihre betreffenden Larvenwirte aus der Gattung *Formica* relativ rezent entstanden, indem jede Gastart oder Gastrasse an eine verschiedene Art oder Rasse jener Wirtsgattung sich anpaßte. Die Artverschiedenheiten und Rassenverschiedenheiten von *Atemeles* sind daher als „rezente Züchtungsprodukte“ ihrer verschiedenen *Formica*-Wirte aufzufassen. In wieweit dies auch für die Artverschiedenheiten innerhalb der Gattung *Xenodusa* gilt, läßt sich einstweilen noch nicht feststellen; wahrscheinlich war hier auch die Verschiedenheit ihrer Käferwirte aus der Gattung *Camponotus* ein mitwirkender Faktor.

h) Innerhalb der Gattung *Atemeles* sind die größeren Formen (*pubicollis*-Gruppe), die von *paradoxus*-ähnlichen kleineren Formen sich ableiten lassen, relativ jüngeren Ursprungs als die kleinen Arten *Atemeles emarginatus* und *paradoxus*. Dies folgt aus der Tatsache, daß die letzteren Arten auf dem ganzen Verbreitungsgebiet ihrer Larvenwirte sich finden, während *Atemeles pubicollis* nur sporadisch bei seinem Larvenwirte (*F. rufa*) vorkommt und in Großbritannien gänzlich zu fehlen scheint. Da die Trennung Englands vom Kontinent erst während des Paläolithikums eintrat, haben wir für die Entstehung von *pubicollis* somit wahrscheinlich nur ein diluviales Alter anzunehmen.

i) Als die rezentesten und auch gegenwärtig noch nicht abgeschlossenen Art- und Rassenbildungen der *Lomechusini* sind die mit *pubicollis* verwandten großen *Atemeles* (*At. pubicollis* subsp. *Foreli* und subsp. *truncicoloides* und *At. pratensoides*) anzusehen, da sie bisher erst an wenigen Punkten des Verbreitungsgebietes ihrer Larvenwirte sich entwickelt zu haben scheinen. Trotz der Ähnlichkeit dieser großen *Atemeles* mit den echten *Lomechusa* stehen sie somit letzteren stammesgeschichtlich wahrscheinlich weit ferner als die kleineren *Atemeles*.

k) Die biologische Methode in der Erforschung der hypothetischen Stammesgeschichte der *Lomechusini* führt uns somit zu einem ganz andern, ja teilweise entgegengesetzten Ergebnis, als es eine rein morphologische Betrachtungsweise tun würde. Nach letzterer müßten wir die Entwicklung des Typus der *Lomechusini* mit einer unserem *Atemeles emarginatus* ähnlichen Form beginnen¹⁾ und sie von *Atemeles* über *Xenodusa* mittels der Untergattung *Pseudolomechusa* (auf *Xenodusa Sharpi* Wasm. von Mann 1914 begründet) fortschreiten lassen, bis sie in Formen wie *Lomechusa strumosa* gipfelt. Das hieße jedoch den wahrscheinlichen Verlauf der wirklichen Stammesgeschichte der *Lomechusini* umkehren und die phylogenetisch ältesten Anpassungsformen zu den jüngsten machen. Übrigens habe ich schon 1906 (Nr. 154, S. 47) darauf aufmerksam gemacht, daß *Lomechusa strumosa* eine weit geringere individuelle Variabilität besitzt als die *Atemeles*- und *Xenodusa*-Arten, was auch vom rein morphologischen Standpunkt aus auf ein jüngeres Alter der letzteren hinweist. Allerdings steht *Lomechusa* wegen des höheren Alters ihres Gastverhältnisses und der andauernden Einwirtigkeit desselben sowohl morphologisch wie biologisch auf einer höheren, aber einseitigeren Entwicklungsstufe der Symphylie als die doppelwirtig gewordenen *Atemeles* und *Xenodusa* (siehe oben S. 53 unter 2, b). Das nämliche zeigt sich auch in der Gestalt ihrer Larven, die bei *Xenodusa* (Wheeler

¹⁾ Als Ausgangspunkt für diese wäre wiederum — vom rein morphologischen Standpunkt aus — eine *Dinarda*-ähnliche Form anzunehmen. Ich habe jedoch bereits 1901 (Nr. 118, S. 708 ff.) gezeigt, daß es ganz unhaltbar ist, *Atemeles* aus der Verwandtschaft von *Dinarda* abzuleiten, erstens morphologisch, weil *Dinarda* trotz ihres an *At. emarginatus* erinnernden Habitus (Halsschildbildung usw.) 5 gliedrige Vordertarsen hat wie *Thiasophila*, *Atemeles* dagegen ebenso wie *Myrmedonia* 4 gliedrige; zweitens biologisch, weil die Gattung *Dinarda* geologisch jüngerer Ursprungs ist als der Stamm der *Lomechusini*, so daß eine Ableitung der letzteren von *Dinarda*-ähnlichen Vorfahren vollkommen ausgeschlossen sein dürfte. Die Gattung *Dinarda* ist nämlich nur paläarktisch und hat keinen einzigen Vertreter in Nord-Amerika, obwohl die *Formica*-Wirte unserer zweifarbigen *Dinarda*-Formen auch in Nord-Amerika vorkommen, nicht bloß in den nämlichen Arten, sondern z. T. auch in den nämlichen Rassen. Sie kann erst entstanden sein im paläarktischen Gebiete aus einer *Thiasophila*-ähnlichen Form, als Eurasien von Nord-Amerika schon dauernd getrennt war, während der Stamm der *Lomechusini* entstand, als beide Kontinente noch zusammenhingen. — Der „Tribus“ der *Dinardini* bildet überhaupt keinen natürlichen Verwandtschaftskreis, sondern eine Summe von habituell einander ähnlichen Aleocharinen-Gattungen, deren Ähnlichkeit nur auf Konvergenz beruht, indem sie dieselbe Entwicklungsrichtung zum biologischen Trutztypus hin einschlugen. (Siehe Nr. 218, S. 343 ff.)

1911) weniger hoch entwickelt und daher „primitiver“ sind als jene von *Lomechusa*, während die Larven von *X. (Pseudolomechusa) Sharpi* ebenso wie die Imago jenen von *Lomechusa* sich nähern (Mann 1914).

Zusammenfassung. — Die hauptsächlichen Schlußfolgerungen über das Alter des Gastverhältnisses der *Lomechusini*, zu denen uns die gegenwärtigen ökologischen Verhältnisse führten, sind also: Erstens, der Ursprung des Stammes der *Lomechusini* erfolgte durch Anpassung an *Formica* und muß bereits weit in die Tertiärzeit zurückreichen. Zweitens, die einwirtige Gattung *Lomechusa* ist als die relativ älteste zu betrachten, die doppelwirtigen Gattungen *Atemeles* und *Xenodusa*, die durch sekundäre Anpassung an neue Käferwirte entstanden, dagegen als relativ jünger, obwohl auch sie wahrscheinlich bereits tertiären Ursprungs sind. Drittens, innerhalb der Gattung *Atemeles* erfolgte die Differenzierung der Arten und Rassen durch Anpassung an spezielle Larvenwirte aus der Gattung *Formica*, und diese Anpassungen sind teilweise erst diluvialen Alters, ja manche derselben wahrscheinlich sogar ganz rezent.

3. Was sagen uns die Tatsachen der Paläobiologie über den Ursprung des Gastverhältnisses der *Lomechusini*?

a) Fossile *Lomechusini* sind bisher nicht bekannt, auch nicht aus dem an Staphyliniden ziemlich reichen baltischen Bernstein¹⁾ (Unter-Oligocän oder Ober-Eocän). Unter letzteren finden wir jedoch bereits Vertreter der heute kosmopolitischen Gattung *Myrmedonia* (Handlirsch 1906—1908, S. 722), die gegenwärtig sehr zahlreiche myrmecophile und termitophile Arten zählt, und aus deren Verwandtschaftskreis (*Myrmedoniini*) wahrscheinlich auch die *Lomechusini* morphologisch und biologisch abzuleiten sind. In dem an Coleopteren reichen Miocän von Colorado sind ebenfalls bisher keine *Lomechusini* gefunden worden (Cockerell 1911, Wickham 1912).

b) Nach Wheelers vortrefflicher Arbeit (1914) über die Ameisen des baltischen Bernsteins ist *Formica sanguinea* bisher im baltischen Bernstein nicht gefunden, wohl aber sechs andere *Formica*-Arten, von denen zwei (*F. phaethusa* und *clymene* Wheel.)

¹⁾ Siehe Handlirsch 1906—1908; Klebs 1910.

zur heutigen *rufa*-Gruppe gehören. Da *sanguinea* vorzugsweise eine Steppenameise ist, kann ihr Fehlen im Bernstein auch darauf beruhen, daß sie keine so günstige Gelegenheit zum Einschluß im Harze bot wie die im Walde lebenden Ameisen.

c) Die Lebensweise der Ameisen des baltischen Bernsteins entsprach bereits in ihren Hauptzügen derjenigen ihrer heutigen Verwandten, wofür Wheeler (1914) zahlreiche Belege erbracht hat. Da unter jenen Bernstein-Ameisen auch schon Pseudogynen sich finden — zwei von *Prenolepis Henschei* Mayr und eine von *Camponotus Mengei* Mayr, so liegt die Vermutung nahe, daß schon im älteren Tertiär Käfer als Brutparasiten bei Ameisen lebten, da nach unserer heutigen Kenntnis der Ätiologie der Pseudogynen ihre Entstehung auf die Erziehung fremder Adoptivlarven in den betreffenden Kolonien zurückzuführen ist.

d) Dieser Schluß ist aus den Tatsachen der Gegenwart jedoch nur für die Pseudogynen von *Formica* bewiesen worden¹⁾. Am überzeugendsten ist er für die Pseudogynen von *F. sanguinea* geliefert, aber auch für die Pseudogynen der übrigen *Formica*-Arten ist ein gesetzmäßiger ursächlicher Zusammenhang derselben mit der Erziehung der Larven von *Lomechusini* mindestens sehr wahrscheinlich gemacht durch meine „*Lomechusa*-Pseudogynentheorie²⁾. Falls daher unter den *Formica* des baltischen Bernsteins Pseudogynen gefunden werden sollten, hätten wir einen Anhaltspunkt dafür, daß der Stamm der *Lomechusini* wahrscheinlich schon im Unter-Oligocän (oder Ober-Eocän) vorhanden war, und daß daher sein Ursprung durch symphile Anpassung einer Myrmedoniide an *Formica* bereits in den Beginn der Tertiärzeit zurückreichen muß. Einstweilen fehlt uns jedoch dieser Anhaltspunkt.

e) Es ist meines Erachtens nicht anzunehmen, daß die ersten *Lomechusini* Brutparasiten von *Prenolepis* oder von *Camponotus* waren, da die zoogeographischen Tatsachen der Gegenwart uns mit Sicherheit auf die stammesgeschichtliche Abhängigkeit des Ursprungs der *Lomechusini* von *Formica* hinweisen (siehe oben S. 54 unter 2 d). Im gesamten kosmopolitischen Verbreitungsgebiet von *Prenolepis*

¹⁾ Außer bei *Formica* sind unter den rezenten Ameisen bisher Pseudogynen, aber nur vereinzelt Individuen, erwähnt für *Camponotus senex* Fr. Sm. (Emery 1900, S. 16) und für *Pheidologethon diversus* Ierd. (Emery 1904, S. 607).

²⁾ Siehe meine Arbeiten Nr. 45, 46, 64, 70, 75, 83, 105, 109, 131, 136, 147, 149, 168, 173 (S. 99), 184 (S. 223) und 205; ferner Vieh Meyer (1902), Wheeler (1907 und 1911), Reichensperger (1917) und Donisthorpe (1917 und 1918).

ist kein einziger Gast aus dieser Gruppe oder aus ihrer Verwandtschaft bekannt, der heute bei jener Ameisengattung lebt. Falls somit die im baltischen Bernstein gefundenen Pseudogynen von *Prenolepis Henschei* auf den Einfluß eines Brutparasiten zurückzuführen sein sollten, so kann derselbe nur ein anderer, einstweilen unbekannter Gast gewesen sein. Desgleichen läßt sich auch die Pseudogyne von *Camponotus Mengei* nicht auf den Brutparasitismus einer Lomechusine zurückführen, da die heute bei *Camponotus* lebenden *Xenodusa* ihre Larven sämtlich bei *Formica*, nicht bei *Camponotus* erziehen lassen¹⁾, und da im ganzen kosmopolitischen Verbreitungsgebiet von *Camponotus* heute *Xenodusa* nur so weit vorkommt, als auch *Formica* reicht. Es ist daher schwerlich anzunehmen, daß im Tertiär ein Wirtswechsel stattgefunden habe, der erst nachträglich zur Anpassung der *Lomechusini* an *Formica* führte, während sie ursprünglich bei anderen Ameisengattungen lebten.

4. Was sagen uns die „internationalen Beziehungen der Ameisengäste“ über die ursprünglichen Wirte der *Lomechusini*?

Daß *Formica*, nicht aber *Camponotus* der primäre stammesgeschichtliche Wirt der *Lomechusini* war, wird auch durch die folgenden Erscheinungen aus ihren „internationalen Beziehungen“, d. h. aus ihrem Verhältnis zu fremden Kolonien und fremden Ameisen bestätigt. Wenn es auf morphologischem Gebiete möglich ist, aus Tatsachen der Gegenwart Schlußfolgerungen zu ziehen auf phylogenetische Verwandtschaftsbeziehungen, so muß dies auch auf ökologischem und psychologischem (instinktivem) Gebiet unter Umständen möglich sein.

a) Das Verhältnis von *Lomechusa strumosa* zu unseren *Formica*-Arten

Es war mir schon seit dreißig Jahren oft aufgefallen, daß *Lomechusa strumosa* bei *Formica rufa*, *pratensis* und *truncicola*

¹⁾ Meine 1902 (Nr. 131, S. 106) ausgesprochene Vermutung, daß *Xenodusa* (*Pseudolomechusa*) *Sharpi* ihre Larven vielleicht bei *Camponotus* erziehen lasse, weil Emery (1900) eine Pseudogyne von *Camp. senex* erwähnt, hat sich nicht bestätigt. *C. senex auricomus* Rog., bei welchem jene *Xenodusa* 1889 von Flohr zu Cuernavaca (7000' M. Höhe) in Mexiko entdeckt wurde (siehe Wasmann Nr. 56, S. 252), ist sicher nur als ihr Käferwirt zu betrachten, ebenso wie *C. maculatus picipes* Ol., welchen Mann (1914, S. 174) ebendort als anderen Käferwirt derselben *Xenodusa* feststellte. In meiner Tabelle (oben S. 51 unter III, 6) sind auch die beiden *Formica*-Arten angegeben, welche Mann als Larvenwirte jener *Xenodusa* in der nämlichen Gegend fand.

ebenso unmittelbar aufgenommen wird wie bei *sanguinea*, und daß sie daher für alle unsere großen *Formica*-Arten (bezw. -Rassen) der *sanguinea*- und der *rufa*-Gruppen gleichsam „international“ ist. Für *rufa* und *pratensis* geht das schon aus den 1892 (Nr. 24, S. 596, 638, 665) veröffentlichten Versuchen hervor. Später, von April 1904 bis Juli 1906, habe ich dann in Luxemburg mit mehreren Beobachtungsnestern von *truncicola* eine Reihe von Versuchen angestellt, welche ergaben, daß *L. strumosa* auch von *truncicola* unmittelbar aufgenommen wird wie ein altbekannter Gast. Meine damaligen neuen Versuche über die Aufnahme von *Lomechusa* in Beobachtungsnestern von *pratensis* bestätigten ferner das positive Ergebnis meiner früheren Versuche in Holland bezüglich letzterer Ameise. Ferner wurden in einem *rufa-fusca*-Nest¹⁾ von Luxemburg von Mai 1904 bis Juli 1906 eine Reihe von Versuchen mit Aufnahme von *Lomechusa*-Pärchen angestellt; auch hier erwies sich *Lomechusa* als „international“ und wurde unmittelbar aufgenommen, auch wenn sie direkt aus einem *sanguinea*-Neste herkam. Die Pflege der *Lomechusa*, ihre eifrige Beleckung und ihre Fütterung nach Larvenart erfolgte bei *truncicola*, *pratensis* und *rufa* stets ebenso wie bei *sanguinea*. Es sei bemerkt, daß in den *rufa-fusca* und den *truncicola-fusca*-Nestern auch die Hilfsameisen ebenso, wie sie es bei *sanguinea* tun, an der *Lomechusa*-Pflege sich beteiligten, die sie auch hier durch Instinktregulation, nämlich durch den Einfluß des Benehmens ihrer Herren, sich individuell aneigneten (vgl. oben S. 28 und 43f.). Ich habe über die Pflege von *Lomechusa* bei *truncicola* und bei *rufa-fusca* auf Grund jener Luxemburger Beobachtungen schon in zwei früheren Arbeiten (Nr. 146, S. 163ff.; Nr. 162, S. 265, 269ff. und 289ff.) kurz berichtet. Eine eingehendere Wiedergabe der in meinen stenographischen Tagebüchern VII und VIII aufgezeichneten Versuche muß ich auf die Fortsetzung meiner Arbeiten über die internationalen Beziehungen der Ameisengäste verschieben.

Schon in den eben erwähnten beiden Arbeiten (sowie in Nr. 154, S. 47) wurde bereits auf einen merkwürdigen Umstand aufmerksam gemacht. Während *Lomechusa strumosa* als Imago gegenüber *rufa*, *pratensis* und *truncicola* ebenso international ist wie gegenüber *sanguinea*, gilt das nicht für ihre Larven, die nur bei *sanguinea* regelmäßig gepflegt werden. Die *Lomechusa*-

¹⁾ d. h. in einer *rufa*-Kolonie mit *fusca* als Hilfsameisen.

Larven, die ich den drei erstgenannten *Formica* in ihren Beobachtungsnestern gab, wurden zwar stets eifrig in Empfang genommen und sorgfältig beleckt, aber meist noch am nämlichen Tage aufgefressen, auch bei sonstigem Überfluß an animalischer Kost. Nur in einem einzigen Falle — bei *rufa-fusca* am 27. Juni 1906 — kam es bis zur Einbettung einer einzigen Larve, und auch diese verschwand hierauf. Ferner ist es mir, obwohl häufig Paarungen beobachtet wurden und die Pärchen von den Ameisen sorgfältig gepflegt wurden, in meinen Versuchsnestern von *truncicola*, *pratensis* und *rufa* (und *rufa-fusca*) niemals gelungen, von jenen *Lomechusa*-Pärchen Larven als Nachkommen zu erhalten. Auch in freier Natur kommt es bei *rufa* nach meinen Erfahrungen nur selten zur Larvenpflege von *Lomechusa*, auch wenn man die Käfer in den Nestern findet. Aus meinen fünfzehnjährigen Beobachtungen bei Exaten (Holland) kenne ich nur einen einzigen sichern Fall, wo durch *Lomechusa*-Erziehung Pseudogynen in einem *rufa*-Neste auftraten (in R¹ 1897)¹⁾, obwohl auch andere *rufa*-Nester in jener Gegend nahe bei *Lomechusa*-haltigen *sanguinea*-Kolonien lagen. Bei *rufa*, *pratensis* und *truncicola* scheint somit die Neigung zur Larvenpflege von *Lomechusa strumosa* fast ganz verloren gegangen zu sein, während sie doch die Larven ihrer betreffenden großen *Atemeles* regelmäßig erziehen (s. die Tabelle, oben S. 48 unter II, 3—6).

Vielleicht läßt sich diese Erscheinung folgendermaßen stammesgeschichtlich erklären. Das Gastverhältnis von *Lomechusa strumosa* zu *Formica* besitzt ein sehr hohes phylogenetisches Alter und erstreckte sich ursprünglich nicht bloß auf *sanguinea*, sondern auch auf die Arten der *rufa*-Gruppe, also auf alle unsere großen *Formica*-Formen. Nur hieraus scheint es mir erklärlich, daß sie alle auf die (hauptsächlich durch den Tast-Geruchssinn der Fühler vermittelte) Wahrnehmung „*Lomechusa*“ wie auf etwas Altbekanntes unmittelbar freundlich reagieren, während die kleineren *fusca* und *rufibarbis* im Gegenteil in ihren selbständigen Kolonien auf den nämlichen Sinneseindruck anfangs feindlich reagieren und erst durch individuelle Erfahrung den Gast kennen lernen müssen²⁾. Aus jenem ursprünglichen Verhältnis

¹⁾ Vgl. die statistische Karte in Nr. 205. Das *rufa*-Nest R¹ liegt im *Lomechusa*-Pseudogynenbezirk II.

²⁾ Ähnlich wie *fusca* und *rufibarbis* verhält sich auch *exsecta* nach meinen Versuchen gegenüber *Lomechusa strumosa*, insofern auch sie den Käfer erst durch

von *Lomechusa* zu unsern großen *Formica*-Arten hat sich jedoch nur bei *sanguinea* die erbliche Neigung zur Larvenpflege dieses Gastes erhalten, während bei *rufa*, *pratensis* und *truncicola* später an ihre Stelle die Neigung zur Pflege der ihnen speziell angepaßten, rezenten großen *Atemeles*-Formen der *pubicollis*-Gruppe getreten ist. Bei *fusca* und *rufibarbis* ist die erbliche Neigung zur Pflege und Erziehung der ihnen als Larvenwirten speziell angepaßten kleineren *Atemeles* (*emarginatus* bzw. *paradoxus*) zwar ebenfalls ein relativ rezenter stammesgeschichtlicher Erwerb; aber die *Atemeles*-Pflege ist hier unabhängig von einer ehemaligen *Lomechusa*-Pflege entstanden, die nur ein Erbstück der großen *Formica*-Arten war. Hieraus ließe sich das verschiedene Verhalten der großen und der kleinen *Formica*-Arten gegenüber *Lomechusa strumosa* naturgemäß erklären, während die nur geringe Verschiedenheit der relativen Körpergröße von Gast und Wirt allein hierfür sicherlich nicht genügt, zumal die kleinen *Formica*-Arten als Hilfsameisen in den Nestern der großen sich an der *Lomechusa*-Pflege ebenso beteiligen wie ihre Herren. Weshalb die *Atemeles*, deren Vorfahren doch auch ursprünglich einwirtig bei *Formica* lebten, doppelwirtig wurden durch den Übergang zu *Myrmica* und nur noch zur Larvenerziehung zu *Formica* zurückkehren, werden wir in einem späteren Abschnitt dieser Arbeit (Kap. IV, S. 74ff.) zu untersuchen haben.

b) Das Verhältnis von *Lomechusa strumosa* zu *Myrmica* und *Camponotus*

Vergleichen wir hiermit das Verhalten der kleinen *Myrmica*-Arten (*laevinodis*, *ruginodis*, *scabrinodis* usw.), die früher unter dem Namen *Myrmica rubra* L. zusammengefaßt wurden, gegenüber *Lomechusa strumosa*. Obwohl diese *Myrmica* die gesetzmäßigen Käferwirte unserer *Atemeles*, sowohl der kleinen wie der großen *Atemeles*-Formen sind, so zeigen sie doch keine Spur einer erblichen Neigung für die Gastpflege von *Lomechusa strumosa*. Sie benehmen sich entschieden feindlich gegenüber diesem Käfer und

individuelle Erfahrung kennen lernen muß; doch ist schon ihr anfängliches Verhalten ihm gegenüber weniger feindselig als bei ersteren (siehe Nr. 24, S. 639 ff.) Verwandtschaftlich steht *exsecta* der *rufa*-Gruppe weit näher als der *fusca*-Gruppe; der Körpergröße nach gehört sie jedoch zu den kleineren *Formica*-Arten.

zerren ihn nicht nur an den Fühlern und Beinen gewaltsam umher, sondern bearbeiten ihn auch mit ihrem Giftstachel. Eine Aufnahme desselben zu bewirken, gelang mir in keinem Falle, wie ich bereits 1892 (Nr. 24, S. 655) berichtet habe und später bestätigt fand. Unsere kleinen *Myrmica* verhalten sich somit gegen *Lomechusa* noch viel feindseliger als die kleinen *Formica*, die den Käfer wenigstens durch individuelle Erfahrung allmählich kennen können, obwohl auch sie kein „Erbgedächtnis“ für *Lomechusa strumosa* bekunden.

Da zwischen *L. strumosa* und den kleinen *Myrmica* ein relativ bedeutender Größenunterschied besteht, machte ich 1890 auch Versuche mit *Myrmica rubida* Ltr.¹⁾, die in der Körpergröße unserer *F. sanguinea* gleichkommt und überdies weit weniger reizbar und kampflustig ist als *M. rubra*. Meine diesbezüglichen Experimente hatten zwar insofern Erfolg, als schließlich zwei *Lomechusa* von den Ameisen der Kolonie ruhig geduldet wurden, nachdem mehrere andere vorher den Stichen derselben erlegen waren. Aber die *Myrmica* schenkten den neuen Gästen wenig Aufmerksamkeit, da diese ihren Wirten gegenüber nur geringe Initiative entwickelten; es kam zwar wiederholt zur Beleckung eines Käfers, aber nicht zur Fütterung. Dagegen gelang es später zwei kleinen *Atemeles* (einem *emarginatus* und einem *paradoxus*) in dem nämlichen Beobachtungsneste, jene großen *Myrmica* durch ihre unermüdliche Zudringlichkeit nicht nur zur Beleckung, sondern auch zur Fütterung aus deren Mund zu bewegen, allerdings auch erst, nachdem in den vorhergehenden Tagen mehrere dieser Käfer den feindlichen Bissen und dem Giftstachel der neuen Wirte zum Opfer gefallen waren. Trotz des ungünstigen Verhältnisses der Körpergröße zwischen Gast und Wirt erreichten also die kleinen doppelwirtigen *Atemeles* durch ihre psychische Initiative eine vollkommen gastliche Aufnahme bei der fremden großen Ameise, während es der wegen ihrer Einwirtigkeit weit passiveren *Lomechusa* trotz ihrer körperlichen Vorzüge nicht gelungen war.

Wir sehen somit, daß zwischen dem Verhalten von *Formica* und *Myrmica* gegenüber *Lomechusa strumosa* grundsätzliche Verschiedenheiten bestehen, die nicht auf „slight ontogenetic modifications“ (Wheeler) im individuellen Benehmen der Ameisen beruhen: die großen *Formica* nehmen die *Lomechusa* unmittelbar

¹⁾ Die Kolonie war aus Vorarlberg nach Holland mitgebracht worden.

auf und bekunden damit eine erbliche Neigung zur Pflege dieses Gastes; die kleinen *Formica* haben zwar keinen erblichen Instinkt für *Lomechusa*, können jedoch, wie namentlich ihr Verhalten als Hilfsameisen in den Kolonien der großen *Formica* zeigt, die gastliche Pflege dieses Käfers leicht individuell erlernen; die kleinen *Myrmica* endlich können sich die *Lomechusa*-Pflege auch individuell nicht aneignen, obwohl sie schon seit vielen Jahrtausenden die regelmäßigen Käferwirte (Winterwirte) der mit *Lomechusa* nahe verwandten *Atemeles* sind. Also auch hier bestätigt sich, daß die *Lomechusa*-Pflege stammesgeschichtlich bei *Formica*, und zwar bei den großen Arten, entstanden sein muß. Die sekundäre Anpassung eines Zweiges der ursprünglichen *Lomechusini* an *Myrmica* als Käferwirt hat zwar stammesgeschichtlich zur Entstehung der Gattung *Atemeles* geführt. Aber diese Anpassung, die selbstverständlich einmal ontogenetisch begonnen haben muß, bevor sie sich phylogenetisch befestigen und zur heutigen erblichen Vorliebe der *Myrmica* für *Atemeles* werden konnte, beschränkte sich in ihren Wirkungen nur auf diesen Zweig der *Lomechusini*, während die einwirtigen *Lomechusa* den *Myrmica* völlig fremd blieben; auch erhoben sie sich nicht bis zur Larvenpflege der Gäste, die daher für die Erziehung ihrer Brut auch heute noch zu *Formica* zurückkehren müssen. (Siehe hierüber auch das IV. Kapitel der vorliegenden Arbeit, S. 67 ff.)

Wenden wir uns nun zur Gattung *Camponotus*, zu welcher die Käferwirte (Winterwirte) der nearktischen Gattung *Xenodusa* gehören. *X. cava* Lec., die häufigste und größte Art, hat nach den übereinstimmenden Beobachtungen verschiedener Forscher (s. die Tabelle oben S. 49, III, 1.) als normale Käferwirte *Camponotus pennsylvanicus* Deg. und *C. ligniperda* var. *noveboracensis* Fitch (*picta* For.); beide sind nahe miteinander verwandte Rassen von *C. herculeaneus* L., der nördlichsten unter den holarktischen Arten jener Gattung. Ich wählte für meine Versuche mit *Lomechusa* unsere nord- und mitteleuropäische Rasse *C. ligniperda* Ltr. Da diese größte unserer Formiciden in Holland erst später (1915 von P. H. Kohl bei Sittard) aufgefunden wurde, hatte ich 1890 eine Kolonie derselben in einem Beobachtungsnest aus Vorarlberg nach Holländisch Limburg mitgebracht, um eine Reihe von Versuchen über die Aufnahme von *Lomechusa strumosa* anzustellen, die 1892 (Nr. 24, S. 648ff.) veröffentlicht wurden. Unsere *Lome-*

chusa ist noch etwas größer als *Xenodusa cava*, die jedoch (als Anpassung an *Camponotus*) viel schlankere Fühler und Beine besitzt; das Größenverhältnis zwischen Gast und Wirt war im übrigen das nämliche wie *C. ligniperda* und *X. cava*. Da letztere in Nordamerika ein gesetzmäßiger Gast eben dieser Ameisenrasse ist, hatte ich erwartet, daß auch die *Lomechusa* wegen ihrer Verwandtschaft mit jener *Xenodusa* gastlich aufgenommen würde. Aber es kam ganz anders. Obwohl ich die Vorsichtsmaßregel gebrauchte, die Käfer einzeln, und zwar in Zwischenräumen von mehreren Stunden oder Tagen, zu den *Camponotus* zu setzen, wurden sie sämtlich nicht bloß bei der ersten Begegnung sondern andauernd als Feinde behandelt, umhergezerrt, gebissen und mit eingekrümmtem Hinterleib mit Gift bespritzt, so daß sie den Mißhandlungen bald erlagen; alle fünf Versuche endeten rein negativ. Der erste dieser Käfer war sogar von den *Camponotus* in typischer Weise geköpft worden wie eine feindliche *Formica*. Da ich die Erfahrung gemacht hatte, daß unsere kleinen *Atemeles* bei fremden *Formica*-Arten leichter aufgenommen wurden, wenn ich die Käfer, bevor sie in das fremde Beobachtungsnest gesetzt wurden, erst mit einer oder ein paar Arbeiterinnen der betreffenden Kolonie zusammenbrachte und sie bei diesen „Quarantaine“ halten ließ, bis die Ameisen den Käfer kennen gelernt und ihm durch Belleckung ihren Koloniegengeruch mitgeteilt hatten, so versuchte ich dasselbe auch mit *Lomechusa* bei *C. ligniperda*, aber wiederum vergeblich. Bereits die erste der isolierten Arbeiterinnen, ein kleines Individuum, das nicht größer war als die *Lomechusa*, fiel wütend über den Käfer her und mißhandelte ihn so, daß der Versuch bald zu Ende war. *Camponotus ligniperda* hat also nicht bloß keinen „erblichen Instinkt“ für die Aufnahme von *Lomechusa*, sondern sie vermochte diesen Gast sogar durch individuelle Erfahrung nicht kennen zu lernen¹⁾.

¹⁾ Es sei noch bemerkt, daß jene *Lomechusa*, die ich nach ihrer schweren Mißhandlung durch *Camponotus* noch lebend aus dem Nest herausnahm und zu *sanguinea* zurückversetzte, von diesen schon bei der ersten Berührung mit den Fühlerspitzen wiedererkannt wurden, obwohl den Käfern der feindliche Ameisengeruch anhaftete und sie sich zudem sehr aufgeregt gebärdeten, indem sie sich durch Schreckduftsalven ihrer Analdrüsen gegen die sich ihnen nähernden Ameisen zur Wehr setzten. Abermals ein neuer Beweis für das starke „Geruchsgedächtnis“, das *F. sanguinea* für *Lomechusa strumosa* besitzt. Man vergleiche auch den früher erwähnten Versuch mit *Lasius fuliginosus* (oben Kap. II., 2., d, S. 41).

5. Zusammenfassung der Schlußfolgerungen aus diesen biologischen Verhältnissen

a) Obwohl *Myrmica* gegenwärtig die gesetzmäßigen Käferwirte von *Atemeles*, und *Camponotus* die gesetzmäßigen Käferwirte von *Xenodusa* sind, und obwohl die Abzweigung dieser Gattungen von dem ursprünglichen Stamme der *Lomechusini* durch Anpassung an jene sekundären Käferwirtsgattungen erfolgt sein muß, so zeigt doch weder *Myrmica* noch *Camponotus* eine Spur von „Erbgedächtnis“ für die einwirtige *Lomechusa strumosa*.

b) Durch die mit der konstanten Einwirtigkeit zusammenhängende Passivität von *Lomechusa* ist ihr auch die Möglichkeit verloren gegangen, sich durch individuelle Initiative (gleich den *Atemeles* und den *Xenodusa*) bei fremden Wirtsameisen „einzuschmeicheln“ und dadurch zur Aufnahme bei ihnen zu gelangen. Ehedem muß diese Möglichkeit bei ihren Vorfahren vorhanden gewesen sein, als dieselben von der ursprünglichen einwirtigen Lebensweise bei *Formica* zur Doppelwirtigkeit übergingen und dadurch zu *Atemeles* und *Xenodusa* sich entwickelten, daß sie sich an *Myrmica* bzw. an *Camponotus* als an ihre neuen Käferwirte (Winterwirte) anpaßten.

c) Indem die *Atemeles* und *Xenodusa* auch heute noch zur Erziehung ihrer Larven zu *Formica* zurückkehren und nur Arten der letzteren Gattung zu Larvenwirten (Sommerwirten) wählen, bekunden sie auch gegenwärtig noch ihren stammesgeschichtlichen Ursprung aus ehemals einwirtigen *Lomechusini*, die ihr ganzes Leben bei *Formica* zubrachten.

d) Die Gattung *Formica* ist daher als **die ursprüngliche Wirtsgattung** anzusehen, durch deren „Amikalsektion“ der Stamm der *Lomechusini* in der Tertiärzeit entstanden ist. Den ursprünglichen Wirten der *Lomechusini* scheinen unsere großen *Formica*-Arten der Gegenwart am nächsten zu stehen, da sie auch heute noch *Lomechusa strumosa* unmittelbar aufnehmen, während in der Larvenerziehung der Käfer Differenzierungen eingetreten sind, durch welche nur *Formica sanguinea* als normaler Wirt von *Lomechusa strumosa* übrig blieb, während die Arten der *rufa*-Gruppe sich später der Larvenerziehung der großen *Atemeles* zuwandten (siehe oben unter 4, a, S. 60ff.).

e) Dagegen kann *Camponotus* **nicht** der ursprüngliche Wirt der *Lomechusini* in der Tertiärzeit gewesen sein; denn gegen diese Annahme sprechen übereinstimmend folgende Tatsachen: erstens die zoogeographische Tatsache, daß das Verbreitungsgebiet der *Lomechusini* mit jenem von *Formica*, nicht aber mit jenem von *Camponotus* sich deckt; zweitens die oekologische Tatsache, daß heute bei *Camponotus* keine *Xenodusa* lebt, die nicht ihre Larven bei *Formica* erziehen läßt; drittens die experimentalpsychologische Tatsache, daß *Camponotus ligniperda* sich vollkommen fremd und feindselig gegen *Lomechusa strumosa* verhält, während die großen *Formica*-Arten den Käfer unmittelbar aufnehmen wie einen „alten Stammgast“.

IV. Warum haben sämtliche *Lomechusini* als Larvenwirte *Formica*, und wie entstand die Doppelwirtigkeit von *Atemeles*?

1. Der biologische Grund für die Larvenpflege der *Lomechusini* bei *Formica*

Bisher konnten wir auf die Frage: warum lassen sämtliche *Lomechusini* ihre Larven bei *Formica* erziehen? nur die phylogenetische Antwort geben: Weil der Stamm der *Lomechusini* ursprünglich bei *Formica* und durch den Sympylie-Instinkt von *Formica* sich entwickelt hat, deshalb kehren auch heute noch jene *Lomechusini*, die später doppelwirtig wurden, alljährlich zur Larvenerziehung zu ihrem ursprünglichen Stammeswirt zurück. Jetzt wollen wir versuchen, auch eine ontogenetische Erklärung dafür zu finden, weshalb die Larvenpflege der *Lomechusini* gerade bei *Formica* stattfindet. Wir suchen also jetzt nach dem biologischen Grund für diese Erscheinung.

Bevor ich vor dreißig Jahren die Doppelwirtigkeit der *Atemeles* entdeckte (1888, Nr. 5, Nachtrag), glaubte ich, die Käfer verließen deshalb im Frühling die *Myrmica*-Nester, weil sie die unbedeckten (kokonlosen) Puppen in denselben zu sehr gefährdeten und deshalb von den Ameisen nicht mehr geduldet würden¹⁾; erst im Herbst, wenn für gewöhnlich keine Puppen mehr in den *Myrmica*-Nestern sind, dürfe daher die neue Generation der *Ate-*

¹⁾ Siehe Nr. 1 (1886), S. 52; Nr. 5, S. 280 ff. (36 ff. Separ.).

meles wiederum zu *Myrmica* zurückkehren. Dies entspricht auch den Tatsachen; wenn im April heißes Wetter einsetzt, werden die *Atemeles* von den *Myrmica* oft mißhandelt und suchen dann die Nester zu verlassen, in denen man sie erst nach Schluß der Sommersaison gewöhnlich wiederfindet. Ich beobachtete überdies, daß die *Atemeles*-Larven, wenn man sie den *Myrmica* gibt, nicht von ihnen gepflegt, sondern getötet und gefressen werden. Diese Tatsachen schienen mir genügend, um zu erklären, weshalb keine Larvenerziehung von *Atemeles* bei *Myrmica* stattfindet.

Aber warum gehen denn die Käfer zur Fortpflanzungszeit gerade zu *Formica*, und warum lassen sie gerade dort ihre Larven erziehen? Daß die *Formica* für gewöhnlich bedeckte Puppen haben, welche gegenüber den Angriffen der Käfer und ihrer Larven besser geschützt sind, konnte keinen hinreichenden Erklärungsgrund hierfür bieten, da ja auch die *Lasius*, und zwar viel regelmäßiger als die *Formica*, bedeckte Puppen haben; und doch gehen die *Atemeles* von *Myrmica* niemals zu *Lasius* über. Meine weiteren Forschungen über die gesetzmäßige Doppelwirtigkeit der *Atemeles* führten mich dann zu folgender neuen Auffassung, die ich 1899 (Nr. 95, S. 99, Anm. 2)¹⁾ folgendermaßen ausdrückte: Die *Atemeles*-Larven bedürfen der Beihilfe der Ameisen zu ihrer Verpuppung; diese Hilfe können sie aber nur bei *Formica* finden, nicht bei *Myrmica*; deshalb müssen sie ihre Larven bei *Formica* erziehen lassen. — Die Beobachtungstatsachen schienen mit dieser Ansicht durchaus übereinzustimmen; denn ich hatte in meinen künstlichen Nestern oft gesehen, daß nicht nur die *Lomechusa*-Larven, sondern auch die *Atemeles*-Larven von den betreffenden *Formica* vor der Verpuppung gleich den eigenen Larven „eingebettet werden“²⁾, indem die Ameisen sie mit einer Erdhülle bedecken, unter welcher die Larve ihren Kokon spinnt. Da *Myrmica* stets nackte (kokonlose) Puppen hat, können die *Atemeles* diese Hilfe in den *Myrmica*-Nestern selbstverständlich nicht finden, und deshalb, so glaubte ich, müßten die Käfer zur Larvenerziehung stets zu *Formica* übergehen.

¹⁾ Auch in der zweiten Auflage jener Schrift (1909, Nr. 164, S. 119, Anm. 2) vertrat ich noch diese Anschauung.

²⁾ Eine nähere Beschreibung dieses interessanten Vorganges bei der *Lomechusa*-Erziehung siehe Nr. 205, S. 342 ff.

Schon 1910 (Nr. 180, S. 62, 5 Separ.) mußte ich jedoch diese Ansicht als unhaltbar aufgeben. Denn die *Atemeles*-Larven, die etwas selbständiger sind als die *Lomechusa*-Larven, bedürfen tatsächlich einer derartigen Unterstützung durch die Ameisen bei der Vorbereitung zur Verpuppung nicht, obwohl sie ihnen oft zuteil wird. Mein Kollege P. Hermann Schmitz (1910, S. 7) beobachtete, wie eine Larve von *Atemeles paradoxus*, die aus einem *rufibarbis*-Neste herausgenommen worden war, sich allein in einem Erdgehäuse verpuppte und auch glücklich den fertigen Käfer lieferte. Ich stellte sodann fest (Nr. 180), daß die Larven von *Atemeles pubicollis truncicoloides* und die Larven von *At. emarginatus* tatsächlich ebenfalls allein, ohne Hilfe der Ameisen, in die Erde des Nestes sich einzugraben und zu verpuppen vermögen.

Daß die *Atemeles* zur Larvenerziehung stets zu *Formica* gehen, kann also seinen Grund nicht darin haben, daß ihre Larven bei der Verpuppung durch die Ameisen unterstützt werden müssen. Zudem wenden sich die Käfer ja niemals zu *Lasius*, obwohl auch letztere Ameisen ihren Larven den nämlichen Dienst leisten könnten — da auch *Lasius* — und zwar stets — bedeckte Puppen hat. Und warum gehen die nordamerikanischen *Xenodusa* von *Camponotus* zu *Formica* über zur Larvenerziehung? *Camponotus* hat doch viel regelmäßiger als *Formica* bedeckte Puppen und könnte daher den *Xenodusa*-Larven noch sicherer bei der Verpuppung behilflich sein. Dieser Vergleich mit *Xenodusa* zeigt abermals klar, daß ein anderer biologischer Grund dafür vorliegen muß, weshalb sämtliche *Lomechusini* ihre Larven gerade bei *Formica* erziehen lassen.

Den stammesgeschichtlichen Grund für diese Erscheinung haben wir bereits oben kennen gelernt. *Formica* ist der ursprüngliche Stammeswirt der *Lomechusini*, und deshalb kehren infolge eines erblichen Instinktes, den man als „stammesgeschichtliches Gedächtnis“ bezeichnen kann, auch die doppelwirtigen *Atemeles* und *Xenodusa* heute noch stets zu *Formica* zurück, um daselbst ihre Larven erziehen zu lassen. Hiermit ist allerdings festgestellt, daß es bei dieser Sitte der heutigen *Lomechusini* um ein sehr altes stammesgeschichtliches Erbstück sich handelt; aber damit ist noch nicht der biologische Grund angegeben, weshalb die Larvenerziehung der *Lomechusini* von jeher bei *Formica* erfolgte. Es erhebt sich vielmehr die neue

Frage: warum entstand denn die Zucht der *Lomechusini* stammesgeschichtlich gerade bei *Formica* und nicht auch bei anderen Ameisen?

Den tiefsten Grund hierfür glaube ich jetzt in der relativ hohen psychischen Anpassungsfähigkeit von *Formica*, in der höheren „Plastizität“ ihres Instinktes im Vergleich zu anderen Formiciden sehen zu müssen. Diese befähigt sie besser als andere Ameisen, ihre Brutpflege auch auf fremde, ihnen durch individuelle Erfahrung angenehm gewordene „Gäste“ auszudehnen. Ein Vergleich mit einer anderen Erscheinung in der Symphilenpflege wird das deutlicher machen.

Das Titelbild dieser Schrift (S. 1) zeigt die Fütterung eines symphilen Büschelkäfers, *Atemeles pratensoides*, aus dem Munde seines Larvenwirtes *Formica pratensis* (vgl. die Erklärung desselben ebendort). Das hochgradig ameisenähnliche Benehmen (behavior) dieses Symphilen bei der Aufforderung zur Fütterung, indem er nicht bloß mit seinen Fühlern den Kopf der Ameise betrillert, sondern auch nach vollendeter Ameisensitte sogar mit seinen Vorderfüßen die Wangen der Ameise mit raschen Schlägen streichelt, veranlaßt die Wirte, ihn ganz wie eine befreundete Ameise zu behandeln. Das nämliche gilt für die Fütterung sämtlicher *Atemeles*-Arten bei ihren normalen Wirten, sowohl bei ihren Sommerwirten aus der Gattung *Formica* als bei ihren Winterwirten aus der Gattung *Myrmica*¹⁾ [siehe hierüber bereits Nr. 5 (1888), S. 47 (291)]. Dagegen wird die wegen ihrer Einwirtigkeit weit passivere *Lomechusa strumosa* sowohl von *F. sanguinea* als auch von deren Sklaven (*fusca* und *rufibarbis*) nicht wie eine Ameise, sondern wie eine hilflose Ameisenlarve gefüttert [vergl. bereits Nr. 5, S. 65—66 (309—310)], weil sie ihre Wirte nur durch Beleckung der Mundgegend derselben zur Fütterung auffordert, nachdem sie durch einige leise, oberflächliche Fühlerschläge die Aufmerksamkeit der betreffenden Ameise auf sich gezogen hat (siehe über die Fütterung von *Lomechusa* und *Atemeles* besonders auch Nr. 205, S. 243ff.). Sowohl bei der Fütterung von *Atemeles* als bei jener von *Lomechusa* ist die Fütterungsreaktion von seiten

¹⁾ Manchmal füttern sich die *Atemeles* eines *Myrmica*-Nestes auch gegenseitig nach Ameisenart, und zwar selbst *Atemeles* verschiedener Arten untereinander. Ja sogar, daß eine *Myrmica* von einem *Atemeles* nach Ameisenart gefüttert wurde, habe ich beobachtet [Nr. 5, S. 48 (292)]!

der Ameise zweifellos kein rein reflektorischer, sondern ein instinktiver Vorgang, der durch die Ähnlichkeit des instinktiven Benehmens des Gastes mit jenem einer Ameise beziehungsweise einer Ameisenlarve ausgelöst wird. Ähnliches gilt auch für die Fütterung der symphilen physogastrischen Aleocharinen durch ihre Wirts-terminen. Auch die *Xenogaster*- und *Termitophya*-Arten werden von den *Eutermes* nicht bloß beleckt, sondern auch aus deren Munde gefüttert, wie Nils Holmgren (bei Wasmann Nr. 191) beobachtet hat. Bei den physogastrischen termitophilen Aleocharinen scheinen jedoch, analog zum Verhalten ihrer Wirte bei der gegenseitigen Fütterung, nicht die Fühler, sondern die Kiefertaster die hauptsächlichliche Rolle bei der Aufforderung zur Fütterung zu spielen. Hierauf deutet, wie ich schon 1895 (Nr. 51, S. 422 und Fig. 1) bemerkte, die auffallende Dickenentwicklung der Kiefertaster bei *Termitomorpha* und anderen physogastrischen Aleocharinen hin. Bei den Termiten ist die aktive Fütterung der Symphilen ebenso wie bei den Ameisen sicher kein bloß reflektorischer, sondern ein instinktiver Vorgang.

Daß Ameisen auf den Reiz, der durch Kitzeln ihrer Kopfseiten oder ihrer Oberlippe von einem fremden Gesellschafter auf sie ausgeübt wird, durch „Fütterung“ desselben, d. h. durch Herauswürgen eines Safttropfens aus ihrem Kropfe, reagieren, ist aber an sich eine weitverbreitete Erscheinung, die nicht bloß bei dem echten Gastverhältnis der *Lomechusini* (Lespès 1855) und *Clavigerinae* (P. W. J. Müller 1818) und anderer Symphilen vorkommt, die hochentwickelte Exsudattrichome besitzen. Auch *Amphotis marginata* F., die keine spezialisierten äußeren Exsudatorgane hat und auf einer viel niedrigeren Stufe der Symphylie steht, wird von *Lasius fuliginosus* aus dem Munde gefüttert, wenn der Käfer die Kopfseiten der Ameise mit raschen Fühlerschlägen betriillert (Wasmann Nr. 25). Nach den Beobachtungen von Silvestri (1903a), Viehmeyer (1905) und Schimmer (1909, S. 445 und 455) nimmt die Ameisengrille *Myrmecophila acervorum*, die höchstens ein indifferent geduldeter Gast ihrer Wirte ist, trotzdem gelegentlich nicht bloß an der gegenseitigen Fütterung zweier Ameisen diebisch teil, indem sie verstoßen mitleckt (Myrmecocleptie), wie das auch *Lepismina polypoda* Grassi (= *Atelura formicaria* C. Heyden!) nach Janet (1896) und *Dinarda Hagensi* Wasm. nach meinen Beobachtungen (1893, Nr. 33, S. 277) tun, sondern sie läßt sich hie und da sogar aus dem Munde einer Ameise direkt füttern,

indem sie deren Kopfseiten streichelt. Ja selbst die unverschämten Milben aus der Gattung *Antennophorus*, die sich auf der Unterseite des Kopfes der Ameisen festklammern und ihren Wirten (*Lasius*-Arten), die sie oft heftig abzustreifen suchen, offenbar lästig sind, lassen sich aus dem Munde ihrer Trägerinnen füttern, indem sie deren Oberlippe mit ihren langen, fühlerrförmigen Vorderfüßen kitzeln¹⁾ (Janet 1897, Wasmann Nr. 121 (1902), Karawaiew 1905, 1905a, Wheeler 1910). Sogar solche fremde Arthropoden, die nicht in der Gesellschaft der Ameisen leben, sondern außerhalb der Nester den Zügen der ihre Cocciden besuchenden Ameisen auflauern, wie *Harpagomyia splendens* nach E. Jacobson (1909 und 1911) auf Java, und andere *Harpagomyia*- und *Milichia*-Arten nach Farquharson (1918) in Süd-Nigeria, erheben ihren Tribut aus dem gefüllten Kropf der *Cremastogaster*, indem sie mit ihren Vorderbeinen und Fühlern den Kopf der Ameisen streicheln! Unsere psychologische Bewertung der aktiven Fütterung der echten Gäste aus dem Munde ihrer Wirte darf daher keine sehr hohe sein, da der nämliche Fütterungsvorgang, der von den *Atemeles* durch ihr vollendet ameisenähnliches Benehmen instinktiv veranlaßt wird, auch von Schmarotzern oder fremdem Diebsgesindel durch reflektorische Reize ausgelöst werden kann. Daß jedoch die Ameisen die Larven fremder Insekten gleich der eigenen Brut pflegen und erziehen, ist eine für das echte Gastverhältnis der *Lomechusini* zu *Formica* charakteristische Erscheinung, die nur eine entfernte Analogie in der Pflege findet, die manche *Lasius*-Arten den Eiern ihrer Blattläuse während des Winters in ihren Nestern widmen.

Die eigentliche Wurzel der stammesgeschichtlichen Entwicklung der *Lomechusini*, die auf ihrer Larvenerziehung durch *Formica* beruht, ist somit von seiten der Wirte in der höheren psychischen Begabung von *Formica* in Verbindung mit der Vererbung erworbener Eigenschaften zu suchen. Hier findet die phylogenetische Erklärung endlich den gesuchten Anknüpfungspunkt mit der ontogenetischen und gestaltet sich zu der schon oben (im II. Kapitel, 2, b, S. 30ff.) erörterten Frage: Wie konnte sich die adoptive Brutpflege bei *Formica* zu „erblichen Symphilie-Instinkten“ ausbilden? Die hohe

¹⁾ Auf ähnliche Weise reizt auch eine parasitische flügellose Phoride, *Braula coeca*, die Honigbiene reflektorisch zur Fütterung (Pérez 1882, S. 4 separ.).

Neigung dieser Ameise zur Ausdehnung ihrer Brutpflege auf fremde Gäste ist also nicht eine „soziale Krankheit“, wie Escherich 1917, S. 246) noch neuerdings meint, sondern eine Folge der höheren Entwicklung ihrer psychischen Anlagen, die man vergleichsweise ihre „höhere Kulturstufe“ nennen kann. Allerdings gleicht sie durch ihre nachteiligen Wirkungen für die Art-erhaltung gewissermaßen der menschlichen „Hyperkultur“ in höherem Maße, als das bei der Symphilenpflege anderer Ameisen der Fall ist.

Daß die Gattung *Formica* nicht bloß somatisch, sondern auch psychisch eine der höchstentwickelten Gattungen der ganzen Ameisenfamilie ist, die hierin an der Spitze des Stammes der Formiciden steht, wird ja allgemein zugegeben. Dies bestätigen auch die Untersuchungen von Forel und anderen Forschern über die Höhe der Gehirnentwicklung der Arbeiterinnen von *Formica* und speziell die hohe Entwicklung der Corpora pedunculata (Leydig), der „pilzförmigen Körper“ späterer Autoren, in ihrem Protocerebrum. Nach Forel (1874, S. 123) sind die pilzförmigen Körper bei den Arbeiterinnen von *Camponotus ligniperda* verhältnismäßig kleiner als bei den Arbeiterinnen von *Formica pratensis* und *sanguinea*; bei letzterer sind sie relativ am größten¹⁾. Wie unsere *Formica* heute noch in der Aufnahme und Pflege fremder echter Gäste eine höhere psychische Plastizität der individuellen Erfahrung zeigen als andere Ameisen, indem beispielsweise *F. sanguinea* auch die Gäste ihrer Hilfsameisen (*Ateomes emarginatus* bzw. *paradoxus*) kennen lernen kann²⁾, während andererseits die kleinen *Formica*-Arten als Hilfsameisen von *sanguinea* die ihnen fremde *Lomechusa strumosa* gastlich zu behandeln und auch ihre Larven zu pflegen lernen, so ist auch die nämliche hohe psychische Plastizität von *Formica* bereits als die ursprüngliche Basis anzusehen, welche für die Anpassung der Vorfahren der heutigen *Lomechusini* an die Lebensweise bei *Formica* die günstigsten Vorbedingungen, die geeigneten Anknüpfungspunkte durch ein psychisches Entgegenkommen der Wirte gegenüber ihren Gästen bot. So konnte sich denn auf ursprünglich onto-

¹⁾ Wenn man auch mit Pietschker (1911) den pilzförmigen Körpern keine so große Bedeutung für die plastische Hirntätigkeit beilegen will wie Forel, so haben sie doch wegen ihrer hohen Entwicklung bei den Arbeiterinnen (bzw. auch den Weibchen) der sozialen Insekten zweifellos eine große Wichtigkeit als Maß der psychischen Begabung.

²⁾ Zahlreiche Belege hierfür siehe in Nr. 164, besonders S. 89 u. 116 ff.

genetischem (embiontischem) Wege die phylogenetische (kleonome) Neigung zur Pflege und Zucht der *Lomechusini* ausbilden: indem der Brutpflegeinstinkt von *Formica* sich auf bestimmte echte Gäste ausdehnte und diese Modifikationen sich erblich befestigten, wurde er zum „Adoptionsinstinkt“ von *Formica* für die *Lomechusini*, auf dem die Pflege und Zucht jener Käfer bei dieser Ameisengattung heute noch beruht. Die „spezifischen Sympathie-Instinkte“, welche die verschiedenen Arten und Rassen von *Formica* gegenüber bestimmten Arten und Rassen der *Lomechusini* zeigen, sind nichts weiter als erblich gewordene Differenzierungen und Spezialisierungen eben jenes Adoptionsinstinktes. Daher sagte ich schon 1910 (Nr. 180, S. 62 [6 Separ.]): „Der Adoptionsinstinkt, vermöge dessen die *Formica* ihre eigene Brutpflege auf die Larven ihrer echten Gäste aus den Gattungen *Atemeles* und *Lomechusa* ausdehnen, ist der biologische Grund, weshalb die *Atemeles* zu *Formica* übergehen müssen, um ihre Larven dort erziehen zu lassen“.

2. Der biologische Grund für die Doppelwirtigkeit von *Atemeles*

Aber weshalb sind denn *Atemeles* und *Xenodusa*, die doch von ursprünglich einwirtigen *Lomechusini* abstammen, heute doppelwirtig? Warum sind sie nicht stammesgeschichtlich bei *Formica* geblieben, deren Nester sie doch alljährlich zur Fortpflanzungszeit wieder aufsuchen müssen, um ihre Larven daselbst erziehen zu lassen? Warum haben sie sich neuen Käferwirten angepaßt, bei denen sie vom Herbst bis zum nächsten Frühling sich gastlich pflegen lassen? Diese Frage liegt um so näher, als die morphologischen Unterschiede, welche *Atemeles* und *Xenodusa* von *Lomechusa* sowie voneinander trennen, auf jene sekundäre Anpassung an neue Käferwirtsgattungen (an *Myrmica* bzw. an *Camponotus*) zurückzuführen sind.

Für *Atemeles* vermögen wir bereits den biologischen Grund mit Wahrscheinlichkeit anzugeben, weshalb die Käfer doppelwirtig geworden sind; inwieweit diese Erklärung auch für *Xenodusa* gilt, muß ich einstweilen dahingestellt sein lassen, da hierfür die Beobachtungstatsachen fehlen. — Die *Atemeles* sind durchweg erheblich kleiner und zarter gebaut als die *Lomechusa*, und auch der relative Größenunterschied, der zwischen ihnen und ihren *Formica*-Wirten besteht, ist bedeutender als jener zwischen *Lomechusa*

strumosa und *Formica sanguinea*. Sie sind daher für die namentlich bei heißem Sommerwetter auftretende gewaltsame Behandlung durch die Ameisen, die in einem heftigen Zerren ihrer Trichome bei der Beleckung sich äußert, weniger widerstandsfähig als die *Lomechusa*¹⁾. Dies zeigt sich schon bei den alten *Ateeles* nach einer mehrwöchentlichen oder mehrmonatlichen Gastpflege in dem betreffenden Neste, wenn die normale Leistungsfähigkeit der Exsudatgewebe erschöpft ist. Bei der kleinsten Art, *At. emarginatus*, konnte ich am häufigsten beobachten, daß sie von ihren Wirten, den außerordentlich naschhaften *fusca*, schließlich so heftig an den Trichomen (gelben Haarbüscheln) der Hinterleibsseiten gezerrt wurden, bis sie verwundet waren und dann in Stücke gerissen und aufgefressen wurden. Es dauerte gewöhnlich ziemlich lange, bis der erste *Ateeles* diesem Schicksal erlag; war aber einmal einer der rücksichtslosen Naschhaftigkeit der Ameisen zum Opfer gefallen, so folgten die andern in ein paar Tagen nach infolge der Steigerung der Freßgier der Wirte durch die erste Erfahrung. Bei *At. paradoxus* und namentlich bei den großen Arten und Rassen der *pubicollis*-Arten kommt das Auffressen der Käfer seltener vor; aber auch mehrere *At. pratensoides* wurden von ihren eigenen Wirten (*F. pratensis*) Ende Mai 1903 schließlich zerrissen und verzehrt. Bei *Lomechusa* dagegen sah ich es niemals; wohl werden die überzähligen *Lomechusa* nach der Auslese eines oder mehrerer bevorzugter Pärchen aus dem betreffenden *sanguinea*-Neste hinausgetrieben, und wenn sie (in geschlossenen Beobachtungsnestern)

¹⁾ Ein wichtiges Moment für die geringere Widerstandsfähigkeit der *Ateeles* liegt in dem Bau ihrer Halsschildseiten, die nicht so stark verdickt sind wie bei *Lomechusa*. Bei meinen Versuchen über die internationalen Beziehungen wurde den kleinen *Ateeles* (besonders *emarginatus*), wenn sie zu großen fremden *Formica* (*rufa* oder *pratensis*) versetzt wurden, die sie feindlich aufnahmen, häufig das Halsschild durchgebissen. Für die obenerwähnte gewaltsame Behandlung der *Ateeles* bei ihren normalen *Formica*-Wirten kommt diese Angriffsweise jedoch nicht in Betracht, sondern — wenigstens primär — die Zerreißung der Verbindungsmembranen der Hinterleibsringe bei der Zerrung der gelben Haarbüschel. Doch ist zweifellos auch hier die geringere Widerstandsfähigkeit der *Ateeles* begründet in ihrem zarteren Bau im Vergleich zu *Lomechusa*. Nicht bloß die dünneren Halsschildseiten und die dünneren Fühler und Beine, sondern auch die minder dick gewulsteten Hinterleibsseiten setzen die *Ateeles* bei gewaltsamer Behandlung durch ihre Wirte größeren Gefahren aus die *Lomechusa*. Man vergleiche z. B. den robusten Bau der kleinen *Lomechusa minor* mit dem schwächlichen Bau des ihr an Körperlänge sogar überlegenen *Ateeles truncicoloides* (s. Taf. I, Fig. 4 und 9).

nicht entweichen können, manchmal sogar verstümmelt und getötet, aber ihre Leichen werden nur selten gefressen.

Die größte Gefahr droht jedoch den jungen, frischentwickelten *Atemeles* von der Naschhaftigkeit ihrer *Formica*-Wirte. Zum Glück können sich ihre Larven auch ohne Hilfe der Ameisen selbständig in die Erde eingraben und verpuppen; deshalb entgehen ihre Puppen leichter der Aufmerksamkeit der Ameisen; diejenigen aber, welche die Ameisen finden, werden mit Gier aufgefressen. Die jungen *Atemeles* bleiben zwar ebenso wie die *Lomechusa* (Nr. 205, S. 381—384) in ihren Puppenwiegen bis zur Ausfärbung und Erhärtung; ihr Chitinskelett ist jedoch, wenn sie die Puppenwiege verlassen, immerhin noch weicher als bei den alten Käfern¹⁾. Wenn sie daher in diesem Stadium bei ihren bisherigen Wirten blieben, so würden sie große Gefahr laufen, bei der Beleckung zerrissen zu werden. Tatsächlich verlassen denn auch alle frisch entwickelten *Atemeles*, sobald sie ausgefärbt aus der Puppenwiege kommen, das *Formica*-Nest, und zwar meist in größter Eile. Das gilt nicht nur für die kleinen, sondern auch für die größeren *Atemeles*-Arten. In freier Natur beobachtete ich diesen Vorgang besonders hübsch bei einem Neste von *Formica truncicola* (Lipp-sprünge), in welchem im Frühling und Sommer 1909 mehrere hundert Larven von *Atemeles pubicollis truncicoloides* erzogen worden waren. Vom 4.—9. August sah ich täglich in den kühlen Morgen- und Abendstunden eine Anzahl dieser Käfer aus den Nestöffnungen flüchten und an Grashalmen emporklettern, um davonzufliegen. Mehrmals sah ich auch, wie sie von Arbeiterinnen verfolgt wurden, die sich (fast immer vergeblich) bemühten, sie wieder einzufangen. In dem entsprechenden künstlichen Beobachtungsneste aus der nämlichen Kolonie, in welchem über 50 *Atemeles*-Larven im Juli erzogen worden waren, gelang es mir nur drei frisch entwickelte Käfer zu retten, während sie aus dem Neste zu entkommen suchten. Bei der Ausräumung des Nestes Ende August fand ich nur noch eine fast reife, bereits rötliche Puppe, eine noch weiße, frische Puppe und eine zur Verpuppung reife Larve in ihren Verwandlungshöhlen vor. Alle übrigen Puppen oder jungen Käfer waren von den Ameisen aufgefressen worden.

¹⁾ Deshalb sind die frischentwickelten Exemplare auch für die Anfertigung von Schnittserien viel geeigneter.

Wenn die *Atemeles* das *Formica*-Nest, das ihre Geburtsstätte war, verlassen haben, halten sie sich draußen kürzere oder längere Zeit — oft mehrere Wochen lang — verborgen, bevor sie sich zu ihren Käferwirten, den *Myrmica*, begeben. Diese „Quarantäne“ dient wahrscheinlich dazu, daß sie den Koloniegeruch der *Formica* verlieren und daher leichter von ihren neuen Wirten, die den *Formica* spinnefeind sind, aufgenommen werden. Für gewöhnlich findet man die *Atemeles* erst von Beginn des September an bei *Myrmica* (Nr. 205, S. 309—310, Anm.), wenn kühles Herbstwetter eingetreten ist, und die *Myrmica* nicht mehr so reizbar und angriffslustig sind wie zur heißen Jahreszeit. Daß die Käfer im Herbst nicht in ihre Geburtsnester zu *Formica* zurückkehren dürfen, hat wohl seinen Grund darin, weil die Naschhaftigkeit der *Formica* durch die an den Puppen und den frischentwickelten Käfern gemachten individuellen Erfahrungen zu sehr gesteigert ist. Erst im nächsten Frühjahr gehen die *Atemeles* wiederum zu ihren *Formica*-Wirten über, von denen sie manchmal sogar aus den *Myrmica*-Nestern abgeholt werden (Nr. 173, S. 101 und Nr. 205, S. 312, Anm. 2); ihre gastliche Behandlung durch *Formica* bleibt dann von normaler Zärtlichkeit, bis nach Abschluß ihrer Fortpflanzungstätigkeit die Entstehung der neuen Generation durch die Larvenpflege bei *Formica* gesichert ist. — Welch wunderbare biologische Organisation liegt doch in der Doppelwirtigkeit der *Atemeles* verborgen! Und doch wird sie durch die naturgemäße Betätigung der Instinkte von Gast und Wirt auf die denkbar einfachste Weise verwirklicht.

Für den stammesgeschichtlichen Ursprung der gesetzmäßigen Doppelwirtigkeit von *Atemeles* können wir die nämlichen biologischen Faktoren verwerten, die auch heute noch für ihren Wirtswechsel maßgebend sind. Die Gattung *Atemeles* ist wahrscheinlich aus den ursprünglich einwirtigen *Lomechusini* dadurch hervorgegangen, daß durch Mutation eine kleinere bzw. zarter gebaute Form von einer größeren bzw. kräftiger gebauten sich abspaltete. Während letztere einwirtig blieb und zu den heutigen *Lomechusa* sich weiter entwickelte, wurde erstere doppelwirtig und ging zu *Myrmica* als sekundärem Wirt über, weil die frischentwickelten Käfer durch die Naschhaftigkeit der *Formica* zu sehr gefährdet wurden. Was für die kleineren *Atemeles*-Formen nötig war, erwies sich auch als nützlich für die größeren (*pubicollis*-Gruppe), die nach ihrer geographischen Verbreitung rezenteren

Ursprungs sind als die kleineren (s. oben Kap. III, 2, g—i, S. 55) und daher den Instinkt des Wirtswechsels bereits von ihren Vorfahren ererben konnten. Die nämliche psychische Plastizität und individuelle Modifizierbarkeit des Instinktes von *Formica*, welche einerseits die Entwicklung der Larvenpflege der *Lomechusini* gerade bei dieser Ameisengattung ermöglichte, liefert uns somit andererseits auch den biologischen Erklärungsgrund dafür, weshalb der zu *Atemeles* sich entwickelnde Zweig jenes Stammes doppelwirtig wurde und zu *Myrmica* als Käferwirt überging. Vielleicht wird es später einmal möglich sein, auch für die Entstehung der Doppelwirtigkeit von *Xenodusa* (*Formica-Camponotus*) eine entsprechende biologische Erklärung zu finden.

Rückblick auf Wheelers Einwände gegen die Symphilie-Instinkte

Die Prüfung der von Wheeler gegen die Annahme spezifischer Gastpflege-Instinkte erhobenen Bedenken hat somit nicht eine Widerlegung, sondern nur eine Bestätigung und Vertiefung meiner Anschauungen erbracht. Daß es erbliche Symphilie-Instinkte — d. h. erblich gewordene Spezialisierungen und Differenzierungen des allgemeinen Brutpflgeetriebes der Wirte in bezug auf bestimmte Gastarten — wirklich gibt, ist einfachhin nicht abzuleugnen, weil es durch die Beziehungen der *Lomechusini* zu ihren *Formica*-Wirten handgreiflich bewiesen wird. Da die Neigung von *F. sanguinea* zur Pflege und Zucht von *Lomechusa strumosa* tatsächlich von der individuellen Erfahrung der Einzelameise unabhängig und ein instinktives Gemeingut der betreffenden Ameisenart ist, beruht sie heute zweifellos nicht auf embiontischer, sondern auf klonomer Grundlage, nämlich auf einer erblichen Disposition ihres Nervensystems, durch welche die Instinktanlage vererbt wird. Derartige tiefgewurzelte und auf bestimmte Arten und Rassen von *Formica* erblich beschränkte Instinktmifikationen, wie sie in der normalen Gastpflege der *Lomechusini* bei ihren entsprechenden *Formica*-Wirten sich zeigen, bloß für „slight ontogenetic modifications“ im individuellen Verhalten der Ameisen anzusehen, ist ein großer Irrtum.

Wenn aber die Tatsache der heutigen Existenz spezifischer Symphilie-Instinkte feststeht, so muß auch ihre phylogene-

tische Entstehung möglich gewesen sein: contra factum non valet illatio. Wir konnten auch im obigen zur hypothetischen Erklärung dieses Vorgangs einiges beitragen und andeuten, wie aus ursprünglich embiontischen Instinktabänderungen eine klonome Modifikation der Instinktanlage sich ausbilden konnte auf dem Wege der Mutation des Keimplasmas, die vielleicht durch trophische Einflüsse vermittelt wurde. Wir haben dann weiterhin gesehen, wie die unter verschiedenen Gesichtspunkten geprüften ökologischen und experimentalpsychologischen Tatsachen der heutigen Beziehungen der *Lomechusini* zu ihren Wirten uns übereinstimmend zu dem Ergebnis führen, daß die *Lomechusini* ursprünglich durch Anpassung an *Formica* entstanden, und daß sie als „ein Züchtungsprodukt des Symphilie-Instinktes von *Formica*“ aufzufassen sind. Hieraus folgt aber für die phylogenetische Erklärung mit logischer Notwendigkeit, daß die Entwicklung der *Lomechusini* nicht ein einseitiger Anpassungsvorgang war, in welchem nur die Käfer der aktive Teil waren, sondern daß der morphologischen und instinktiven Anpassung dieser Gäste an ihre normalen Wirte auch ein psychisches Komplement auf seiten der letzteren entspricht. Dieses psychische Komplement, ohne welches eine Stammesentwicklung des echten Gastverhältnisses der *Lomechusini* undenkbar ist, sind aber eben jene Instinktmifikationen der Wirtsameisen, die im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung des Verhältnisses zwischen Gast und Wirt zu erblichen Symphilie-Instinkten sich ausgestalteten. Die erbliche Vorliebe von *F. sanguinea* für die Pflege und Zucht von *Lomechusa strumosa* ist ebensogut eine stammesgeschichtlich erworbene Spezies-Eigentümlichkeit dieser Ameise wie ihre erbliche Neigung zu einer bestimmten Form des Sklavenhaltens.

Nicht aprioristische Spekulationen waren es, die uns zur Annahme der Symphilie-Instinkte führten, sondern aposterioristische, streng logische Schlußfolgerungen aus den Tatsachen. Sollten das wirklich „scholastische Methoden“ sein, die erst durch mich in die Biologie eingeführt sind? Ich glaube, daß Wheeler sich hierin täuscht; denn ohne diese Methoden ist überhaupt eine denkende biologische Forschung unmöglich, die nicht nur die Tatsachen registrieren und oberflächlich miteinander vergleichen, sondern auch ein tieferes Verständnis ihres gesetzmäßigen Zusammenhanges und ihrer hypothetischen Entwicklung erschließen soll.

V. Die inneren und äußeren Entwicklungsfaktoren der symphilen Anpassungscharaktere

1. Die Amikalselektion und Wheelers Einwendungen gegen dieselbe

Als „Amikalselektion“ hatte ich 1901¹⁾ die instinktive Zuchtwahl bezeichnet, welche die Ameisen (bezw. die Termiten) gegenüber ihren echten Gästen (Symphilen) ausüben, indem sie die wegen ihrer Exsudate und ihres gesamten Benehmens²⁾ ihnen angenehmeren Individuen besonders eifrig pflegen und in manchen Fällen (*Lomechusini*) sogar deren Larven gleich der eigenen Brut erziehen. Die biologischen Tatsachen, welche mich zur Aufstellung der Amikalselektion führten, bilden zwei Gruppen. Die erste derselben umfaßt die Ähnlichkeit der Wirkungen der von den Ameisen (Termiten) auf ihre echten Gäste ausgeübten Zuchtwahl mit den Wirkungen der künstlichen Zuchtwahl, die der Mensch gegenüber seinen Haustieren ausübt. Die erstaunliche Mannigfaltigkeit der Fühlerbildungen bei *Paussus*, die sich durch Naturzüchtung nicht erklären läßt, hatte mich schon 1897 (Nr. 60, S. 181 ff.; vgl. auch Nr. 157, S. 380 ff.) zur Annahme einer instinktiven Auslese der Gäste von seiten der Wirte geführt. Zu diesen indirekten Beweisen kommt als zweite Gruppe von Tatsachen eine Reihe direkter Beweise, die sich auf die Behandlungsweise der Gäste durch ihre Wirte beziehen und die hauptsächlich der Pflege der *Lomechusini* bei *Formica* entnommen sind. Ich konnte nämlich sowohl in künstlichen Beobachtungsnestern wie in freier Natur übereinstimmend feststellen, daß die Ameisen vielfach bestimmte Pärchen ihrer

¹⁾ Nr. 118, S. 739 und 742. Vergl. auch Nr. 134 (1903), S. 307 ff.; Nr. 157 (1906), S. 345 und 380—385; Nr. 173 (1910), S. 164 ff.; Nr. 205 (1915), S. 247 ff. und 297—301; Nr. 229 (1918), S. 122. Den der Amikalselektion zugrundeliegenden Begriff hatte ich übrigens schon 1897 (Nr. 60, S. 181 ff.) entwickelt. Die eingehendste Darstellung meiner Ansichten über die Amikalselektion findet sich in Nr. 173.

²⁾ Ich rechne hierzu daher auch die instinktive Nachahmung des Benehmens der Wirte von seiten der Gäste („aktive Mimikry“, Nr. 164, S. 44, Anm. 2 und S. 52), wie sie beispielsweise bei *Atemeles* sehr hoch entwickelt ist. Zur aktiven Mimikry gehört auch das dem Benehmen der Ameisenlarven ähnliche Verhalten der Larven von *Lomechusa* und *Atemeles*, die von ihren sechs Beinen für gewöhnlich keinen Gebrauch machen, sondern regungslos, leicht gekrümmt liegen bleiben, wo die Ameisen sie hinlegen, und nur durch leise Bewegung des Kopfes gleich den Ameisenlarven ihr Fütterungsbedürfnis den Wärterinnen anzeigen.

echten Gäste zur Nachzucht „auslesen“, indem sie dieselben besonders eifrig pflegen, während sie die übrigen Individuen der nämlichen Gastart vernachlässigen oder sogar aus ihren Nestern vertreiben¹⁾. Auch Reichensperger (1917, S. 149) hat sich auf Grund seiner Beobachtungen an *Atemeles* für diese Amikalselektion ausgesprochen.

Sehen wir nun, was Wheeler in seiner neuen Schrift (1918) gegen die Amikalselektion einzuwenden hat. Er gibt zu (S. 332), daß die Analogie zwischen den Produkten der von den Ameisen gegenüber ihren echten Gästen ausgeübten Züchtung und der Zuchtwahl des Menschen gegenüber seinen Haustieren eine sehr hohe sei; aber er schließt hieraus, daß wir das neue Wort „Amikalselektion“ gar nicht brauchen, weil sein Begriff sich mit Darwins „artificial selection“ vollkommen decke; der Unterschied bestehe nur darin, daß die Selektion hier von Ameisen ausgeübt werde und nicht von Menschen. Hiergegen bemerke ich, daß doch auch die beiden Begriffe wesentlich verschieden sind. Denn die vom Menschen ausgeübte Zuchtwahl ist eine intelligente, absichtliche und zweckbewußte; die von den Ameisen ausgeübte ist dagegen eine instinktive, nur auf Grund von Sinnesreizen erfolgende. Nach Wheelers eigenen Grundsätzen dürfen wir somit beide nicht identifizieren, wenn wir nicht in Anthropomorphismus verfallen wollen. Das dürfte genügen zur Feststellung der Verschiedenheit der beiden Begriffe. Die Verwechslung der Amikalselektion mit der künstlichen Zuchtwahl des Menschen ist ebenso verfehlt wie ihre Verwechslung mit der geschlechtlichen Zuchtwahl Darwins, mit welcher Dahl sie identifizieren wollte²⁾.

Einige Seiten später (336ff.) sucht dann Wheeler eine positive Erklärung für die außerordentlich mannigfaltige und oft fast monströse Entwicklung der Exsudatororgane und anderer symphiler Charaktere bei Paussiden, Clavigeriden, Chalcididen usw. zu geben, die mit den Erzeugnissen der künstlichen Zuchtwahl des Menschen an unseren Tauben, Hühnerrassen usw. eine auffallende Ähnlichkeit haben. Er glaubt, ähnliche Erscheinungen auch bei vielen Ento- und Ektoparasiten im Tierreich zu finden

¹⁾ Nr. 162 (1908), S. 290; Nr. 173 (1910), S. 167; Nr. 205 (1915), S. 248, 286 ff., 299—301. Vergl. auch meine Beobachtungen über die Frage „können die Ameisen zählen“ (Nr. 162, S. 295 ff.).

²⁾ Siehe meine Schrift: Der Kampf um das Entwicklungsproblem in Berlin (1907), S. 83 f.

(*Sacculina*, Bandwürmer usw.), obwohl hier die Wirte keine aktive Zuchtwahl gegenüber ihren Schmarotzern ausüben, sondern sich rein passiv verhalten. Er führt sodann den Ursprung aller dieser sonderbaren und extremen morphologischen Eigentümlichkeiten auf spontane Mutationen in der Entwicklung der betreffenden Tiere zurück, die durch den Fortfall der Naturzüchtung hinreichend erklärlich seien; wir brauchten also — so schließt er — auch für die hohe Entwicklung der symphilen Charaktere gar keine besondere „Amikalsektion“ anzunehmen. — Was ist zu dieser Erklärung zu sagen?

Darin bin ich mit Wh. einverstanden, daß die Entstehung und hochgradige Ausbildung der symphilen Anpassungscharaktere bei Ameisengästen und Termitengästen in der inneren Anpassungsfähigkeit (adaptive activity) der Gäste selber, oder, wie ich mich ausdrückte (Nr. 173, S. 165) in den „inneren Entwicklungsgesetzen“ derselben ihren tiefsten Grund haben muß. Auch darin stimme ich ihm bei, daß jene Anpassungscharaktere vielfach „spontan oder mutationsartig“ entstehen, sowie, daß sie hervorgerufen werden durch „günstige Entwicklungsbedingungen“. Daß die Naturzüchtung als eigentlicher Entwicklungsfaktor für die Charaktere nicht in Betracht kommen könne, ist ebenfalls von mir schon früher ausgeführt worden (vgl. besonders Nr. 157 und 173). In diesen Punkten stimmen somit Wheelers Anschauungen mit den meinigen überein. Wenden wir uns nun zu den Differenzpunkten.

Erstens. Die Ähnlichkeit zwischen den symphilen und den parasitischen Anpassungscharakteren ist keineswegs eine so große, wie Wh. angibt. Der Parasitismus im engeren Sinne (Ento- und Ektoparasitismus) bewirkt zwar ebenfalls extreme morphologische Bildungen, die jedoch hauptsächlich auf einer Reduktion normaler Organe in Verbindung mit einer Überentwicklung anderer hinauslaufen, und keineswegs eine extreme Mannigfaltigkeit sondern im Gegenteil eine strenge Einförmigkeit der Formen hervorgerufen; beim Parasitismus überwiegen, wie ich schon früher hervorhob, die Rückbildungen, bei den symphilen Anpassungen dagegen die Neubildungen (die aber selbstverständlich an schon vorhandene Bildungen anknüpfen müssen). Unter den morphologischen Entwicklungsrichtungen der Myrmecophilen und Termitophilen haben nur jene des Trutztypus hierin eine gewisse Ähnlichkeit mit dem Parasitismus, indem dieser Typus auf die

Einförmigkeit der Körpergestalten hinarbeitet und daher zur Konvergenz derselben bei verschiedenen Gattungen und zu großer Ähnlichkeit derselben innerhalb der betreffenden Gattungen führt; man vergleiche z. B. die myrmecophilen Staphylinidengattungen *Xenocephalus*, *Doryloxenus*, *Anommatoxenus*, *Pygostenus* usw.; die termitophilen Staphylinidengattungen *Trichopsenius*, *Callopsenius*, *Termitopsenius*, *Hamitopsenius*, *Discoxenus* und *Termitodiscus*; ferner die myrmecophilen Gattungen *Dinarda*, *Allodinarda*, *Rhopitrodinarda*, *Phyllodinarda*, *Dinardilla*, *Dinardopsis*, *Fauvelia* und andere sogenannte *Dinardini*, speziell aber *Phyllodinarda* mit *Trilobitideus*. Der Mimikrytypus dagegen, der auf seiner höchsten Stufe mit Symphilie verbunden ist, bewirkt eine ganz extreme Mannigfaltigkeit, gleichsam eine Zersplitterung der Körperformen¹⁾; man vergleiche z. B. *Eci-tomorpha*, *Ecitophya*, *Dorylomimus*, *Dorylocratus*, *Mimeciton*, *Mimanomma*. Der Symphilentypus endlich bewirkt zwar einerseits vielfach Konvergenzen in der Entwicklung der Exsudatororgane, der Halsschildform, der Hinterleibsgestalt usw. bei Angehörigen der verschiedensten Gattungen und Familien [Staphyliniden, Paussiden, Clavigerinen, Gnostiden, Silphiden (*Lomechon!*), Histeriden, Scarabäiden, Brenthididen, Tenebrioniden (*Rhysopaussini!*) usw.; die verschiedenen Gattungen der physogastren termitophilen Aleocharinen usw.]; von der Einförmigkeit der Organisation der extrem parasitischen Tiere, die nur Ernährungs- und Fortpflanzungssäcke darstellen, ist hier jedoch keine Spur vorhanden, es herrscht vielmehr die größte Mannigfaltigkeit der Einzelformen. Bei näherer Prüfung verschwindet somit die von Wheeler behauptete große Ähnlichkeit zwischen den parasitischen und den symphilen Bildungen und verwandelt sich in ihr Gegenteil.

Zweitens. Bezüglich der Entwicklungsursachen, welche zur Entstehung der symphilen Anpassungscharaktere geführt haben, gehen unsere Ansichten trotz der Übereinstimmung in den oben-erwähnten Punkten wesentlich auseinander. Wheeler will hier die Naturalsektion gänzlich ausschalten, während ich ihr eine, wenn auch untergeordnete Bedeutung zuerkannte, namentlich für die Entwicklung jener Charaktere, welche die Widerstandsfähigkeit, die „passive Dauerfestigkeit“ der Gäste gegenüber der oft gewaltsamen Behandlung durch ihre Wirte bedingen und daher die Voraussetzung für die Möglichkeit eines echten Gastverhältnisses

¹⁾ Nr. 157, S. 350; Nr. 218, S. 351.

bilden (vgl. Nr. 173, S. 168). In positiver Beziehung beschränkt sich ferner Wheeler darauf, die „spontane Entstehung“ der Anpassungscharaktere zu betonen und sie für Hypertelie oder „Überentwicklung“ im Sinne Dahls zu erklären¹⁾. Diese Berufung auf die Hypertelie beruht jedoch auf einer Begriffsverwechslung, wie ich schon 1910 (Nr. 173, S. 170ff. und 179) gezeigt habe. Man kann bei der Symphilie wohl auf seiten der Wirte von einer Überentwicklung ursprünglich nützlicher Eigenschaften reden, indem die Ausdehnung des Brutpflegeinstinktes auf fremde Gäste, die anfangs indifferent war, schließlich zur Schädigung der Wirtskolonien führte. Aber auf seiten der Gäste liegt — mit Ausnahme des extremsten Mimikrytypus, z. B. von *Mimeciton* und *Mimanomma* (Nr. 194, S. 481) — keine Hypertelie vor, da die Steigerung in der Entwicklung der eigentlich symphilen Charaktere (Exsudatororgane usw.) ja für sie in hohem Grade nützlich blieb. Die Berufung auf die Hypertelie versagt demnach hier. Wir müssen uns nach anderen Faktoren umsehen, denen die hohe Differenzierung und Spezialisierung jener Anpassungen auf seiten der Gäste zuzuschreiben ist. Es genügt auch nicht, mit Wheeler bloß im allgemeinen von „favorable conditions“ für die Entstehung derselben aus inneren Ursachen zu reden; wir haben zu untersuchen, welches jene günstigen Entwicklungsbedingungen waren.

Der bescheidenen Rolle, welche der Naturauslese hierbei als äußerem Entwicklungsregulator zufällt, wurde bereits soeben gedacht. Sie reicht aber offenbar nicht aus, um beispielsweise die ungeheure Mannigfaltigkeit der Fühlerformen von *Paussus* zu erklären, wie ich schon 1897 (Nr. 60, S. 181) bemerkte und später (besonders in Nr. 157, S. 380—385) näher begründete. „Durch Naturauslese konnten nur die minder zweckmäßigen Fühlerformen als nicht existenzfähig ausgemerzt werden; die strenge Anpassungsnotwendigkeit, die diesem Prozesse zugrunde liegt, mußte auf die Einförmigkeit der Fühlerformen von *Paussus* hinarbeiten, auf die Heranzüchtung einer einzigen oder weniger Fühlerformen, die als Exsudatororgane und Transportorgane sich am zweckmäßigsten erwiesen“ (Nr. 173, S. 167). Die gleichsam unbegrenzte Mannigfaltigkeit der Fühlerkeule von *Paussus*, die wir tatsächlich vorfinden, hat zwar ihre tiefste innere Ursache in der hohen

¹⁾ Der Begriff der Hypertelie stammt nicht von Dahl, sondern von Brunner v. Wattenwyl (1883): eine über das Ziel des biologischen Nutzens hinauschießende Ähnlichkeit; er bedeutet also nicht schlechthin „Überentwicklung“.

Differenzierungsfähigkeit dieses Organs, das aus neun ursprünglichen Gliedern durch Verwachsung entstanden ist¹⁾. Die Variationsmöglichkeit der Fühlerkeule von *Paussus* ist daher, wie ich schon 1906 (Nr. 157, S. 384) hervorhob, „eine kombinierte Funktion der Variationstendenzen ihrer ursprünglichen Komponenten“. Während wir für die mit der Entwicklung des Gastverhältnisses Hand in Hand gehende Verwachsung der Fühlerglieder der Paussiden zu einer neungliedrigen, fünfgliedrigen und schließlich eingliedrigen Keule die Naturselektion als mitwirkenden Faktor insofern anerkennen können, als die Fühler dieser Käfer, an denen sie von den Ameisen am häufigsten ergriffen werden, hierdurch widerstandsfähiger gegen die Zerreißung wurden, versagt dieser mechanische Faktor gegenüber der Ausgestaltung der Fühlerkeule zu einem außerordentlich mannigfaltig gebildeten „Exsudatbecher“, auf dessen Grund ein Lager von großen adipoiden Drüsenzellen liegt (Nr. 134, S. 244ff. und Nr. 184, Taf. XV, Fig. 21), und der nicht bloß die verschiedensten spezifischen Formen annehmen, sondern auch mit den verschiedenartigsten Exsudattrichomen ausgestattet sein kann.

Ähnliches gilt auch für die symphilen Anpassungscharaktere bei andern Ameisengästen und Termitengästen, namentlich für die Entwicklung ihrer Exsudatorgane und Exsudatgewebe. Der „Symphilentypus“, der morphologisch durch diese Anpassungsmerkmale gekennzeichnet ist, ist zwar im einzelnen auf mannigfaltig verschiedenen Wegen entstanden, wie ich schon früher gezeigt habe²⁾. Teils ging er hervor aus einem ehemaligen indifferenten Typus (bei manchen Staphyliniden, z. B. *Lomechusini*, *Myrmechusa*, ferner den meisten physogastren Aleocharinen), teils aus einem ehemaligen Mimikrytypus (bei anderen Staphyliniden, z. B. *Ecitomorpha* — *Ecitophya*, *Dorylomimus* — *Dorylocratus*), teils aus einem ehemaligen Trutztypus (bei den Staphyliniden der *Sympolemon*-Gruppe, bei den Paussiden, bei den termitophilen Corythoderinen³⁾, bei den myrmecophilen und termitophilen Histeriden usw.). Aber diese im einzelnen mannigfaltig verschiedenen Ent-

¹⁾ An den ursprünglich elfgliedrigen Fühlern der Paussiden ist, wie *Megalopaussus* (A. M. Lea 1906) zeigt, das zweite Fühlerglied später mit dem ersten zum Fühlerstiel verschmolzen, so daß für die Bildung der Fühlerkeule nur die neun übrigen Glieder in Frage kommen.

²⁾ Vergl. Nr. 51, 114, 130, 134, 138, 142, 157, 218 (S. 323—327), 224, 229.

³⁾ Zu den *Aphodiinae* unter den Scarabäiden gehörig (Siehe Nr. 223).

wicklungswege führten durch Ausbildung symphiler Exsudatororgane konvergent zum Symphilentypus. Nicht bloß die inneren Faktoren, auf denen die Entstehung der symphilen Charaktere beruht, sondern auch die äußeren Faktoren, welche jene Entwicklung leiteten, sind somit im einzelnen als mannigfaltig verschieden anzunehmen, wobei wir hier nur auf die gemeinschaftlichen Elemente derselben Rücksicht zu nehmen haben. Wir stehen daher jetzt vor der Frage: Welchen äußeren Ursachen ist die Entwicklung der reichen Mannigfaltigkeit der symphilen Bildungen zuzuschreiben?

2. Die Amikalselektion und die funktionelle Reizwirkung als äußere Entwicklungsfaktoren

Zwei Faktoren sind es, die meines Erachtens hier in Betracht kommen: Erstens, die **Amikalselektion**, d. h. die instinktive Zuchtwahl, welche die Ameisen (bezw. die Termiten) gegenüber ihren echten Gästen ausüben. Diese ist als positive, aktive Form der Auslese von der Naturalselektion verschieden, die als negativer Faktor nur eine passive Auslese, ein bloßes „Überleben des Passendsten“ durch Ausrottung des Unpassenden besagt. Träger der Amikalselektion sind die Symphilie-Instinkte der Wirte, d. h. ihre erbliche Neigung zur Pflege und Zucht bestimmter echter Gäste, die als stammesgeschichtlich erworbene Differenzierungen und Spezialisierungen des allgemeinen Brutpflegeinstinktes zu erklären sind. Als zweiter positiver Faktor ist mit der Ausübung der Amikalselektion auch eine funktionelle (direkte und indirekte) Reizwirkung auf die Entwicklung der symphilen Charaktere verbunden, durch welche eine Steigerung der „Anpassungen“ der Gäste an ihre Wirte bewirkt wird.

a) Die Existenz einer wirklichen Amikalselektion, einer instinktiven Auslese, welche die Wirte gegenüber ihren Gästen ausüben durch Bevorzugung der ihnen angenehmsten Individuen, durch bessere Pflege, eifrigere Beleckung und in manchen Fällen auch durch Larvenerziehung derselben, ist bereits im obigen (Kap. V, 1, S. 80f.) durch indirekte und direkte Beweise zur Genüge nachgewiesen worden. Gegenüber den *Lomechusini*, die von *Formica* gezüchtet werden, geht die Amikalselektion ja so weit, daß bestimmte Pärchen der echten Gäste zur Nachzucht ausgelesen werden. Daß eine derartige instinktive Zuchtwahl auf

die Ausbildung der in inneren Ursachen wurzelnden symphilen Charaktere in hohem Grade fördernd wirken muß, kann wohl nicht in Abrede gestellt werden. Ich sehe daher die Amikalselektion als den hauptsächlichsten äußeren Faktor für die Entwicklung der Symphilie auf seiten der Gäste an. Indem Wheeler die direkten Beweise, die ich für die Tatsächlichkeit dieser Form der Selektion schon früher erbrachte, gar nicht berücksichtigt, widerlegt er sie nicht. Er wendet sich (S. 337) gegen die hohe Bedeutung, welche Holmgren (1909 S. 200) der Anwendung der Amikalselektion auf die Differenzierung der verschiedenen Kasten im Termitenstaate (auf Grund der Exsudattheorie) beilegte, indem er auf Bugnion (1912) sich beruft, welcher gezeigt habe, daß die Soldaten- und Arbeiterkaste von *Eutermes* schon im Ei differenziert sei, und auf Miss Thompson (1917), welche bei *Leucotermes flavipes* die Verschiedenheit der sexuellen von den sterilen Kasten schon beim Auskriechen derselben aus dem Ei bemerkt habe. Ich glaube jedoch, daß hierdurch die Beobachtungen von Grassi und Sandias (1892) über den Einfluß der Fütterungsweise der Termitenlarven auf die Differenzierung der Kasten nicht widerlegt worden sind, wenn auch ihre Bedeutung nicht so groß ist, wie jene Autoren glaubten. Wir wissen ja, daß auch bei der Honigbiene und den Ameisen aus den befruchteten Eiern je nach der Ernährungsweise der Larven entweder Weibchen oder Arbeiterinnen (oder Pseudogynen!) hervorgehen können. Emery (1895) hat hierauf seine Erklärung des Polymorphismus der Ameisen durch „castration alimentaire“ begründet. Gegen die Existenz einer Amikalselektion, welche die Ameisen (Termiten) gegenüber ihren echten Gästen ausüben, und gegen die hohe Bedeutung derselben für die Entwicklung der symphilen Charaktere als Folge dieser Auslese hat somit Wheeler hier nichts bewiesen.

b) Der zweite der obenerwähnten Faktoren, der mit der Amikalselektion innig zusammenhängt, nämlich die funktionelle Reizwirkung auf die Entwicklung der Exsudatorgane und -gewebe der Gäste, bedarf noch einer besonderen Berücksichtigung. Schon 1910 (Nr. 173, S. 166) habe ich die Ansicht ausgesprochen, daß die Unterhautgewebe jener Körperstellen, an denen die Gäste von ihren Wirten hauptsächlich beleckt werden, hierdurch zur Zellvermehrung besonders angeregt werden. Sowohl die äußeren Exsudattrichome, die aus gewöhnlichen Haarformen des Chitinskelettes sich entwickelten, als auch die innern Exsudatgewebe,

das Fettgewebe und Blutgewebe und das adipoide Drüsengewebe (s. oben Kap. I, 2, S. 11 ff.), das einerseits an die hypodermalen Hautdrüsen, andererseits an das Fettgewebe sich anschließt (Nr. 134), werden in ihrer Entwicklung dadurch mächtig gefördert werden, daß durch den bei der Beleckung auf bestimmte Körperstellen ausgeübten konstanten Reiz und durch das Zerren der Trichome bei der Beleckung die Energie des Stoffwechsels in den betreffenden Unterhautgeweben gesteigert wird. Da das Chitinskelett von der Matrix ausgeschieden wird, kann die Anwendung dieser Erklärung auch auf die entsprechenden cuticularen Bildungen (Exsudat-Trichome, -Poren, -Gruben, -Höcker usw.) keine Schwierigkeit finden. Diese Annahme einer „direkten Reizwirkung“ ist somit nur eine Folgerung aus den allgemeinen Gesetzen der Wachstumsphysiologie, nach denen die Entwicklung eines Organs durch „Gebrauch“ infolge der stärkeren Nahrungszufuhr zu demselben gefördert wird. Indem durch viele Tausende von Generationen hindurch eine sich immer steigende äußere Reizwirkung auf bestimmte Körperstellen der Gäste durch deren Beleckung ausgeübt wurde, dürfte die progressive Entwicklung sowohl der äußeren Exsudatorgane wie der inneren Exsudatgewebe auf Grund der Theorie der direkten Bewirkung verständlich werden. Indem hierzu die instinktive Vorliebe der Wirte für jene echten Gäste sich gesellte, die ihnen die angenehmsten und reichlichsten Exsudate boten, arbeitete die Amikalsektion von seiten der Wirte Hand in Hand mit der funktionellen Entwicklung der symphilen Anpassungscharaktere auf seiten der Gäste, und zwar nicht nur direkt, sondern auch indirekt. Die ihnen angenehmsten Gäste wurden von den Wirten nicht bloß am eifrigsten beleckt, wodurch die Exsudatorgane derselben direkt zur weiteren Entwicklung angeregt wurden, sondern sie wurden auch am reichlichsten gefüttert, indem ihnen nicht nur der Raub an der Brut ihrer Wirte gestattet ward, sondern in vielen Fällen auch eine aktive Fütterung der Gäste aus dem Munde der Wirte hinzukam, und die Fütterung der Imagines der Gäste schließlich auch auf die Brut derselben ausgedehnt wurde¹⁾ (*Lomechusini*). Bei den

¹⁾ Ob diese Ausdehnung der Imaginespflege auf die Larvenpflege der Symphilen ursächlich damit zusammenhängt, daß den Wirten die tatsächliche Beziehung, die zwischen den Käfern und ihren Larven obwaltet, erfahrungsgemäß (durch Berührungsassoziation) bekannt wurde, oder ob sie auf einer unmittelbaren instinktiven Reizwirkung beruht, die von den Larven der Gäste auf die Wirte ausgeübt wurde, ist eine sekundäre Frage

physogastren termitophilen Aleocharinen spielt wohl die Fütterung derselben mit Speicheldrüsensekreten der Arbeiter eine ganz besondere Rolle, analog zur Fütterung der eigenen Geschlechtstiere. So bilden die Amikalselektion und die funktionelle direkte und indirekte Reizwirkung zwei in ihrer Betätigung innig miteinander verbundene und auf dasselbe Ziel hinarbeitende Ursachenkomplexe, in denen ich die wirklichen und wirksamen „favorable conditions“ für die in ihrer tiefsten Grundlage aus inneren Ursachen entspringende „spontane Entstehung“ der symphilen Anpassungscharaktere sehe.

So haben uns denn die von Wheeler auf Grund seiner Trophallaxis-Theorie gegen die Symphilie-Instinkte und die Amikalselektion erhobenen Einwände zu einer Bestätigung und Vertiefung meiner diesbezüglichen Anschauungen geführt, die sich in die Sätze zusammenfassen lassen:

Die echten Ameisengäste und Termitengäste sind ein Züchtungsprodukt der Symphilie-Instinkte ihrer Wirte vermittelt der Amikalselektion und der funktionellen Reizwirkung. Wie die Symphilie-Instinkte die aktiven Träger der Amikalselektion sind, so sind sie auch die aktiven Träger der funktionellen Reizwirkung, welche die Wirte auf ihre Gäste in symphiler Richtung ausüben.

VI. Die fremddienliche Zweckmäßigkeit in der Gastpflege der Ameisen

1. E. Bechers „fremddienliche Zweckmäßigkeit“

In seiner Schrift „Die fremddienliche Zweckmäßigkeit der Pflanzengallen und die Hypothese eines überindividuellen Seelischen“ hat der Münchener Philosoph Erich Becher (1917) anregende Ausführungen geboten, die hier berücksichtigt werden müssen, da auch die Gastpflege der sozialen Insekten zu ähnlichen Erwägungen

der Tierpsychologie. Ich glaube, daß in Wirklichkeit beide Elemente für die Entstehung der Larvenpflege der *Lomechusini* bei *Formica* zusammenwirkten und heute noch zusammenwirken. Daß die tatsächliche Erfassung von konkreten Beziehungen noch keineswegs dasselbe ist mit der Einsicht in die Beziehungen, also mit wirklicher Intelligenz, sei hier nur nebenbei bemerkt gegenüber der von neueren Tierpsychologen wie W. Köhler (1917 u. 1918) versuchten Verwechslung dieser beiden psychologischen Begriffe.

veranlaßt. Becher unterscheidet drei Arten von Zweckmäßigkeit in den Erscheinungen der organischen Natur: die selbstdienliche Zweckmäßigkeit, die nur dem eigenen Individuum dient; die artdienliche Zweckmäßigkeit, die über das Individuum hinausgreift und im Dienste der betreffenden Art steht; und endlich die fremddienliche Zweckmäßigkeit, die „nur einem fremden Organismus zugute kommt und geradezu für ihn eingerichtet und bestimmt erscheint“. Auch wenn man Bechers philosophische Erklärung der fremddienlichen Zweckmäßigkeit nicht teilt, wird man doch anerkennen müssen, daß er sich ein Verdienst um die Biologie erworben hat, indem er auf die betreffenden Tatsachen wiederum aufmerksam machte. Daß die fremddienliche Zweckmäßigkeit so wenig Berücksichtigung in der modernen Biologie findet, schreibt er wohl mit Recht der mechanistischen Richtung in der heutigen Naturwissenschaft zu, die diesen Tatsachen mit einer gewissen Scheu gegenübersteht und möglichst wenig von ihnen spricht, weil sie dieselben nicht zu erklären vermag. Ebenso haben auch in der Morphologie die ästhetischen Verhältnisse des goldenen Schnitts, auf welche Zeising und Pfeiffer um die Mitte des vorigen Jahrhunderts hingewiesen hatten, gar keine weitere Beachtung gefunden; sie paßten eben nicht in den Ideenkreis des damals allein seligmachenden Darwinismus. Daß die Proportionen des goldenen Schnittes besonders in der Insektenwelt weit verbreitet sind, habe auch ich 1886¹⁾ gezeigt.

Becher beschränkt sich für den biologischen Nachweis einer fremddienlichen Zweckmäßigkeit nur auf die Zoocecidien auf Grund der von Küster, Kerner v. Marilaun und anderen zusammengestellten Tatsachen²⁾. Zoologische Beispiele bringt er nicht, obwohl ein Vergleich mit dem Brutparasitismus des Kuckucks nahe gelegen hätte. Es ist ihm auch vollständig entgangen, daß ich schon seit einem Vierteljahrhundert bezüglich der Symphilie-Instinkte der Ameisen und Termiten in einer Reihe von Arbeiten im Biologischen Zentralblatt und anderen wissenschaftlichen Zeitschriften nachgewiesen habe, daß die Pflege und Zucht der Symphilen für die Wirte keinen Vorteil bringt, sondern nur für die Gäste, und daß die Ameisen speziell bei der Erziehung der *Lomechusini*

¹⁾ Die Erscheinungsformen des goldenen Schnittes in der Insektenwelt (Stimmen a. Maria Laach, 30. Bd., S. 401—410 u. 522—537).

²⁾ Unbekannt blieben ihm die interessanten diesbezüglichen Arbeiten von H. Dieckmann (1911, 1911 a, 1913).

sogar „ihre schlimmsten Feinde selber züchten“. Obwohl ich das Wort „fremddienliche Zweckmäßigkeit“ für jene Erscheinungen nicht gebrauchte, so ist es doch klar, daß sie unter diesen Begriff fallen. In einem ausführlichen Referate über Bechers Schrift, das überdies manche neue tatsächliche Belege enthält, hat der Luxemburger Botaniker Edmund Klein (1918) auch die fremddienliche Zweckmäßigkeit im Tierreich gestreift. Er erwähnt hierfür den parasitischen Rankenfüßler *Sacculina*, der auf der Unterseite von *Carcinus moenas* zwischen Brust- und Bauchpanzer schmarotzt. Beim Weibchen von *Carcinus* erhält der Parasit Schutz durch die breite Abdominalplatte der Krabbe, die ihn deckt. Beim Männchen dagegen würde dieser Schutz fehlen, wenn nicht bei den parasitisch infizierten Tieren eine der weiblichen ähnliche Abdominalplatte sich entwickelte. Die fremddienliche Zweckmäßigkeit, die in letzterer Erscheinung liegt, erklärt sich jedoch durch die parasitische Kastration, welche mit der Verkümmern der Geschlechtsorgane des Wirts auch dessen sekundäre Geschlechtsmerkmale ausgleicht, so daß beim Männchen ebenfalls eine jener des Weibchens ähnliche Abdominalplatte sich bildet. Diese kommt zwar indirekt dem Schutze des Parasiten zugute, ist aber meines Erachtens nicht als eigens zugunsten des letzteren entstanden zu denken, sondern nur als eine sekundäre Folge der parasitischen Kastration des Wirtes. Weiterhin erwähnt Klein auch die Pflege der Larven fremder Insekten durch die Ameisen auf Grund von Dofleins, aus Escherich geschöpften Angaben, die jedoch weder sachlich noch kritisch zutreffend sind; der Vergleich der Symphilie mit einer „sozialen Krankheit“ und mit dem „Alkoholismus der Menschheit“, welchen Klein von jenen Autoren übernimmt, verschleiern nur die hier tatsächlich vorliegenden Verhältnisse, statt sie zu erklären. Die wirklichen Beziehungen der Symphilie zur fremddienlichen Zweckmäßigkeit werde ich daher im folgenden nochmals klarstellen müssen.

Darin, daß die fremddienliche Zweckmäßigkeit ein wirkliches Problem der Biologie bildet, stimme ich Becher und Klein vollkommen bei gegenüber Heikertinger (1918), welcher die Zweckmäßigkeit in der organischen Welt überhaupt und daher auch die fremddienliche Zweckmäßigkeit nur für ein „Scheinproblem“ hält, das bloß durch unsere anthropomorphe Denkweise in die Natur hineingetragen werde. Wenn die Zweckmäßigkeit in der Natur kein biologisches Problem ist, so ist es auch nicht die

Ursächlichkeit; denn sowohl die Beziehungen zwischen Mittel und Zweck wie jene zwischen Ursache und Wirkung leiten wir erst durch unsern Verstand aus den vorliegenden Tatsachen ab. Beide Betrachtungsweisen, sowohl die kausale wie die finale, haben jedoch ihr Fundamentum in re in den tatsächlichen Naturerscheinungen und ergänzen sich gegenseitig zu einem tieferen Verständnis derselben. Eine denkende Naturforschung kann daher keine von beiden entbehren, wie schon Karl Ernst v. Baer für die organischen Entwicklungsprozesse gezeigt hat. Mit Recht bemerkt Becher¹⁾ gegenüber Heikertinger, es sei kaum möglich, anzunehmen, daß die großen Naturforscher aller Zeiten seit Aristoteles, dem Vater der Zoologie und der Logik, von einem bloßen Scheinproblem genarrt worden seien, indem sie der Zweckmäßigkeit in der organischen Natur nachforschten. Richtig ist es zwar, wenn Heikertinger in der Zweckmäßigkeit der Lebenserscheinungen ein vitales Grundproblem sieht, das rein mechanistisch sich nicht lösen lasse; aber daraus folgt doch nur, daß die ausschließlich mechanistische Betrachtungsweise unzulänglich ist, nicht aber, daß die teleologische Betrachtungsweise aus der Biologie auszuschließen sei²⁾.

In bezug auf die naturphilosophische Erklärung der fremddienlichen Zweckmäßigkeit weiche ich allerdings von Bechers Anschauungen nicht unwesentlich ab. Er hat zwar mit großer Vorsicht und Zurückhaltung die verschiedenen Prinzipien erörtert, die für die Erklärung der fremddienlichen Zweckmäßigkeit bei den Pflanzengallen in Frage kommen können. Hierbei entscheidet er sich schließlich für die „Hypothese“, daß nicht bloß die Tiere, sondern auch die Pflanzen beseelt seien, und daß überdies in das individuelle psychische Leben der gallenbildenden Pflanze ein „winziger Teil“ oder ein „Schöbling“ einer „supraindividuellen Weltseele hineinrage“ und die organisch-psychischen Faktoren der Pflanze zugunsten ihres Parasiten beeinflusse. Ich vermag jedoch die psycholamarckistische Ansicht, die den Pflanzen Lust- und Unlustgefühle und andere einfache psychische Fähigkeiten zuschreibt, keineswegs als biologisch oder philosophisch begründet anzuerkennen. Noch viel weniger kann ich annehmen, daß die Wirtspflanze die

¹⁾ In seiner Erwiderung auf Heikertingers Kritik (Die Naturwissenschaften 1918, Heft 16, S. 185 ff.).

²⁾ Vergl. hierüber auch die Ausführungen von Buytendijk (1918).

Lust- und Unlustgefühle ihres Schmarotzers sympathisch teile, indem sie „den Protoplasmazustand desselben mitfühlt“. Ebenso unhaltbar erscheint mir die verschwommene psychomonistische Ansicht von einem „Hineinragen“ eines überindividuellen Seelischen in das individuelle Leben der Pflanze. Ohne eine höhere Intelligenz, welche die Wachstumsgesetze der Pflanze und ihres Parasiten zugunsten des letzteren einheitlich geregelt hat, vermag allerdings auch ich die fremddienliche Zweckmäßigkeit der Pflanzengallen nicht zu begreifen. Aber ich fasse jene höhere Intelligenz im theistischen Sinne als eine von der Natur substantiell verschiedene, wengleich in ihr allgegenwärtige und überalltätige, als eine göttliche Weisheit, die wesentlich einfach ist und weder Teile noch Schöblinge hat. Durch diese höhere Einheit der intelligenten Weltursache erklärt sich die Hinordnung der Wachstumsgesetze der Pflanze auf das Wohl ihres Parasiten widerspruchsfreier als durch die psychomonistische Annahme. Wenn wir das supraindividuelle Prinzip im theistischen Sinne fassen, brauchen wir keine unnatürliche Verquickung von „Teilen“ desselben mit dem individuellen Leben der Pflanze; letzteres entwickelt sich ebenso wie das individuelle Leben des Parasiten selbständig nach seinen eigenen Gesetzen, und doch bleibt die Harmonie zwischen beiden gewahrt. Leider hat Becher in seiner Schrift (S. 126ff.) die theistische Anschauung ganz unzulänglich dargestellt¹⁾. Sonst hätte er nicht den scheinbaren Widerstreit verschiedener Einzelzwecke in der Natur, der doch einer höheren Einheit dient, und die sogenannten Dysteleologien als Beweise gegen den Theismus anführen können. Diese Bemerkungen dürften hier genügen, um meinen naturphilosophischen Standpunkt in der Frage der fremddienlichen Zweckmäßigkeit von jenem Bechers zu unterscheiden. Im Schlußteil meiner Arbeit (im VIII. Kap., S. 125ff.) werde ich auf jene metaphysischen Probleme etwas eingehender zurückkommen.

2. Besteht in den Gastpflege-Instinkten der Ameise eine fremddienliche Zweckmäßigkeit?

Nachdem ich bereits 1892 (Nr. 24, S. 662) aus meinen Versuchen über die internationalen Beziehungen von *Lomechusa strumosa* schließen mußte, daß *Formica sanguinea* einen von der

¹⁾ Vergl. hierüber auch F. Theissen, 1918.

individuellen Erfahrung unabhängigen „erblichen Instinkt“ zur Aufnahme und Pflege dieses echten Gastes besitzt, lag die Frage nahe: wem nützt dieser Instinkt? Daß er für *Lomechusa* nützlich ist, weil er ihre gastliche Aufnahme auch in fremden Kolonien der normalen Wirtsameise sichert, ist selbstverständlich. Aber nützt er auch den Ameisen selber, die jenen Instinkt besitzen? Bei dem großen Schaden, den die Larven dieses Käfers (ebenso wie jene von *Atemeles*) durch Auffressen der Ameisenbrut ihren Wirten direkt zufügen, und bei den degenerativen Wirkungen der adoptiven Brutpflege auf den normalen Brutpflegeinstinkt der Ameisen, vermöge welcher die Kolonien durch Ausfall der Weibchen-erziehung zuerst für die Arterhaltung ausgeschaltet werden und dann schließlich mit dem Überhandnehmen der Pseudogynen zugrunde gehen, kann die Antwort nur lauten: nein, er nützt nicht bloß seinen Besitzern nicht, sondern die Ameisen züchten in den *Lomechusini* tatsächlich ihre schlimmsten Feinde selber heran.

Diese Folgerung hatte ich schon 1897 [Nr. 60, S. 183 (17 Separ.)] gezogen, als ich zum erstenmal zeigte, daß die echten Gäste der Ameisen und der Termiten als „ein Züchtungsprodukt des Symphilie-Instinktes ihrer Wirte“ aufzufassen sind, als „Züchtungsprodukt eines Instinktes, welcher für die betreffenden Züchter nicht als nützlich, sondern als schädlich sich erweisen mußte“. Wenngleich der den Wirten aus der Pflege ihrer echten Gäste erwachsende Schaden gewöhnlich bei weitem nicht so groß ist wie im Falle der *Lomechusini*, so gilt doch allgemein, daß der Nutzen dieser instinktiven Gastpflege auf seiten der Gäste und nicht auf seiten der Wirte ist. Die Symphilie-Instinkte sind also wesentlich fremddienlich. Ich habe oben gezeigt, daß Wheeler in seiner Verallgemeinerung der Trophallaxis zu weit ging, indem er auch die Exsudatfunktion der echten Gäste als „Nahrungsaustausch“ deutete. Es handelt sich, soweit unsere tatsächliche Kenntnis der betreffenden Erscheinungen reicht, in weitaus den meisten Fällen (s. oben Kap. I, 2 u. 3, S. 14—22) nur um eine angenehme Befriedigung der Naschhaftigkeit der Wirte durch die Beleckung der Gäste, also nicht um ein Nahrungsmittel, sondern bloß um ein Reizmittel, aus dem kein Ernährungsvorteil für die Wirte erwachsen kann. Bei der Erziehung der *Atemeles*-Larven haben die *Formica* nicht einmal den Gewinn, die aus diesen Larven sich entwickelnden Käfer später belecken zu können, da

letztere doppelwirtig sind und sofort das *Formica*-Nest verlassen, um zu *Myrmica* überzugehen, und im nächsten Frühjahr oft nicht in das nämliche *Formica*-Nest zurückkehren, in welchem sie sich entwickelt hatten. Die *Formica* haben also hier nur den Schaden von der *Atemeles*-Zucht, und diese ist in doppelter Hinsicht fremddienlich, indem aus ihr ein „Nutzen“ nur für die Gäste und ein „Vergnügen“ für fremde, den *Formica* feindliche Ameisen erwächst.

Charles Darwin hat in seiner „Entstehung der Arten“ (7. deutsche Ausgabe, 1884, S. 284) die fremddienliche Zweckmäßigkeit der Instinkte geleugnet, indem er sagt, seiner Theorie gemäß sei auch „der Instinkt einer jeden Art nützlich für diese, und soviel wir wissen, niemals zum ausschließlichen Nutzen anderer Arten vorhanden“. Als Beispiel einer scheinbar fremddienlichen Zweckmäßigkeit erwähnt er sodann die Gewohnheit der Blattläuse, ihre süßen Exkreme in Form eines Tropfens nur dann abzugeben, wenn sie von den Ameisen „gemolken“, d. h. mit den Fühlern gestreichelt werden. Er bemerkt dagegen, daß auch die Blattläuse selber einen Vorteil davon haben, weil sie dann nicht genötigt seien, ihre klebrigen Exkreme gewaltsam auszustoßen. Ob dieser Vorteil für die Blattläuse so wichtig ist, kann man wohl bezweifeln, da meist eine viel größere Zahl der nämlichen, auf Pflanzen lebenden Blattlausarten nicht von den Ameisen besucht wird und mit ihren als „Honigtau“ bekannten Exkrementen die Umgebung bedeckt, ohne daß hieraus den Blattläusen ein Nachteil entstände. Immerhin glaube auch ich, daß man die Sitte der Blattläuse, ihre süßen Ausscheidungen den melkenden Ameisen bereitwillig abzuliefern, nicht als eine fremddienliche Zweckmäßigkeit deuten darf, die eigens zugunsten der Ameisen erworben sei. Denn die Blattläuse reagieren nur reflektorisch durch Abgabe des Safttropfens auf den Reiz, den die kitzelnden Ameisenfühler auf sie ausüben, und sie brauchen hierfür keine besondere, auf die Symbiose mit den Ameisen bezügliche Instinktmodifikation zu besitzen; sie werden einfach von den Ameisen ausgebeutet, auf deren Seite die Initiative bei diesem Verfahren ist. Eher könnte man umgekehrt fragen, ob nicht die auch von mir oft beobachtete Sitte der Ameisen, ihre Blattläuse nicht nur draußen zu besuchen oder in ihren Nestern an Pflanzenwurzeln zu halten, sondern auch, wie es einige *Lasius* (*L. flavus* und *niger*) tun, die Eier der Blattläuse während des Winters in ihren Nestern aufzubewahren und die frischgeschlüpften Blattläuse im Frühjahr auf die Futterpflanzen zu tragen, eine

fremddienliche Zweckmäßigkeit zugunsten der Blattläuse darstelle. Aber diese Erscheinung ist in erster Linie selbstdienlich und artdienlich für die Ameisen, da sie ja ihre wichtigste Nahrungsquelle aus der Zucht der Blattläuse schöpfen, deren süße, zuckerhaltige Exkremeunte nicht, wie die Exsudate der Symphilen, bloß ein angenehmes Reizmittel für die Wirte sind. In zweiter Linie — indirekt — haben allerdings auch die Blattläuse manche Vorteile aus ihrer Symbiose mit den Ameisen. Die ganze Trophobiose (Nr. 120, 13. Kap. u. Nr. 210, II. Teil, 15. Kap.), d. h. die Beziehungen der Ameisen zu ihrem als Nahrungsquelle dienenden Nutztvieh (Aphiden, Cocciden, Membraciden-Larven, Lycaeniden-Raupen usw.) fällt nicht unter den Begriff der fremddienlichen Zweckmäßigkeit, weil bei den zu dieser Form der Symbiose gehörigen Erscheinungen stets ein Nutzen für die Wirte vorhanden ist, zu dem in manchen Fällen auch ein Nutzen für die Gäste sich gesellt. Da es zwischen Trophobiose und Symphilie Übergänge gibt, könnte für diese Fälle vielleicht auch ein Ernährungsvorteil für die Wirte aus der Pflege der Gäste angenommen werden, wie bei *Xenogaster inflata* angedeutet wurde (oben Kap. I, 2, S. 15). Aber in der Regel ist bei der Symphilie kein Nutzen für die Wirte, sondern nur für die Gäste vorhanden, und gerade in den typischen Fällen der höchstentwickelten Symphilie, bei der Zucht der *Lomechusini* durch *Formica*, ist der Schaden, der den Wirten aus der Pflege dieser echten Gäste erwächst, ein ganz handgreiflicher.

3. Vergleich der Symphilie mit dem Brutparasitismus des Kuckucks

Bei seiner Untersuchung über den Instinkt des Kuckucks hat Ch. Darwin (1884, S. 290ff.) die Beziehungen des Brutparasitismus zur fremddienlichen Zweckmäßigkeit nicht näher berücksichtigt. Daß es nur zum Nutzen des Kuckucks und zum Schaden seiner Pflegevögel gereicht, wenn diese das Kuckucksei in ihrem Neste dulden und ausbrüten und den jungen Kuckuck aufziehen, liegt auf der Hand. Die Zweckmäßigkeit dieser Erscheinung ist artdienlich für den Kuckuck, aber artschädlich für die Pflegevögel. Die Ähnlichkeit des Kuckuckseies mit ihren eigenen Eiern veranlaßt sie zum Bebrüten des fremden Eies; und daß der junge Kuckuck seinen Schnabel weiter aufsperrt und lauter schreit als

die eigenen Jungen, wenn er Hunger hat, veranlaßt sie, den unersättlichen Schmarotzer auf eifrigste zu ätzen, wenn auch die eigenen Jungen dabei verhungern oder sogar von dem heranwachsenden Kuckuck aus dem Neste gedrängt werden und auf dem Boden umkommen. Von intelligenter Überlegung ist bei dem Benehmen der Pflegevögel keine Spur, sondern sie folgen nur den stärkeren Sinnesreizen in der Ausübung ihres Brutpflegeinstinktes. Hierin zeigt die Kuckuckspflege durch unsere Singvögel eine große Ähnlichkeit mit der Pflege der Larven der *Lomechusini* durch *Formica*. Die Ameisen gestatten denselben nicht bloß das Aufessen ihrer eigenen Eier und jungen Larven, sondern sie pflegen sie auch viel eifriger als die eigene Brut und retten sie bei Störung des Nestes noch vor dieser; und da die jungen *Lomechusa*- und *Atemeles*-Larven schneller wachsen als die Ameisenlarven, so scheinen sie viel größeren Gefallen an der Fütterung der Adoptivbrut zu finden als an derjenigen der eigenen, und sie verschwenden daher die Nahrungsvorräte ihres Kropfes auf die Erziehung dieser Wechselbälge. Das ist offenbar unzweckmäßig für die Selbsterhaltung der Kolonie und beweist ebenso wie die Kuckuckspflege der Singvögel den Mangel einer Intelligenz, eines Vermögens der Einsicht und Überlegung, bei diesen sonst so „klugen“ Tieren. Sie werden nur durch instinktive Triebe, die durch Sinnesreize ausgelöst werden, in ihrer Handlungsweise geleitet, nicht durch höhere psychische Faktoren, die in ihrem Seelenleben fehlen.

Neben dieser Analogie zwischen der Kuckuckspflege und der *Lomechusa*-Pflege finden sich jedoch auch wichtige biologische und psychologische Unterschiede. Die verschiedenen Pflegevögel, die das Ei des Kuckucks ausbrüten und den jungen Kuckuck erziehen, tun dies, ohne einen „eigenen Instinkt für die Kuckuckspflege“ zu besitzen. Sie verhalten sich dem alten Kuckuck gegenüber feindselig und dehnen ihre normale Brutpflege nur deshalb auf den jungen Kuckuck aus, weil dieser ihren Pfllegetrieb ebenso, ja noch stärker anregt als die eigenen Jungen. Bei der *Lomechusa*-Pflege durch *Formica sanguinea* sowie bei der *Atemeles*-Pflege durch *F. fusca* und andere *Formica*-Arten finden wir doch wesentlich andere Verhältnisse. *F. sanguinea* zeigt eine erbliche, von der individuellen Erfahrung unabhängige Neigung zur Aufnahme und Pflege von *Lomechusa*, also einen „spezifischen Instinkt“ für die Pflege eben dieses echten Gastes. Ebenso zeigt auch *F. fusca*

einen angeborenen Instinkt für die Aufnahme und Pflege des ihr als Larvenwirt angepaßten echten Gastes *Atemeles emarginatus*; das nämliche gilt auch für die andern *Atemeles*-züchtenden *Formica*-Arten oder -Rassen gegenüber den ihnen speziell angepaßten *Atemeles*-Arten oder -Rassen. Ich sah sogar, wie die *fusca* in einem meiner Beobachtungsnester im April 1890 eine benachbarte Kolonie von *Myrmica scabrinodis* überfielen und die *Atemeles* aus derselben raubten, um sie in ihrem eigenen Neste zu pflegen und deren Brut zu erziehen (Nr. 173, S. 101)¹⁾. Ähnliche Differenzierungen und Spezialisierungen des Gastpflegeinstinktes wie gegenüber den Imagines finden wir auch gegenüber den Larven der *Lomechusini*. Die Larven von *Atemeles emarginatus* und *paradoxus* werden bei *F. sanguinea* nicht erzogen, sondern aufgefressen; ihr Adoptionsinstinkt ist nur auf die Pflege der *Lomechusa*-Larven eingestellt. Ebenso werden auch die Larven von *At. paradoxus*, wenn man sie zu *F. fusca* gibt, aufgefressen, und die Larven von *At. emarginatus*, wenn man sie zu *rufibarbis* gibt, obwohl die Larven dieser beiden *Atemeles*-Arten untereinander äußerst ähnlich sind; aber der Instinkt der betreffenden *Formica*-Rasse ist eben nur auf die Pflege der Larven der eigenen *Atemeles*-Art eingestellt, und die geringen Geruchsunterschiede der Larven genügen, um entgegengesetzte Reaktionen auszulösen. Ferner werden die Larven von *Lomechusa* in den selbständigen Kolonien von *fusca* und *rufibarbis* nicht erzogen, sondern aufgefressen, obwohl diese beiden *Formica* als Sklaven von *sanguinea* die Pflege der *Lomechusa*-Larven durch „Instinktregulation“ leicht erlernen; aber ihr angeborener Instinkt ist eben nur auf die Pflege der Larven der eigenen Gastart eingestellt. Daß die *Formica*, welche die Larven von *Lomechusini* erziehen, dieselben nicht etwa deshalb so eifrig pflegen, weil sie diese mit ihren eigenen Larven „verwechseln“, geht schon daraus hervor, daß sie die Adoptivlarven eifriger füttern und sorgfältiger retten als ihre eigenen Larven. Vollends unhaltbar wird die Verwechslungshypothese durch die obenerwähnte Tatsache, daß jede *Formica*-Art oder -Rasse sogar die Larven der nächstverwandten *Lomechusini* voneinander zu unterscheiden vermag und nur die Larven der ihr erblich zugehörigen Gastart gleich den eigenen Larven

¹⁾ Vergl. auch den *Atemeles*-Transport durch andere *Formica* in Nr. 205, S. 312, Anm. 1.

pflegt, oder wenigstens die Pflege der Larven einer fremden Gastart erst individuell erlernen muß durch den Einfluß des Benehmens einer anderen *Formica*-Art, mit der sie zusammenlebt und zu der die betreffenden Gastlarven erblich gehören. Das sind, wie ich schon oben (im II., III. und IV. Kapitel) erwähnte, Tatsachen, die man nicht ignorieren darf, wenn man die Sympilie-Instinkte der Ameisen richtig und vorurteilsfrei einschätzen will.

Wir müssen somit für die Pflege der *Lomechusini* bei den verschiedenen *Formica*-Arten oder -Rassen erblich verschiedene Sympilie-Instinkte annehmen. Aber diese Instinkte sind nicht insofern „eigene Instinkte“, als ob sie in ihrer Wurzel verschieden wären von dem normalen Brutpflegeinstinkt der sozialen Insekten. Sie sind vielmehr, wie ich bereits 1899¹⁾ gegenüber Escherichs Einwänden hervorhob, nur erbliche Differenzierungen und Spezialisierungen des Brutpflegeinstinktes in bezug auf bestimmte fremde Objekte (Gäste), die zu spezifischen Adoptionsinstinkten gegenüber eben diesen Gästen und deren Larven geworden sind. Becher (1917, S. 76 ff.) nimmt für die fremddienliche Zweckmäßigkeit der Pflanzengallen besondere „gallenbildende Potenzen“ zu Hilfe, die eigens für diesen Zweck gegeben seien; in den Sympilie-Instinkten der Ameisen und der Termiten sehe ich dagegen keine derartigen besonderen Potenzen, da sie sich nur schwer mit den normalen Entwicklungsgesetzen ihrer Träger, seien diese nun Pflanzen oder Insekten, vereinbaren lassen. Übrigens scheint Becher, wo er den Zusammenhang seiner gallenbildenden Potenzen mit den Bildungsgesetzen der Gallenpflanze erörtert (S. 82), auch an eine der meinigen ähnliche Erklärung gedacht zu haben. — Wie jene Differenzierungen und Spezialisierungen der Brutpflegeinstinkte der sozialen Insekten in bezug auf bestimmte Gäste, die uns heute als spezifische Sympilie-Instinkte entgegentreten, stammesgeschichtlich entstanden sein können durch Vererbung erworbener Eigenschaften, indem aus den betreffenden embiontischen Instinktvariationen entsprechende Mutationen in der Instinktanlage hervorgingen, ist bereits gegenüber Wheeler erörtert worden (s. oben Kap. II, 2 b S. 30 ff. und Kap. IV, S. 60 f.) und wird im folgenden noch durch weitere Gesichtspunkte erläutert werden.

¹⁾ Nr. 95, S. 124; vergl. auch Nr. 134, S. 307 ff., Nr. 173, S. 132 ff. u. 175 ff.

Die erbliche Spezialisierung der Symphylie-Instinkte zeigt selbstverständlich mannigfaltige Stufen. Je polyphiler der betreffende Symphyle ist, d. h. je größer die Zahl und die Verschiedenheit seiner Wirte ist, desto weniger spezialisiert ist die Anpassung des Gastes an seine einzelnen Wirte (z. B. bei *Hetaerius ferrugineus*); je monophiler dagegen der Symphyle ist, je inniger er nur auf eine normale Wirtsart (z. B. *Lomechusa strumosa*) oder wenigstens auf je einen normalen Larvenwirt (z. B. *Atemeles*) angewiesen ist, desto höher ist auch die Anpassung des Gastes an seinen Wirt spezialisiert. Dieser Anpassung entspricht aber auf seiten des Wirtes als psychisches Komplement das instinktive Verhalten des Wirtes gegenüber seinem Gast. Daher finden wir gegenüber polyphilen Symphilien keine spezialisierten Symphylie-Instinkte vor, sondern nur gegenüber solchen, die wenigstens bezüglich des Larvenwirtes monophil oder annähernd monophil sind. Ja sogar gegenüber monophilen Synoeken sind spezifisch verschiedene Duldungsinstinkte von seiten der Wirte vorhanden. Als Beispiel erwähne ich unsere zweifarbigen *Dinarda*-Formen (Nr. 33 und 183), die nur bei ihren betreffenden normalen Wirten indifferent geduldet werden. Als ich *Din. Märkeli* von *Formica rufa* zu *sanguinea* versetzt hatte und die Ameisen auf die Verschiedenheit dieser *Dinarda* von der eigenen (*dentata*) aufmerksam geworden waren, begannen sie die neuen Gäste zu verfolgen, zu fangen und aufzufressen. Dies hatte schließlich die Wirkung, daß die *Dinarda*-Verfolgung in der betreffenden Kolonie wegen der Ähnlichkeit der beiden *Dinarda*-Rassen durch Ähnlichkeitsassoziation auch auf *D. dentata* sich ausdehnte, so daß auch diese schließlich nicht mehr geduldet wurde¹⁾. Die erbliche Gewohnheit von *F. sanguinea*, sich gegenüber *D. dentata* friedlich zu verhalten, war durch die bei der Jagd auf *D. Märkeli* gemachten individuellen Erfahrungen der Ameisen vollkommen abgeändert worden. Diese Erscheinungen bestätigen somit den bei den Symphylie-Instinkten von mir nachgewiesenen Unterschied zwischen der phylogenetisch erbten und der ontogenetisch erworbenen Reaktionsweise (siehe oben S. 27 ff.).

¹⁾ Vergl. hierzu Nr. 59, S. 38 u. 2. Aufl., S. 41; Nr. 162, S. 291; Nr. 164, S. 114 u. 41 f.

VII. Zur Entstehung der fremddienlichen Gastpflege-Instinkte

1. Die Ohnmacht der Naturzüchtung gegenüber den Symphilie-Instinkten

Die Symphilie-Instinkte der Ameisen (bezw. der Termiten) tragen offenbar den Stempel der fremddienlichen Zweckmäßigkeit, da sie nur zum Nutzen der Gastart, nicht zu jenem der Wirtsart gereichen, ja letztere sogar vielfach schädigen. Wie verhält sich dieses Ergebnis zur Selektionstheorie? Ist es mit der „Allmacht der Naturzüchtung“ vereinbar oder beweist es das Gegenteil derselben?

Die allerdings nur untergeordnete Bedeutung der Naturauslese für die Entwicklung der Symphilie auf seiten der Gäste wurde bereits oben besprochen (Kap. V, 1, S. 83f.); hier handelt es sich dagegen um die Rolle der Naturauslese in der Entwicklung der Symphilie auf seiten der Wirte, also um das Verhältnis der Naturselektion zu den Symphilie-Instinkten, die das psychische Korrelat der Anpassung der Symphilien an ihre Wirte bilden. Auf diese Frage bezog sich meine Kontroverse mit Karl Escherich seit 1898¹⁾. Ich hatte in der Existenz der Symphilie-Instinkte einen Beweis gegen die Selektionstheorie zu finden geglaubt. Escherich (1898, 1902, 1907) hatte dagegen geltend gemacht, die Symphilie-Instinkte seien überhaupt keine besonderen Instinkte, sondern identisch mit dem Brutpflegetrieb der Ameisen. Die Ausdehnung eines an sich nützlichen Instinktes auf schädliche Objekte sei aber mit der Selektionstheorie völlig vereinbar; sonst wäre ja auch jedes Schaf, das zufällig mit Cercarien behaftete Pflanzen frißt und sich dadurch mit einem gefährlichen Schmarotzer infiziert, ein Argument gegen die Allmacht der Naturzüchtung. Die Symphilie sei eben nichts weiter als „eine parasitische Infektionskrankheit“ der betreffenden Ameisenkolonien. Meine Erwiderung hierauf lautete: Erstens: Die Symphilie-Instinkte sind zwar stammesgeschichtlich nur Modifikationen des Brutpflegeinstinktes der Wirte; aber sie sind spezifische, innerhalb der betreffenden Wirtsart oder -rasse erblich gewordene Modifikationen, wie die

¹⁾ Nr. 85, S. 515; Nr. 95, S. 124; Nr. 118, S. 741; Nr. 134, S. 308 ff.; zusammenfassend Nr. 173, S. 175 ff.

Differenzierung und Spezialisierung derselben bei verschiedenen Wirtsarten oder -rassen in bezug auf bestimmte Gastarten zeigt. Die Naturzüchtung mußte aber der Entstehung derartiger erblicher Instinktmodifikationen auf seiten der Wirte entgegenwirken, sobald sie für die Arterhaltung derselben nachteilig wurden. Daher versagt die Berufung auf zufällige Verirrungen sonst nützlicher Instinkte vollständig gegenüber der Pflege der *Lomechusini* durch *Formica*. Zweitens zeigte ich gegenüber der Ansicht Escherichs, der die Symphilie für eine parasitäre Infektionskrankheit der Wirtskolonien erklärte, daß hierin eine Verkenennung des wahren Wesens der Symphilie liegt. Die Neigung der Wirte, ihre eigene Brutpflege auf fremde Arthropoden, die ihnen angenehme Exsudate bieten, zu übertragen, ist an und für sich etwas Indifferentes, nicht etwas Krankhaftes. In manchen Fällen, wie bei der Larvenpflege der *Lomechusini*, führt diese Neigung allerdings zu einer offenbaren Schädigung der Wirtsart; aber dadurch wird das Wesen der Symphilie als einer nicht bloß einseitigen, sondern gegenseitigen (mutualistischen) Anpassung nicht geändert, obwohl ihrem Nutzen für die Gäste nur eine Annehmlichkeit für die Wirte entspricht. Für das Verhältnis zur Naturauslese ergibt sich hieraus zweierlei: erstens, die Symphilie in ihrer Allgemeinheit kann nicht durch Naturzüchtung entstanden sein; denn sie bietet als eine für die Wirte ursprünglich indifferente Eigenschaft keinen Anhaltspunkt für die Züchtung von Instinktmodifikationen in bezug auf die Pflege von Gästen, die ihnen keinen Nutzen für die Arterhaltung gewähren. Zweitens, von dem Zeitpunkte an, wo die Symphilie für eine bestimmte Wirtsart schädlich wurde, mußte die Naturzüchtung ihr sogar positiv entgegenwirken, indem sie jene Weibchen der Wirtsart bevorzugte, in deren Keimplasma die Neigung zur Symphilienpflege der Arbeiterinnen nicht oder nur in geringerem Maße enthalten war. Die Naturselektion erweist sich sonach in beiden Fällen als ohnmächtig für die Erklärung der Symphilie: so lange diese noch indifferent bleibt für die artdienliche Zweckmäßigkeit, ist die Naturzüchtung nicht imstande, ihre Entstehung zu erklären; sobald sie aber schädlich wird für die betreffende Wirtsart, steht ihre Weiterentwicklung durch Naturauslese sogar in schroffem Widerspruch mit den Forderungen der Selektionstheorie. Deshalb sagt auch H. Piéron (1911, S. 203) in einem Referate über meine Schrift „Wesen und Ursprung der Symphilie“ (Nr. 173): „Les théories exclusivement sélectionnistes

ne pouvant expliquer l'existence d'instincts nuisibles à l'espèce, ces théories se révèlent insuffisantes; elles se montrent impuissantes par elles-mêmes.“

Die fremddienliche Zweckmäßigkeit der Symphylie-Instinkte ist somit wirklich ein Beweis für die Ohnmacht der Naturzüchtung. Da die Naturauslese des Darwinismus in der Erklärung des Ursprungs und der Entwicklung der Symphylie-Instinkte völlig versagt, weil diese ohne Mitwirkung der Naturauslese entstanden sind und trotz der Gegenwirkung derselben sich bis zu ihrer heutigen, vielfach artschädlichen Spezialisierung weiter ausgebildet haben, müssen wir uns nach anderen Erklärungsfaktoren umsehen.

2. Die positiven Faktoren in der Entwicklung der Symphylie

Die stammesgeschichtliche Entwicklung der Symphylie als eines mutualistischen Verhältnisses muß unter doppeltem Gesichtspunkt betrachtet werden: als somatisch-psychische Anpassung der Gäste an die betreffende Wirte, und als psychische Anpassung der Wirte an die betreffenden Gäste.

Der erste dieser beiden Gesichtspunkte ist bereits früher eingehend behandelt worden (oben unter V, S. 80 ff.) mit folgendem Ergebnisse: die symphilen Anpassungscharaktere haben nach ihrer somatischen Seite ihre innere Ursache in spontanen Variationen oder „Mutationen“ der betreffenden Organe und Gewebe, während die äußeren Faktoren, welche die innern beeinflussen und ihre Entwicklung in symphiler Richtung orthogenetisch leiten¹⁾, in der Amikalsektion und in der funktionellen Reizwirkung zu suchen sind, die beide in ihrer Betätigung aufs innigste miteinander verbunden sind. Was für die somatische Entwicklung der symphilen Anpassungscharaktere der Gäste gilt, das hat auch für die psychische (instinktive) Anpassung der Gäste an ihre Wirte Geltung, da die psychische Anpassung mit der organischen Hand in Hand geht und letztere nur durch erstere wirksam wird. Der Instinkt der Gäste, die Nester bestimmter Wirtsarten aufzusuchen, deren Geruch sie anzieht, die Gewohnheit der Käfer,

¹⁾ Ein lehrreiches Beispiel für eine derartige Stufenreihe in der Entwicklung der symphilen Anpassungscharaktere bieten die Beziehungen des hochgradigsten Vertreters des Symphilentypus unter den dorylophilen Staphyliniden, *Dorylocratus rex* zum Mimikrytypus von *Dorylomimus*, aus welchem er abzuleiten ist. Siehe Nr. 218, S. 279 ff.

ihre Abwehrvorrichtungen (Bombardiervermögen der Paussiden, Schreckdrüsen der Staphyliniden) gegenüber ihren Wirten nicht oder nur im äußersten Notfall zu gebrauchen, die Zudringlichkeit der Gäste gegenüber ihren Wirten, namentlich aber die Nachahmung des Fühlerverkehrs der Wirte und der Aufforderung zur Fütterung, durch welche manche Gäste (z. B. *Atemeles*) bei den Ameisen in hohem Grade sich „einschmeicheln“, sind ebenfalls aus spontanen Variationen oder Mutationen als innern Ursachen hervorgegangen, welche mit der von den Wirten ausgeübten instinktiven Auslese der ihnen angenehmsten Gesellschafter und mit der im gastlichen Verkehr sich betätigenden Übung jener Instinkte (der Reizwirkung entsprechend) als äußeren Ursachen die Weiterentwicklung der symphilen Instinkte der Gäste bewirkten. Wir können daher die ganze somatisch-psychische Entwicklung der Symphilie auf seiten der Gäste auf die nämlichen drei Hauptfaktoren (Mutabilität der Gene, Amikalsektion und funktionelle Reizwirkung) zurückführen.

Der zweite der oben erwähnten Gesichtspunkte betrifft die psychische Anpassung der Wirte an ihre betreffenden Gäste, die zur Entstehung spezifischer Symphilie-Instinkte auf seiten der Wirte geführt hat. Da die Symphilie-Instinkte die aktiven Träger der Amikalsektion und der funktionellen Reizwirkung sind, durch welche die echten Gäste „herangezüchtet wurden“, haben wir jetzt nur noch zu untersuchen, auf welchen Faktoren die Entwicklung jener Instinktmodifikationen beruht, durch welche die normale Brutpflege der sozialen Insekten auf bestimmte Symphilen gesetzmäßig ausgedehnt wurde.

Die Entwicklung erblicher Symphilie-Instinkte ist nur denkbar auf Grund der Vererbung erworbener Eigenschaften. Die dieser Annahme entgegenstehenden Schwierigkeiten sowie auch die positiven Gründe für dieselbe sind bereits in einem früheren Abschnitt (oben unter II, 2, b, S. 30 ff.) erörtert worden. Die Symphilie-Instinkte sind aus ursprünglich embiontischen Modifikationen in der Betätigung des Brutpflegeinstinktes hervorgegangen, welche durch ihre häufige Wiederholung und wahrscheinlich auch durch trophische Beeinflussung des Erbplasmas der Fortpflanzungsgeschlechter durch bestimmte Reizstoffe zu entsprechenden Mutationen in der organisch-psychischen Entwicklung der Wirte führten und dadurch deren Neigung zur Aufnahme, Pflege und Zucht bestimmter echter Gäste in die festen Bahnen

erblicher, spezifisch verschiedener Symphilie-Instinkte lenkten. Aus den ursprünglich embiontischen Veränderungen der Neurone, auf denen die Plastizität der Instinkte organisch beruht, indem gewisse Neurone in ihrer Form und Struktur durch Wiederholung der nämlichen Reize modifiziert werden (H. E. Ziegler 1910, S. 87) sind klonome Veränderungen in den Genen des Zentralnervensystems entstanden, welche die somatisch-psychische Grundlage für jene erblichen Instinktmodifikationen darstellen, die uns als „spezifische Symphilie-Instinkte“ tatsächlich entgegentreten. Wie überhaupt die Ausdehnung der normalen Brutpflegeinstinkte sozialer Insekten auf fremde Gäste in der psychischen Plastizität jener Instinkte ihren ersten Grund hat, so beruht insbesondere die Larvenpflege der *Lomechusini* bei *Formica* auf dem hohen Grade der Plastizität des Instinktes bei dieser Ameisengattung und bietet uns die biologische Erklärung dafür, weshalb stammesgeschichtlich die Zucht der *Lomechusini* bei *Formica* entstand und heute noch nur bei ihr ausgeübt wird, obwohl zwei der betreffenden Gastgattungen (*Atemeles* und *Xenodusa*) doppelwirtig geworden sind durch sekundäre Anpassung an andere Käferwirtsgattungen (siehe oben Kap. IV S. 67 ff.).

3. Bietet die individuelle Naschhaftigkeit der Wirte eine ausreichende Erklärung für die Entstehung der Symphilie-Instinkte?

Als treibende Kraft, welche die Ausdehnung des Brutpflegeinstinktes sozialer Insekten auf fremde Gäste veranlaßte und auf diesem Wege zur Entstehung spezifischer Gastpflegeinstinkte führte, ist auf den ersten Blick die Naschhaftigkeit dieser Insekten anzusehen, die eine Befriedigung des Geschmackssinns in den Exsudaten jener Gäste fand. Wenngleich die Exsudate der Symphilen, wie bereits oben im I. und VI. Kapitel dieser Arbeit ausgeführt wurde, im Gegensatz zur Trophobie im allgemeinen keinen Nährwert für die Wirtskolonien besitzen, so kommt ihnen doch ein hoher Reizwert zu für das gastliche Verhalten der Wirte gegenüber den betreffenden fremden Gesellschaftern. Man könnte somit die Naschhaftigkeit der geselligen Insekten, die eine Funktion ihres Nahrungstriebes ist, als die eigentliche Triebfeder für die Entstehung der Symphilie-Instinkte betrachten. Aber so einfach liegt die Sache nicht; das wurde oben (im I. Kap.

S. 18f.) schon angedeutet gegenüber den Wheelerschen Anschauungen über die Trophallaxis und soll hier näher gezeigt werden.

Ebensowenig wie man die normale Brutpflege der geselligen Insekten als einen bloßen Trieb zur Befriedigung der individuellen Naschhaftigkeit der Wärterinnen erklären kann, darf man auch die Ausdehnung jener Brutpflege auf fremde Gäste schlechthin als eine Funktion jenes Triebes deuten. Wäre die Naschhaftigkeit der Ameisen die adäquate Ursache für die Pflege, die sie ihrer eigenen Brut zuwenden, so müßten sie dieselbe ja einfach auffressen, statt sie zu erziehen; sie würden sich nicht mit dem spärlichen Nahrungsaustausch (Trophallaxis) begnügen, der ihnen durch die aus dem Munde der Larven abgegebenen Verdauungsafttropfen zuteil wird, ein Genuß, den übrigens nur jene Ameisen haben können, die ihre Larven mit vorgelegter fester Nahrung füttern; die übrigen müssen mit den Exsudaten des Fettkörpers ihrer Larven vorliebnehmen. Für die Pflege der unbedeckten Puppen gilt Ähnliches, und bei der Pflege der in einem Kokon eingeschlossenen Puppen fällt auch diese Befriedigung der Naschhaftigkeit fort, da ja die Ameisen jene Puppen nicht mehr direkt belecken können; und doch würden diese nämlichen Puppen so gut schmecken, wenn sie aus den Kokons gezogen und verzehrt würden! Letzteres ist aber nur eine ausnahmsweise Erscheinung, wenigstens gegenüber den eigenen Puppen, während die fremden (mit Ausnahme eines Teils der geraubten Puppen der Sklavenarten) regelmäßig aufgefressen werden? Woher dieser Unterschied zwischen Brutpflege und Brutfraß? Offenbar beruht er darauf, daß die normale Brutpflege der Ameisen nicht schlechterdings eine Funktion ihres Nahrungstriebes ist. Ein höheres Gesetz beherrscht die Befriedigung der Naschhaftigkeit der Ameisen bei ihren Brutpflegeetätigkeiten, das Gesetz der Arterhaltung, und dieses Gesetz steht über der individuellen Naschhaftigkeit, wenigstens unter normalen Verhältnissen.

Hier wird ein Darwinist allerdings entgegen, das habe nur die Naturauslese so scheinbar weise geregelt. Jene brutpflegenden Weibchen, welche die Neigung hatten, ihre eigene Brut aufzufressen, seien durch Selektion erfolgreich ausgemerzt worden, und deshalb seien nur jene Weibchen übrig geblieben, welche ihre Brut erzogen, anstatt sie von vornherein zu verzehren. Das nämliche gelte auch für die Brutpflege der Arbeiter in den Insektenstaaten; jene Kolonien, deren Arbeiterkaste dem Egoismus sich

hingab durch naschhaftes Auffressen der Brut, seien eben ausgestorben, und nur jene übriggeblieben, deren Arbeiterkaste dem Altruismus in der Brutpflege huldigte. Das klingt wunderschön, ist aber eine leere Scheinerklärung, die über das zu lösende Rätsel hinwegzutäuschen sucht. Es ist von vornherein ein Widersinn, anzunehmen, daß jemals, auch bei den primitivsten, allerersten Formen der Brutpflege, die von den solitären Insekten zu den sozialen überleiteten (Reuter 1913), den „Instinkt“ besessen hätten, ihre Brut aufzufressen, statt sie zu erziehen. Hätten diese Rabenmütter die Neigung zur normalen Brutpflege erst durch Naturauslese „erwerben“ müssen, so wären sie unterdessen ohne Nachkommenschaft ausgestorben; das wäre das Ende vom Lied gewesen, während es doch erst der Anfang desselben sein sollte. Es liegt daher auf der Hand, daß die Entstehung des normalen Brutpflegeinstinktes der sozialen Insekten durch Naturzüchtung eine biologische Unmöglichkeit ist. Der Instinkt der Muttertiere sowie der Pflegerinnen, die Brut ihrer Kolonien nicht rücksichtslos der individuellen Naschhaftigkeit zu opfern, sondern sie zu erziehen, ist bereits eine fundamentale Voraussetzung für die Existenz wie für die stammesgeschichtliche Entwicklung von Staaten der sozialen Insekten. Dieser Instinkt kann nur auf den durch eine höhere Weisheit geordneten organisch-psychischen Entwicklungsgesetzen beruhen, ohne welche das Instinktleben der Tiere überhaupt zu einem unerklärlichen Rätsel wird.

Für die Ausdehnung der Brutpflege auf fremde Gäste, aus welcher die Symphilie-Instinkte hervorgingen, bietet die Naschhaftigkeit der Ameisen noch viel weniger einen adäquaten Erklärungsgrund als für die normale Brutpflege selber. Warum fraßen die Wirte ihre Gäste nicht einfachhin auf, sobald dieselben bis zu jenem Anpassungsstadium fortgeschritten waren, daß sie Exsudate absonderten, welche den Geschmackssinn der Wirte reizten? Warum pflegten sie jene vielmehr gleich den eigenen Nestgenossen oder gleich der eigenen Brut? Bei jenen Formen der Symphilie, die sich morphologisch aus einem ehemaligen Trutztypus entwickelten, könnte man vielleicht sagen, die Gäste seien durch ihre normale Unverletzlichkeit gegen die Zerreißung geschützt gewesen, und deshalb hätten die Wirte sich damit begnügen müssen, sie bloß zu belecken; aber die durch ihren Trutztypus geschützten *Dinarda* werden ja trotzdem aufgefressen und nicht

bloß beleckt, sobald die Ameisen durch individuelle Erfahrung einmal gelernt haben, diese Käfer zu fangen (oben S. 100). Bei jenen Gästen, deren Symphylie aus einem ehemaligen Mimikrytypus oder aus einem ehemaligen indifferenten Typus hervorging (s. oben S. 85), kann dieser Erklärungsversuch überhaupt keine Anwendung finden. Die Ameisenähnlichkeit der Gestalt und des Benehmens, die den Mimikrytypus kennzeichnet, macht die Gäste ihren Wirten zwar angenehmer und erleichtert die Entwicklung eines echten Gastverhältnisses zwischen beiden; aber sie erklärt nicht, weshalb die bei der Beleckung angenehm schmeckenden Gäste nicht aufgefressen werden. Bei den *Lomechusini*, die morphologisch aus einem indifferenten Typus hervorgingen, und deren Ameisenähnlichkeit der Gestalt für den Fühlertastsinn der Wirte jedenfalls nur eine geringe sein kann, zeigen zudem die Beobachtungstatsachen, daß diese Käfer trotz der Ameisenähnlichkeit ihres Benehmens (aktive Mimikry, Fühlerverkehr und Aufforderung zur Fütterung, besonders bei *Atemeles*), keineswegs von den Ameisen mit ihresgleichen verwechselt werden. Wenn ein bei *Formica sanguinea* aufgenommener *Atemeles paradoxus* oder *emarginatus* zum erstenmal eine *sanguinea* nach Ameisenart zur Fütterung aufforderte, indem er nicht bloß den Kopf der Ameise mit den Fühlern betrillerte, sondern auch seine Vorderfüße erhob und nach vollendeter Ameisensitte die Wangen der Ameise streichelte, sprang die Ameise zuerst überrascht zurück, da sie dieses Benehmen bei dem ihr bekannten Gast *Lomechusa strumosa* nicht gewohnt ist; sie untersuchte den Käfer sorgfältig mit ihren Fühlerspitzen und ließ sich erst nach mehrmaliger Wiederholung der Anbettlung dazu herbei, den Käfer aus ihrem Munde zu füttern. Aber sie fütterte ihn auch dann noch nicht wie eine Ameise — wie die *Atemeles* bei ihren normalen *Formica*-Wirten gefüttert werden — sondern wie eine Ameisenlarve, wie sie ihren eigenen Gast *Lomechusa strumosa* zu füttern pflegt, der sich nicht so ameisenähnlich benimmt (vgl. Nr. 164, S. 89)! *F. sanguinea* „verwechselt“ somit einen *Atemeles* ebenso wenig mit einer Ameise, wie sie eine *Lomechusa* mit einer Ameisenlarve „verwechselt“¹⁾. Ja, nicht einmal die Larven von *Lomechusa* und *Atemeles*, die von den *Formica* gleich den eigenen Larven, aber noch eifriger als diese gefüttert werden, werden von den

¹⁾ In dem Abschnitt über Tierpsychologie (Kap. VIII, 2, S. 120f.) werden wir den psychischen Komplex, den *Lomechusa strumosa* in der sensorischen Gegenwelt von *Formica sanguinea* darstellt, etwas näher zu analysieren suchen.

Ameisen mit ihren eigenen Larven „verwechselt“, sondern von denselben unterschieden, wie bereits oben (S. 98) näher gezeigt wurde. Die Verwehlungshypothese ist somit ganz unfähig zur Erklärung der Tatsache, daß die Ameisen ihre eigene Brutpflege auf die *Lomechusini* und deren Larven ausdehnen.

Warum beschränkt sich also bei der normalen Symphilenpflege die Naschhaftigkeit der Ameisen darauf, diese Käfer und deren Larven zu belecken und zu füttern, wobei durch die Beleckung der Mundgegend des Gastes am Schluß der Fütterung auch noch ein kleiner Genuß für die Naschhaftigkeit der Pflegerin abfällt? Warum reißen sie die Käfer nicht einfach in Stücke, um so eine vollkommener Befriedigung ihres Exsudathungers zu erlangen? Daß sie es können, zeigt die Tatsache, daß die alten *Atemeles* nach einer länger andauernden normalen Gastpflege in dem *Formica*-Nest schließlich oft wirklich zerrissen und aufgefressen werden (vgl. oben im IV. Kap., 2, S. 75). Und warum verzehren die Ameisen nicht die so außerordentlich wohlschmeckenden Larven der *Lomechusini*, anstatt sie zu ihrem eigenen Schaden zu erziehen? Warum fressen sie unter normalen Verhältnissen nur die Larven einer fremden *Lomechusini*art auf, nicht aber die Larven der eigenen, welche auf die Erziehung durch eben diese *Formica*-Art oder -Rasse angewiesen ist (vgl. oben im VI. Kap., 3, S. 98f.)? Woher diese Gesetzmäßigkeit? Vielleicht erwidert jemand hierauf: „Der Geruch der *Lomechusa*-Larven wirkt eben auf das Nervensystem von *F. sanguinea* pflegereizend, während der Geruch der ihr fremden *Atemeles*-Larven fraßreizend wirkt.“ Das ist jedoch keine Erklärung, sondern nur eine Umschreibung der Tatsachen. Warum der eine Geruch pflegereizend, der andere fraßreizend wirkt, wird dadurch nicht im entferntesten verständlich gemacht, wenn man nicht bereits voraussetzt, daß *sanguinea* einen instinktiven Pflorgetrieb für die *Lomechusa*-Larven besitzt, für die fremden *Atemeles*-Larven dagegen nicht. Und doch sind jene Adoptivlarven die schlimmsten Feinde der Ameisenbrut, und ihre Züchtung richtet schließlich die eigene Kolonie zugrunde!

Vom Standpunkt der artdienlichen Zweckmäßigkeit kann jedenfalls der Betätigung der individuellen Naschhaftigkeit von *Formica* gegenüber den Larven der ihnen eigens zugehörigen Art der *Lomechusini* keinerlei Beschränkung auferlegt sein. Im Gegenteil, die artdienliche Zweckmäßigkeit würde für die Ameisen um so vollkommener erreicht, je rücksichtsloser jene Kuckucksbrut der

Naschhaftigkeit ihrer Pflegerinnen zum Opfer fiele. Es kann also nur ein von der artdienlichen Zweckmäßigkeit verschiedenes Prinzip sein, das die Brutpflege der *Lomechusini* durch *Formica* regelt; und dieses Prinzip ist die fremddienliche Zweckmäßigkeit. Die nämliche höhere Weisheit, welche den normalen Brutpflegeinstinkt der sozialen Insekten so geordnet hat, daß die individuelle Naschhaftigkeit bei Betätigung derselben dem Zwecke der eigenen Arterhaltung untergeordnet bleibt, hat auch dafür gesorgt, daß die Ausdehnung der Brutpflege auf fremde Gäste durch die Sympylie-Instinkte einer fremden Arterhaltung, nämlich derjenigen der Gäste, zweckdienlich untergeordnet bleibt. Um diesen Zweck zu erreichen, sind der individuellen Naschhaftigkeit der Ameisen gleichsam Zügel angelegt, bis unter normalen Verhältnissen die Erhaltung der betreffenden Gastart gesichert ist. Sobald die junge Generation von *Atemeles* in dem *Formica*-Neste sich entwickelt hat, fallen jene Schranken für die individuelle Naschhaftigkeit der Ameisen; die frischentwickelten Käfer müssen, um nicht von ihren eigenen „Pflegerinnen“ aufgefressen zu werden, eilig davonlaufen und zu *Myrmica* übergehen; eben hierdurch ist, wie oben (im IV. Kap., S. 74 ff.) gezeigt wurde, die gesetzmäßige Doppelwirtigkeit der *Atemeles* entstanden. Die jungen *Lomechusa* dagegen können in den tiefsten Kammern ihres Geburtsnestes ruhig sitzen bleiben; für sie ist in anderer Weise gesorgt, daß sie der Naschhaftigkeit ihrer Wirte nicht zum Opfer fallen.

Welch ein wunderbares Getriebe von zahllosen scheinbar willkürlichen „Zufälligkeiten“ zeigt sich in der Lebensgeschichte von *Atemeles* und *Lomechusa*! Und doch vereinigen sich die bunt durcheinander schießenden Fäden dieses Gewebes zu einem kunstvollen Gesamtbilde; denn die scheinbaren Zufälligkeiten der Einzelvorgänge sind einem höhern Gesetze dienstbar, nämlich der Arterhaltung der *Lomechusini* auf Kosten ihrer Wirte, aber so, daß hierdurch auch die Arterhaltung der letzteren durch die zu starke Vermehrung ihrer Gäste nicht aufgehoben werden kann; dies ergab sich auch aus unserer Schilderung der Entwicklung der *Lomechusa*-Zucht in den *sanguinea*-Kolonien (oben im II. Kap., 2, c, S. 34 ff. und 2, d, S. 42 ff.). Die Arterhaltung des Gastes hängt ja auch ihrerseits wesentlich ab von der Arterhaltung seines normalen Wirtes. So sind zwei scheinbar einander direkt widersprechende Zwecke, die Arterhaltung des Wirtes und jene seines

größten Feindes, einer höheren Harmonie eingeordnet. Und beide Zwecke werden auf ganz einfache und naturgemäße Weise erreicht durch die individuelle Befriedigung der instinktiven Neigungen beider Symbionten, und zwar hauptsächlich durch die Befriedigung ihres Nahrungstriebes, die zur selbstdienlichen Zweckmäßigkeit gehört: die zu starke Vermehrung des Wirtes wird eingeschränkt durch die Ausdehnung seiner eigenen Brutpflege auf den Gast, der die Brut der Wirte frißt, dessen Zucht aber mit hoher individueller Annehmlichkeit für die Naschhaftigkeit der Pflegerinnen verbunden ist; und die zu starke Vermehrung des Gastes wird eingeschränkt durch die nämliche individuelle Naschhaftigkeit des Wirtes, die nur insoweit der Pflege des fremden Gastes untergeordnet ist, als die Arterhaltung des letzteren es erfordert. In der Tat eine wunderbare Harmonie zwischen selbstdienlicher, artdienlicher und fremddienlicher Zweckmäßigkeit!

VIII. Die philosophischen Probleme in der fremddienlichen Gastpflege der Ameisen

1. Der innige Zusammenhang der biologischen mit der philosophischen Betrachtungsweise!

Unsere bisherige Untersuchung beruhte auf biologischer Basis. Wir suchten aus den biologischen Erscheinungen die ihnen zugrunde liegenden Gesetzmäßigkeiten festzustellen und prüften dann das Verhältnis dieser Gesetzmäßigkeiten zu den verschiedenen biologischen Erklärungsprinzipien. Wir fanden dabei, daß die Annahme spezifischer Symphilie-Instinkte, welche erblich gewordene Modifikationen des normalen Brutpflegeinstinktes der sozialen Insekten in bezug auf bestimmte fremde Gäste darstellen, durch die Tatsachen gefordert wird. Wir fanden weiter, daß die Entwicklung der Symphilie auf seiten der Gäste als eine kombinierte Funktion aus internen, organisch-psychischen Entwicklungsursachen mit äußeren Faktoren zu betrachten ist, unter denen die Naturselektion nur eine untergeordnete Rolle spielt, während die Amikalselektion, die von den Wirten gegenüber ihren Gästen ausgeübte instinktive Zuchtwahl, und die mit dieser aktiven Züchtung verbundene, in der Ausübung der Gastpflege sich betätigende funktionelle Reizwirkung auf die Entwicklung der symphilen Anpassungscharaktere der Gäste, die Hauptfaktoren darstellen.

Da die Symphilie-Instinkte der Wirte die aktiven Träger dieser beiden Faktoren sind, ging unsere Untersuchung zur stammesgeschichtlichen Entwicklung der Symphilie-Instinkte und hiermit zur Entwicklung der Symphilie auf seiten der Wirte über. Hier zeigte sich, daß nur die Vererbung ursprünglich embiontisch erworbener Instinktmodifikationen, welche auf das Erbplasma der Fortpflanzungsgeschlechter durch entsprechende Modifikationen der Gene des Zentralnervensystems sich übertrugen, eine Erklärung für den Ursprung spezifisch determinierter Symphilie-Instinkte zu bieten vermag. Wir mußten also für die Entstehung derselben das lamarckistische Prinzip der direkten Bewirkung annehmen, während das darwinistische Prinzip der Naturauslese hier völlig versagte; denn jene Instinkte entstanden als ursprünglich indifferente Modifikationen des Brutpflegeetriebes ohne Mitwirkung dieser Selektion, und sie entwickelten sich in ihrer spezifischen Ausgestaltung sogar gegen die Selektion weiter in jenen Fällen, wo sie für das Wohl der Wirtsart positiv schädlich wurden. So ging die durch ursprünglich ontogenetische Vorgänge eingeleitete phylogenetische Entwicklung der Symphilie-Instinkte auf Grund innerer, organisch-psychischer Entwicklungsgesetze ihren Gang weiter, bis ihr durch das Aussterben der betreffenden Wirtskolonien ein Ziel gesetzt wurde, wie wir es für die Entwicklung der *Lomechusa*-Zucht in den *sanguinea*-Kolonien näher gezeigt haben (im II. Kap., 2, c). Die ganze Entwicklung der Symphilie-Instinkte stellt sich uns daher als **eine Entwicklung aus inneren Ursachen** dar, in welcher **der äußere, reizauslösende und richtungbestimmende Faktor** die sich mit der progressiven Entwicklung der Exsudatfunktion der Symphilen steigernde **individuelle Annehmlichkeit** der Gastpflege für die Wirte war.

Den Begriff der Finalität konnten wir selbstverständlich aus unserer Untersuchung ebensowenig ausschalten wie jenen der Kausalität. Die individuelle Ausübung sowohl der eigenen wie der fremden Brutpflege stellt, insofern sie eine Befriedigung der individuellen Naschhaftigkeit (einer Äußerung des Nahrungstriebes) in sich schließt, eine „selbstdienliche Zweckmäßigkeit“ im Sinne Bechers dar. Die „artdienliche Zweckmäßigkeit“ zeigt sich in der normalen eigenen Brutpflege der sozialen Insekten, die „fremddienliche Zweckmäßigkeit“ dagegen in der adoptiven Brutpflege, in der Pflege und Zucht bestimmter echter Gäste. Die

Existenz dieser dreifachen Zweckmäßigkeit ist auch für die Biologie kein „Scheinproblem“, sie ist keine „müßige Spekulation“, sondern eine unmittelbare logische Folgerung aus den biologischen Tatsachen, die uns ebensogut die Frage nach der Beziehung zwischen Mittel und Zweck einer Erscheinung wie zwischen Ursache und Wirkung derselben nahelegen.

Wenn wir nun aber weiterhin fragen, wie ist die gesetzmäßige Harmonie zu erklären, die uns in der Gastpflege der Ameisen zwischen selbstdienlicher, artdienlicher und fremddienlicher Zweckmäßigkeit entgegentritt und die scheinbar einander widersprechenden Zwecke derselben einer höheren Einheit unterordnet, so betreten wir bereits das Gebiet der Naturphilosophie und damit dasjenige der Metaphysik, die nach den übersinnlichen Zusammenhängen der sinnlich wahrnehmbaren Erscheinungen forscht. Ein unentbehrliches Stück Metaphysik steckt übrigens bereits in jeder naturwissenschaftlichen Theorie (z. B. der Deszendenzlehre)¹⁾, indem dieselbe über die empirische Feststellung des tatsächlichen Zusammenhanges bestimmter Erscheinungen hinausgehend auch den Grund jenes Zusammenhanges zu erklären sucht. Mit Recht weist E. Becher (1917, S. 135) auf die moderne Atomistik hin, welche eben deshalb als „metaphysisch“ in Verruf gebracht worden sei. Die Ablehnung jeder Erforschung übersinnlicher Zusammenhänge, wie sie der Konditionalismus fordert, würde die Naturwissenschaften ihres Charakters als Wissenschaft, die eine *cognitio ex causis* ist, berauben; daher muß in jeder naturwissenschaftlichen Theorie bereits etwas Metaphysisches enthalten sein. Allerdings hat sich der Naturforscher als solcher nur mit den nächsten Ursachen der Erscheinungen und ihres Zusammenhanges zu beschäftigen; aber als denkender Mensch fühlt er sich gedrängt, auch den höheren und letzten Ursachen der von ihm festgestellten Naturgesetze nachzuforschen; er kann auch an diesen Problemen nicht teilnahmslos vorübergehen, obwohl er dieselben nicht mehr als „Naturforscher“ sondern nur als „Naturphilosoph“ zu beantworten vermag. Daher ist auch ein philosophisch denkender Biologe berechtigt zu fragen: worin liegt der tiefste Grund der Harmonie zwischen den verschiedenen Formen der Zweckmäßigkeit in der Gastpflege der Ameisen und

¹⁾ Vgl. hierüber auch Conrad Günther, Gedanken zur Deszendenztheorie (Verh. d. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1914, S. 91—112).

zwischen den verschiedenen Faktoren, durch welche jene Harmonie zustande kommt? Welchen Aufschluß vermag uns die Philosophie darüber zu geben?

Immanuel Kant (1724—1804) wird zwar von vielen heute noch als der größte deutsche Philosoph betrachtet, dem die Naturphilosophie „ihren angeblich genialen Mut, aus dem Verstande die ganze Welt aufzubauen, verdankt“¹⁾. Ihm vermag ich jedoch als denkender Naturforscher nicht zu folgen. Denn in Wirklichkeit hat gerade Kant durch seine „Kritik der reinen Vernunft“ einen Zwiespalt zwischen Naturphilosophie und Naturwissenschaft hineingetragen, der beiden nicht zum Segen gereichte, indem er sie beide ihres reellen Inhalts beraubte. Das objektive „Ding an sich“ sollte unerkennbar für uns sein, während wir unser Weltbild nur aus subjektiven Kategorien aufbauen, die angeborene Denknwendigkeiten unseres Verstandes darstellen, ohne uns Rechenschaft darüber geben zu können, ob das, was wir von der Welt erkennen, auch wirkliche Eigenschaften der Dinge sind²⁾. In folgerichtiger Fortsetzung dieses Gedankenganges mußte die nach-Kantsche idealistische Naturphilosophie dazu gelangen, die ganze Welt mit ihren Erscheinungen für ein reines Produkt des Ich zu erklären; von einer Erkenntnis der Natur und ihrer Gesetze als eines objektiv Gegebenen konnte da keine Rede mehr sein. Damit war jeglicher Naturforschung und Naturwissenschaft der Boden entzogen; es gab nur noch eine Ichforschung und Ichwissenschaft, welche Beobachtung und Experiment verwarf und alles nur a priori erklären wollte.

Fast hundert Jahre vor Kant hatte dagegen Gottfried Wilhelm Leibniz (1646—1716), der in seiner *Protogaea* (1693) unter allen deutschen Philosophen zum erstenmal den Gedanken einer Stammesentwicklung der organischen Welt auf Grund der Fossilienfunde aussprach, eine andere Naturphilosophie geschaffen, die einen höheren und dauernden Wert besitzt als die Kantsche. Wenn wir auch die Monadenlehre von Leibniz und sein innig damit zusammenhängendes System der prästabilierten Harmonie heute ablehnen, so müssen wir doch anerkennen, daß in Leibnizens

¹⁾ E. Rádl, Geschichte der biologischen Theorien I, S. 245.

²⁾ Vgl. auch B. Jansen (1919, a, S. 354) über die Hervorbringung der Naturgesetze durch die schöpferische Kraft des Verstandes in Kants „Analytik der Grundsätze“.

Naturphilosophie der Erkenntnisbereich der Naturwissenschaft vollständig gewahrt und mit dem naturphilosophischen zu einem harmonischen Ganzen verbunden wurde, dem wir auch gegenwärtig unsere Bewunderung nicht versagen können. Er war der erste deutsche Naturphilosoph, der die teleologische und die kausale Betrachtungsweise einheitlich und widerspruchsfrei miteinander zu vereinigen wußte. Ich stimme Bernhard Jansen (1917, S. 544) bei, wenn er sagt:

„Um die Naturphilosophie hat sich Leibniz durch das Rehabilitieren der immanenten Teleologie ein unsterbliches Verdienst erworben. Die Abgrenzung aber gar, wieweit die Zulässigkeit der Naturerklärung aus Wirkursachen und wieweit aus Zweckursachen geht, dürfte unstreitig das Glanzstück in Leibnizens System überhaupt sein; in ihrer klassischen Formulierung hat er alle Früheren, selbst einen Aristoteles und Thomas von Aquin, überholt und ist von keinem Späteren, selbst nicht von Kants Kritik der Urteilskraft überholt worden. Wie ein Adler übersteigt er in stolzem Höhenflug die Niederungen des damaligen Mechanismus, der nur Größe, Zahl, Maß, Gewicht und Bewegung kennt, und erhebt sich zu den idealen Regionen platonisch-aristotelisch-thomistischer Weltbetrachtung. Er führt wieder innere, spontan sich auswirkende Naturkräfte ein, läßt die Naturdinge aus sich heraus Zwecke verwirklichen, läßt sie im Dienst höherer Gedanken unbewußt arbeitende Werkzeuge sein. Das All ist nicht mehr der Ausfluß blinder Naturkräfte, auch nicht das Werk des Zufalls, noch weniger die notwendige Entfaltung einer unendlichen, ungewordenen Naturkraft: die Welt ist die schöpferische Verwirklichung göttlicher Gedanken und Absichten im Sinne des hl. Augustinus.“

„Erfahren sodann und kundig in all den exakten Arbeitsweisen und vertraut mit den überraschenden Erfolgen der jugendfrischen und siegesbewußten Naturwissenschaften, zieht er mit scharfem Griffel die Markungen zwischen der Domäne mechanischer und teleologischer Erklärung: die einzelnen Vorgänge und Gesetze sind rein mechanisch aus ihren Wirkursachen zu erklären; mag der Forscher auch von der Zweckbetrachtung als der heuristischen Hilfsgröße ausgehen, er hat erst dann der mechanisch-kausalen Erklärung genuggetan, wenn er das ganze Getriebe des Mechanismus aufgedeckt, all die Fäden der mechanisch nach Zahl, Größe, Gewicht bestimmbareren Wirkursachen bloßgelegt hat. Dagegen ist

das Weltgefüge, die Einordnung des Einzelnen in das Ganze und der harmonische Zusammenklang nur aus der Zweckbetrachtung verständlich. Ferner geht das Leben, alle seelische Betätigung, auf Verwirklichung von Zwecken und ist deshalb ohne teleologische Gesichtspunkte unerklärlich.“

2. Die Gastpflege ein Problem der Tierpsychologie

Das Problem, welches an die soeben gestellte Frage sich knüpft, gehört zunächst der Tierpsychologie an. Denn die Instinkte der sozialen Insekten sind es ja, die in der Gastpflege sich betätigen. Die Ameisen befriedigen ihre individuellen instinktiven Triebe durch Ausübung ihrer eigenen Brutpflege wie der Gastpflege; aber diese Triebe sind so geordnet, daß sie den drei einander scheinbar widersprechenden Zwecken der selbstdienlichen, der artdienlichen und der fremddienlichen Zweckmäßigkeit harmonisch dienstbar werden. Wodurch ist, um auf die schon am Schlusse des VII. Kapitels gestellte Frage zurückzukommen, die individuelle Naschhaftigkeit der Ameisen so geregelt, daß sie unter normalen Verhältnissen sowohl ihre eigene Brut als auch diejenige ihrer Gastart pflegen und erziehen, statt sie rücksichtslos aufzufressen? Die „eigene Intelligenz“¹⁾ der Ameisen kann jener Gesetzgeber nicht sein. Das ergibt sich aus der großen Torheit, die sie regelmäßig begehen und immer wiederholen, indem sie in der Larverziehung der *Lomechusini* ihre schlimmsten Feinde selber züchten und nicht einmal durch Schaden klug werden. Die Naturauslese Darwins vermag aber, wie wir gesehen haben (oben im VII. Kap.), ebenfalls weder den Ursprung der normalen Brutpflegeinstinkte, noch deren gesetzmäßige Ausdehnung auf die Pflege und Zucht

¹⁾ Den Beweis dafür, daß den Ameisen keine Intelligenz im philosophischen Sinne des Wortes, d. h. keine Einsicht in die Beziehungen der Dinge und kein formelles Schlußvermögen zugeschrieben werden darf, habe ich in früheren Schriften eingehend geführt (Nr. 21, III. Abschn., 1. Kap., Nr. 58, 59, 95, 120, 14. Kap., Nr. 164, 210. S. 197 ff. u. 393 ff.). Das Vermögen der Tiere, durch sinnliche Erfahrung ihre angeborenen Instinkte zu modifizieren und zu „lernen“, darf nicht mit dem Begriff der Intelligenz verwechselt werden, wie dies durch H. E. Ziegler und andere Zoologen geschah. Vgl. hierüber besonders Nr. 58, 3. Aufl., 2. Kap. und Nr. 164, X. Kap. „Über die verschiedenen Formen des Lernens“. Darin, daß das Lernen durch sinnliche Erfahrung auf instinktiver Basis beruht und in den Bereich des Instinktlebens gehört, ist neuerdings Buijendijk (1918) mit mir einverstanden. Gegen die Annahme eines formellen Schlußvermögens haben sich auch andere Ameisenforscher wie Forel, Escherich, Wheeler und Brun ausgesprochen. Siehe auch Escherich, 1917, S. 307 ff.

bestimmter fremder Gesellschafter zu erklären; beide Unmöglichkeiten sind gleich handgreiflich. Jene rein mechanistische Auffassung, welche die Entstehung der instinktiven Gesetzmäßigkeiten aus einer ursprünglichen Gesetzlosigkeit durch bloßes Überleben des „zufällig passenden“ zu erklären versucht, leidet bereits Schiffbruch bei den ersten Anfangsstadien des normalen Brutpflegeinstinktes und ist deshalb auch unfähig, den Ursprung der Sympilie-Instinkte zu erklären, ganz abgesehen von dem offenbaren Widerspruch, der zwischen der fremddienlichen Zweckmäßigkeit derselben und den Prinzipien der Naturauslese besteht. Wenn die Wahrscheinlichkeit der Entstehung einer gesetzmäßigen Ordnung aus einem ursprünglich gesetzlosen Chaos unzähliger Einzelelemente nach der Wahrscheinlichkeitsrechnung überhaupt schon gleich Null ist, so ist sie hier weniger als Null.

Die gesetzmäßige Ordnung der instinktiven Triebe der Ameisen muß daher bereits eine ursprüngliche, von vornherein in der Instinktanlage gegebene sein. Sie ist durch die stammesgeschichtliche Differenzierung und Spezialisierung der Brutpflegeinstinkte der sozialen Insekten sowohl in bezug auf ihre eigene Brutpflege und deren Hilfszweige als auch in bezug auf die Ausdehnung jener Brutpflege nicht erst entstanden, sondern hat sich nur unter Einwirkung der äußeren Faktoren — im Falle der Gastpflege durch die von den Gästen auf die Wirte ausgeübten Sinnesreize — entwickelt. Die „Instinktanlage“ besagt ja die gesetzmäßige Reaktionsfähigkeit auf jene äußeren Reize, durch welche die instinktiven Tätigkeiten ausgelöst werden.

Dies führt uns zur Frage nach dem Wesen des Instinktes. Nach meiner Auffassung, die ich schon seit 1884¹⁾ in Verbindung des scholastischen Instinktbegriffes mit dem modernen entwickelt und näher begründet habe, ist der Instinkt die spezifisch zweckmäßige Anlage des sinnlichen Erkenntnis- und Begehrungsvermögens im Tiere, die ihre organische Grundlage in der Anlage des Nervensystems hat und sich mit letzterer vererbt. Wir können bei dieser Definition von dem psychischen Faktor der „Tierseele“ absehen, dessen Erörterung hier zu weit führen würde; es genügt, das Wesen des Instinktes

¹⁾ In der Studie über den Trichterwickler. Siehe ferner „Instinkt und Intelligenz im Tierreich“ (Nr. 58, 1897, 3. Aufl., 1905, 3. Kap.). Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen (Nr. 95, 1899 und 164, 1909, 2. Kap.).

als organisch-psychischer Anlage festzustellen. Die Instinkte haben sich stammesgeschichtlich entwickelt in inniger gegenseitiger Abhängigkeit von der morphologischen Entwicklung; die somatisch-psychische Entwicklung des Tieres bildet ein Ganzes. Diese Entwicklung stellt jedoch keine prästabilisierte Harmonie im Sinne von Leibniz dar, sondern sie setzt als epigenetisches Element die Einwirkung äußerer Ursachen auf den tierischen Organismus und seine Sinnesorgane voraus; sie erfolgte demnach durch die gesetzmäßige Reaktionsfähigkeit der Instinktanlage auf äußere Sinnesreize auf dem Wege der Vererbung erworbener Eigenschaften.

Woher stammt also die höhere Harmonie, zu welcher die selbstdienliche, die artdienliche und die fremddienliche Zweckmäßigkeit in der Brutpflege der Ameisen sich vereinen? Daß bei der normalen Brutpflege der geselligen Insekten die selbstdienliche Zweckmäßigkeit, die in der individuellen Befriedigung der instinktiven Triebe liegt, mit der artdienlichen Zweckmäßigkeit sich verbindet und ihr dienstbar wird, folgt unmittelbar aus der oben gegebenen Definition des Instinktes. Denn die Artdienlichkeit der Instinkte beruht eben darauf, daß unter normalen Verhältnissen diejenigen Tätigkeiten, welche zur Erhaltung der Art entweder direkt (wie die Fortpflanzungstätigkeiten und die Brutpflege) oder indirekt (wie die Nahrungsaufnahme und deren verschiedene Erwerbszweige) objektiv nützlich sind, dem Individuum auch subjektiv angenehm gemacht sind; daher lösen die Objekte derselben durch die von ihnen ausgehenden Reize die Betätigung des betreffenden Triebes zweckentsprechend aus. Daß die Ameisen unter normalen Verhältnissen ihre Brutpflege so ausüben, daß die eigene Brut nicht der individuellen Naschhaftigkeit der Pflegerinnen rücksichtslos zum Opfer fällt, ist daher aus dem Wesen des Brutpflegeinstinktes, für den die mit der Ausübung der Brutpflege verbundenen angenehmen Geruchs- und Geschmacksreize nur Mittel zum Zweck sind, ohne weiteres verständlich; die normale Ausschlagweite in der Befriedigung der individuellen Naschhaftigkeit der Ameisen muß sich daher innerhalb der für die Arterhaltung erforderlichen Grenzen bewegen. Aber schon diese Harmonie zwischen selbstdienlicher und artdienlicher Zweckmäßigkeit ist nur dann für unsern Verstand begreiflich, wenn wir annehmen, daß eine höhere Weisheit beide zueinander in Beziehung gesetzt hat. Ohne eine „supraindividuelle Intelligenz“, welche die

Instinktanlage zugleich selbstdienlich und artdienlich geordnet hat, werden wir schon hier nicht fertig, falls wir nicht auf vernünftiges Denken verzichten wollen.

In noch höherem Maße gilt dies von der dreifachen Harmonie zwischen der selbstdienlichen, der artdienlichen und der fremddienlichen Zweckmäßigkeit, die in der Gastpflege der sozialen Insekten und speziell in der Pflege und Zucht der *Lomechusini* sich äußert. Woher kommt es, daß die Wirte auch auf Reize, die von fremden Gesellschaftern ausgingen, durch Ausdehnung ihrer Brutpflege auf dieselben antworteten, und zwar so gesetzmäßig antworteten, daß sich bei ihnen eigene Symphilie-Instinkte für die Pflege und Zucht ihrer echten Gäste ausbilden konnten? Woher kommt es, daß die *Formica* auf diesem Wege ihre schlimmsten Feinde selber züchten? Woher kommt es, daß andererseits dem Schaden, den die Gastpflege der eigenen Wirtsart verursacht, wiederum Schranken gezogen sind durch die nämliche individuelle Naschhaftigkeit der Ameisen, welche sie veranlaßt, jene fremden Gäste so „aufopfernd“ zu pflegen?

Die Berufung auf die „Ähnlichkeit“ der von den fremden Gesellschaftern ausgehenden Sinnesreize mit den normalen Brutpflegereizen bietet keine Erklärung hierfür, sie ist eine bloße *petitio principii*. Denn daß z. B. *Formica sanguinea* auf den Geruch von *Lomechusa strumosa* durch unmittelbare gastliche Aufnahme dieses Käfers reagiert, und daß sie auf den Geruch der *Lomechusa*-Larven durch Pflege und Zucht derselben reagiert, ist eben selber bereits etwas stammesgeschichtlich Gewordenes, nicht etwas ursprünglich Gegebenes. *F. fusca* und *rufibarbis* reagieren ja erblich anders auf die nämlichen Reize, weil für sie eben andere *Lomechusini* und deren Larven die spezifischen Pfleglinge geworden sind; und die Gattungen *Myrmica* und *Camponotus* reagieren auf die von *Lomechusa strumosa* und deren Larven ausgehenden Reize sogar gänzlich verschieden von *Formica*. Daß die von den verschiedenen Gästen auf ihre betreffenden Wirte ausgeübten Sinnesreize pflegereizend wirken und nicht bloß fraßreizend, ist somit auf die psychische Anpassung der Wirte an ihre betreffenden Gäste zurückzuführen, die das Korrelat der organisch-psychischen Anpassung jener Gäste an ihre Wirte bildet.

Wie sollte auch ein Vorfahr von *Lomechusa* dazu gekommen sein, von vornherein einen „ähnlichen Eindruck“ auf *Formica* zu

machen wie deren Artgenossen oder deren Brut? Er stammte doch wahrscheinlich von einer mit *Myrmedonia* verwandten Form ab (siehe oben S. 57), die anfangs als feindlich verfolgter Einmieter (Synechthre) den Ameisen sich aufgedrängt hatte. Der ursprüngliche psychische Eindruck muß also ein dem heutigen geradezu entgegengesetzter gewesen sein, der nur eine feindliche Reaktion auslösen konnte. Analysieren wir dagegen einmal die psychische Rolle, welche das *Lomechusa strumosa* genannte Objekt heute in der Sinneswahrnehmung von *F. sanguinea* spielt. Bereits oben (S. 98 u. 108) wurde auf Grund der Beobachtungstatsachen gezeigt, daß die Verwehlungshypothese völlig unhaltbar ist. *F. sanguinea* „verwechselt“ nicht einmal eine *Lomechusa* mit einem *Atemeles*, geschweige denn, daß sie eine *Lomechusa* oder einen *Atemeles* für ihresgleichen oder für eine Ameisenlarve ansähe.

Der psychische Komplex „*Lomechusa strumosa*“ in der sensorischen Gegenwelt (v. Uexküll) ihrer Wirtsameise ist ein sehr interessantes psychologisches Gebilde. Daß das Subjekt desselben ein Käfer aus der Familie der Kurzflügler und der Unterfamilie der *Aleocharinae* und der Gruppe der *Myrmedoniini* ist, weiß die Ameise natürlich nicht; davon hat sie noch viel weniger Kenntnis als ein Laie in der Entomologie, der, obwohl zum *Homo sapiens* gehörig, dennoch die *Lomechusa* wegen ihrer breiten, plumpen Körpergestalt eher für eine Wanze als für einen Staphyliniden anzusehen geneigt ist. Das „Ding an sich“, das mit seinem wissenschaftlichen Namen *Lomechusa strumosa* heißt, bleibt beiden unbekannt, da sie nur das Sinnesbild des Objektes wahrnehmen. Aber auch dieses Sinnesbild ist ein grundverschiedenes bei beiden. Während es sich beim Menschen aus Elementen der Gesichtswahrnehmung (Farbe, Glanz, Form, Größe usw.) zusammensetzt, ist das Sinnesbild „*Lomechusa strumosa*“ für *F. sanguinea* ein wesentlich anderes. Es besteht primär aus Elementen der Tastgeruchswahrnehmung (topochemischer Fühlersinn, odeur au contact Forels), dessen Organe in den beweglichen Fühlern lokalisiert sind und ein uns unerreichbares Geruchs-Formbild zu bieten vermögen; deshalb wird der Käfer alsbald mit den Fühlerspitzen untersucht, um ihn zu „identifizieren“. Sekundär gesellt sich dazu auch das Gesichtsbild, das die gutentwickelten Netzaugen dieser Ameise von der Färbung und Gestalt dieses Käfers ihr vermitteln. Diese Elemente sind jedoch nur die äußeren (peripheren) in dem psychischen Komplex, den *Lomechusa strumosa* in der Sinneswelt ihrer Wirtsameise bildet. Hierzu

kommt noch ein sehr wichtiges inneres (zentrales) Element, durch welches die ganze sinnliche Erscheinung dieses Objektes auf ihre Wahrnehmung den Eindruck des erblich bekannten Angenehmen macht, schon bevor sie ihn beleckt hat. Dieses Element ist das ausschlaggebende Hauptelement für den Sympathie-Instinkt, vermöge dessen *F. sanguinea* in einer *Lomechusa*, auch wenn dieselbe zufällig mit einem abstoßenden Fremdgeruch behaftet ist (vgl. oben S. 41 und S. 65, Anm. 1), dennoch nach Berührung des Käfers mit den Fühlerspitzen ihn als ihren echten Stammgast wiedererkennt. Dieser „Stammgast“ stellt in ihrer sensorischen Gegenwelt weder eine Arbeiterin ihrer eigenen Art, noch eine Königin, noch eine Larve dar, sondern ein *ens sui generis*, ein eigenartiges duftendes und süßes Etwas, das wir in menschlicher Sprache einen „hochentwickelten echten Gast von *F. sanguinea*“ nennen. Daß dieses zentrale instinktive Element sich erst stammesgeschichtlich entwickelt hat im Laufe der Anpassung zwischen Gast und Wirt, bedarf keines weiteren Beweises. Aber ebenso sind auch die mit jenem Element tatsächlich verbundenen peripheren Elemente der Geruchseigenschaften usw. von *Lomechusa*, ihre ganze „Komplex-Qualität“ (Volkelt) etwas in der Stammesgeschichte Gewordenes. Und die Anpassung, vermöge deren dieser psychische Komplex „*Lomechusa strumosa*“ sich entwickelte, war, es sei nochmals betont, eine gegenseitige, indem sowohl der Gast in seinen organisch-psychischen Eigentümlichkeiten an den Wirt sich anpaßte, als auch der Wirt an den Gast durch seine instinktive Vorliebe für eben jene Qualitäten des Gastes, die ein Produkt der Amikalsektion von seiten des Wirtes sind. Das zentrale instinktive Element des „erblichen Bekanntseins“ dieses Gastes kam ja eben dadurch stammesgeschichtlich zustande, daß mit den peripheren Geruchs- und Tastqualitäten des Käfers die peripheren Geschmacksqualitäten desselben, welche die Beleckung des so riechenden Gastes für die Wirte angenehm berauschend machen (s. oben S. 14), sich konstant assoziierten. Daher löst heute vermöge eines erblichen Engramms schon die Tastgeruchswahrnehmung der *Lomechusa* vor jeder individuellen Geschmackserfahrung den Pflegeinstinkt der Ameisen aus (s. oben S. 27 ff. u. 104 ff.), wie auch aus meinen Versuchen mit autodidaktischen *sanguinea* hervorgeht (siehe oben S. 28, 42).

Ähnliches wie für den psychischen Komplex, dessen Subjekt *Lomechusa strumosa* ist, gilt auch für das Subjekt des psychischen Komplexes „*Lomechusa*-Larve“. Auch dieser ist in der Sinneswelt von *F. sanguinea* weder gleichbedeutend mit demjenigen einer Ameisenlarve ihrer eigenen Art noch mit demjenigen einer fremden *Lomechusini*-Larve, die nicht erblich zu eben dieser Wirtsameise gehört; denn *sanguinea* nimmt ja tatsächlich die Verschiedenheit dieser Larven von den eigenen Larven sowie von denen einer fremden Gastart wahr (s. oben S. 98 und 108). Auch dieser psychische Komplex enthält neben den peripheren Elementen des Tastgeruchssinnes ein zentrales, das Element des „erblich bekannten Pflégelings“. Der psychische Komplex „*Lomechusa*-Larve“ hat sich im Instinktleben der Ameise ebensogut stammesgeschichtlich entwickeln müssen wie der „*Lomechusa*“ genannte Komplex. Er ist jedoch phylogenetisch jüngeren Ursprungs als der letztere, weil die adoptive Larvenpflege des Gastes erst dann entstehen konnte, nachdem die Imago bereits einen relativ hohen Grad der Sympathie erreicht hatte¹⁾. Insofern ist jedenfalls die instinktive Larvenpflege der *Lomechusini* genetisch abhängig von der vorausgegangenen instinktiven Imagopflege der nämlichen Gastart. Ob auch heute noch ein aktiver psychischer Zusammenhang besteht zwischen der Larvenzucht dieser Käfer und der Pflege der Imagines, indem die Ameisen durch Berührungsassoziation die konkrete Beziehung dieser Larven zu den Käfern kennen lernen, oder ob heute die Wahrnehmung einer *Lomechusa*-Larve unmittelbar instinktiv pflegereizend auf *F. sanguinea* wirkt, ist eine nebensächliche Frage, wie bereits oben (S. 88, Anm. 1) bemerkt wurde. Ich halte das zweite Element wenigstens für das hauptsächlichste und eigentlich maßgebende in der gegenwärtigen Larvenpflege der *Lomechusini*, obwohl ich das erstere nicht ganz ausschließen möchte. Aber die adoptive Larvenpflege der *Lomechusini* bei *Formica* ist jedenfalls ebensogut wie die Imagopflege ein stammesgeschichtliches Produkt der gegenseitigen Anpassung zwischen Gast und Wirt. — Woher also — so müssen wir jetzt fragen — stammt diese gegenseitige Anpassung, die doch nur dem Gaste zum Vorteil, dem Wirte dagegen zum Schaden gereicht?

¹⁾ Bei der Pflege der Lycaeniden-Raupen durch die Ameisen und ähnlichen, zur Trophobie gehörigen Erscheinungen liegen andere Verhältnisse vor, weil hier die Symbiose unmittelbar an das Larvenstadium der betreffenden Gastart anknüpft, das durch die Ameisen als „Nutzvieh“ ausgebeutet wird.

Wir stehen hier in der Tat vor einem der merkwürdigsten tierpsychologischen Rätsel. Käfern aus der Familie der Kurzflügler¹⁾, die keine geselligen Insekten sind, ist es gelungen, nicht bloß in die streitbaren Ameisenkolonien sich einzuschleichen, sondern auch in die Koloniegemeinschaft aufgenommen zu werden und alle Vorteile derselben für sich auszunützen, während sie als „Kostgeld“ für ihre eigene Pflege und für die Erziehung ihrer Brut nur angenehm schmeckende Exsudate liefern, um derentwillen sie von ihren Wirten eifrig beleckt, aber für gewöhnlich nicht aufgefressen werden. Durch ihren Fühlerverkehr mit den Wirten und durch die besonders bei *Atemeles* hochentwickelte aktive Mimikry sind sie nicht bloß Ameisenkäfer, sondern gleichsam Käferameisen geworden. Und doch ist ihr Zentralnervensystem, wie die Anatomie ihres Gehirns zeigt (s. Taf. II, Fig. 28—30), lange nicht so hoch entwickelt wie dasjenige ihrer Wirte, auf deren Kosten sie leben, und denen sie durch ihren Brutparasitismus ungestört den größten Schaden zufügen dürfen! Und die so „klugen“ Ameisen lassen sich das alles nicht bloß ruhig gefallen, sondern sie setzen sogar die Brutpflege dieser teuren Gäste über die eigene und ziehen die Larven der *Lomechusini* den eigenen Larven vor, die ebenso wie die Eier der Ameisen fast nur noch als Fraßobjekt für den unersättlichen Appetit der Adoptivlarven da zu sein scheinen! Sind das nicht unbegreifliche Widersprüche?

Unbegreiflich und widerspruchsvoll sind diese Erscheinungen nur dann, wenn man die Entwicklung der Symphilien und die entsprechende Entwicklung der Symphilie-Instinkte ihrer Wirte als ein Werk des Zufalls oder auch der sogenannten Tierintelligenz ansieht. Betrachtet man sie aber von einem höheren Standpunkt aus, so lösen sich die scheinbaren Widersprüche und verbinden sich zu einer wunderbaren Harmonie zwischen der selbstdienlichen, der artdienlichen und der fremddienlichen

¹⁾ Was hier von den *Lomechusini* gesagt wird, gilt vielleicht in noch höherem Grade für manche Symphilien unter den „Jagdgästen“ der räuberischen Wander- und Treiberameisen der Tropen (*Eciton* und *Dorylus* subgen. *Anomma*), z. B. für *Dorylocratus rex* bei *Anomma Wilverthi* am Congo (Nr. 218, S. 279 ff.). Doch sind hier die betreffenden Beobachtungstatsachen erst so spärlich, daß wir über das Verhältnis der Käfer zu ihren Wirten fast nur aus ihren Anpassungscharakteren urteilen können und über die Larven der Gäste und deren Beziehungen zu den Ameisen überhaupt noch gar nichts wissen. (Über die Jagdgäste von *Eciton* und *Anomma* siehe besonders Nr. 114, 138, 158 u. 218, S. 260.)

Zweckmäßigkeit. Wie bei der normalen Brutpflege der sozialen Insekten die selbstdienliche Zweckmäßigkeit mit der artdienlichen sich vereint, so vereint sie sich in der Gastpflege mit der fremddienlichen Zweckmäßigkeit über die artdienliche hinaus zu einer höheren Einheit. Ebenso wie die individuelle Naschhaftigkeit der Ameisen bei der Ausübung der normalen Brutpflege nicht Selbstzweck ist, sondern durch die Natur des Instinktes im Dienste der Arterhaltung steht, so ist auch das Wohl der eigenen Art nicht Selbstzweck der Brutpflege, sondern steht bei der Gastpflege zugleich auch im Dienste einer fremden Art. Wir finden somit Peter Kropotkins „gegenseitige Hilfe in der Entwicklung“ (1904) hier besonders schön verwirklicht.

Welches sind aber die naturphilosophischen Grundlagen, auf denen die Vereinigung des Egoismus mit dem Altruismus in der Gastpflege der Ameisen wie im Gesellschaftsleben der Tiere überhaupt beruht? Wo ist das einigende Prinzip beider?

Nur die Annahme einer höheren Weisheit, einer „supra-individuellen Intelligenz“, welche über den Einzelwesen steht und die selbstdienliche Zweckmäßigkeit mit der artdienlichen wie mit der fremddienlichen in gesetzmäßige Beziehung zueinander in der Instinktanlage des Tieres gesetzt hat, vermag eine befriedigende Erklärung für jene Harmonie zwischen Egoismus und Altruismus zu bieten. Schon die artdienliche Zweckmäßigkeit, welche in den Fortpflanzungstätigkeiten der Tiere liegt, ragt über den Bereich des Individuums hinaus; das nämliche gilt auch für die artdienliche Zweckmäßigkeit in der Brutpflege, besonders bei den sozialen Insekten; in noch höherem Grade aber gilt es für die fremddienliche Zweckmäßigkeit, die in den Symphilie-Instinkten und besonders in der Pflege und Zucht der *Lomechusini* durch *Formica* uns entgegentritt. Die organisch-psychischen Entwicklungsgesetze, durch welche die individuelle Befriedigung der tierischen Triebe dem Zweck der eigenen Arterhaltung, ja sogar demjenigen einer fremden Arterhaltung dienstbar wird, können nur von einer höheren Weisheit herkommen. Die Naturauslese kann jene Gesetzmäßigkeiten nicht geschaffen haben, weil sie bereits die Voraussetzung sind für die Möglichkeit einer Stammesentwicklung der Arten und ihrer Instinkte. Insbesondere aber kann weder die normale Brutpflege der sozialen Insekten noch ihre gesetzmäßige Ausdehnung auf fremde Gesellschafter in den Symphilie-Instinkten auf „Naturzüchtung“ beruhen, wie vorhin gezeigt wurde.

3. Monistische oder theistische Weltauffassung?

Wie haben wir uns jene „höhere Weisheit“, jenes „überindividuelle Seelische“ zu denken, aus welchem die organisch-physischen Entwicklungsgesetze in der Tierwelt mit ihren Erbanlagen (Genen) in letzter Instanz zu erklären sind? Diese Frage führt uns bereits zum höchsten Problem der Metaphysik, nämlich zur Theodizee. Wir haben hier schließlich nur die Wahl zwischen zwei Denkmöglichkeiten: entweder fassen wir das gesetzgebende Prinzip der Naturordnung als substantiell identisch mit den Naturwesen selbst, wie es der Monismus in seinen verschiedenen Formen tut¹⁾, oder wir fassen jenes Prinzip mit dem Theismus als substantiell verschieden von den Naturwesen. Für welche dieser beiden Alternativen sollen wir uns entscheiden? Die Antwort hierauf will ich hier zum Schluß meiner Studie möglichst kurz zu geben suchen.

Die Annahme einer überindividuellen Intelligenz, welche als „Weltseele“ in die Einzelwesen „hineinragt“ und „Stücke“ oder „Schößlinge“ ihres eigenen Wesens in dieselben entsendet (E. Becher), scheint mir widerspruchsvoll und den Anforderungen einer folgerichtigen philosophischen Erklärung nicht genügend. Als Weltseele muß sie doch das Bewußtsein der Zweckmäßigkeiten besitzen, die wir durch ihre Annahme erklären wollen; sonst können wir sie überhaupt nicht brauchen, da eine „unbewußte“ supra-individuelle Intelligenz (E. v. Hartmann) uns dafür nicht mehr nützt als die unzureichende Intelligenz der Einzelwesen, zu deren Ergänzung sie aufgestellt wurde. Schreiben wir ihr aber ein Bewußtsein der von ihr angeordneten Gesetze zu, so erheben wir sie eben hierdurch zu einer weltumspannenden Weisheit; denn aus ihr wollen wir ja die einheitliche Gesetzmäßigkeit der ganzen Naturordnung erklären. Diese Weisheit kann aber nicht substantiell identisch sein mit den Naturdingen selber; sonst wäre sie zugleich unermeßlich weise, weil sie die Gesetze aller Naturwesen einheitlich umfaßt und anordnet, und zugleich unsagbar unweise, da ja Millionen von Einzelwesen, mit denen sie identisch sein soll, überhaupt keine Intelligenz besitzen. Diesen inneren Widerspruch vermag die

¹⁾ S. Friedrich Klimke, S. J., Der Monismus und seine philosophischen Grundlagen. Freiburg i. B. 1911.

pantheistische Auffassung der „Weltseele“ oder „Allseele“ nimmermehr zu lösen. Als unendlich weise muß jene supraindividuelle Intelligenz ferner ein einfaches geistiges Wesen sein, das weder Stücke noch Schößlinge besitzen kann. Sonst wüßte ja das eine Stück nicht, was das andere weiß, und die ganze weltumspannende Weisheit wäre dahin. Auch diesen Widerspruch vermag die monistische Auffassung, welche die Weltseele für reell identisch mit den materiellen Naturdingen hält, oder sie sogar (mit Haeckel) aus unendlich vielen „Atomseelen“ zusammengesetzt sein läßt, nimmermehr zu lösen. Es bleibt somit nur die andere Alternative übrig: die supraindividuelle Intelligenz, aus welcher die Naturgesetze mit ihrer großartigen Harmonie entstammen, muß als ein persönliches, von der Welt substantiell verschiedenes, geistiges Wesen von unendlicher Weisheit, Macht und Güte gedacht werden. Das ist die theistische Auffassung des Gottesbegriffs, wie sie in der christlichen Philosophie und Theologie von jeher geltend war. Diese Auffassung halte ich auch heute noch für die einzig richtige, welche auch die Harmonie zwischen der selbstdienlichen und der fremddienlichen Zweckmäßigkeit in den Erscheinungen des Instinktlebens der sozialen Insekten allein befriedigend zu erklären imstande ist.

Die Einwände, welche man gegen die theistische Auffassung des Gottesbegriffes zu erheben pflegt¹⁾, beruhen auf Mißverständnissen und Vorurteilen, die von den Vertretern der monistischen Weltanschauung, namentlich von jenen des hylozoistischen Monismus der Haeckelschen Schule leider weit verbreitet worden sind. Daß der persönliche Gott des Theismus kein „gasförmiges“ Wirbeltier ist, wie Haeckel ihn darstellte, bedarf keiner weiteren Erörterung; aber einige ernstere Einwendungen müssen hier kurz geprüft werden. Gegen den theistischen Begriff der Schöpfung will man geltend machen, eine „Schöpfung aus Nichts“ sei ein logischer Widersinn; denn aus nichts könne nichts werden; daher müsse eine ewig aus sich selbst bestehende Welt angenommen werden. Dieser Einwand übersieht, daß in der „creatio ex nihilo sui et subjecti“ nicht das Nichts der Schöpfer ist sondern Gottes Allmacht. Daß aber ein Wesen von absoluter Völlkommenheit aus der unendlichen Fülle seines Seins eine von ihm substantiell ver-

¹⁾ Vergl. über diese Fragen auch T. Pesch, Die großen Welträtsel, 2. Aufl. Freiburg i. B. 1907, II. Bd.; ferner Esser-Mausbach, Religion, Christentum, Kirche, I. Bd., München 1911, II. Teil.

schiedene Welt hervorbringen kann, ist keineswegs eine Denkmöglichkeit, obwohl wir uns diese Entstehungsweise nicht sinnlich vorstellen können. Ebenso unbegründet ist der Einwand, der theistische Gott stehe als „außerweltliches Wesen“ der von ihm geschaffenen Welt fremd und rein äußerlich gegenüber. Denn, obwohl als geistiges Wesen von unendlicher Vollkommenheit substantiell von den Welt dingen verschieden, ist er doch nicht bloß durch seine Weisheit und Macht die erste Ursache (*causa prima*) der Welt und ihrer Gesetze, sondern er ist auch in allen Dingen aufs innigste gegenwärtig; aus Gottes Unendlichkeit folgt seine Allgegenwart. Diese Allgegenwart ist aber keine passive sondern eine höchst aktive. Wie Gott durch seine Allgegenwart die Schöpfung in ihrem Dasein erhält — *conservatio est creatio continuata* — so ist er auch in allen Geschöpfen tätig durch seine Mitwirkung zu den geschöpflichen Handlungen (*concursus divinus*), welche die notwendige Grundlage aller Tätigkeiten der Geschöpfe bildet, ohne deren Eigenart aufzuheben. Er kann daher nur insofern ein „außerweltlicher Gott“ genannt werden, als er seinem Wesen nach von den Welt dingen verschieden ist; insofern er jedoch in seiner Welt aufs innigste gegenwärtig und tätig ist, ist er ein „innerweltlicher Gott“ im wahren Sinne des Wortes. Wenn der Monismus dem Theismus den Vorwurf macht, er stelle einen „weltfremden Gott“ der Natur gegenüber, so hat er vergessen, daß Gottes Allgegenwart und Alltätigkeit in den Welt dingen durchaus theistische Begriffe sind, die der Monismus nur vom Theismus entlehnte, um sie in eine philosophisch unhaltbare „substantielle Identität“ Gottes mit der Welt umzugestalten. Ebenso wie Gottes Wesenheit trotz seiner alles durchdringenden Allgegenwart verschieden bleibt vom Wesen der Naturdinge, so wird auch durch Gottes Wirken in allen Geschöpfen die Selbsttätigkeit der Geschöpfe nicht aufgehoben und in „göttliche Tätigkeit“ verwandelt. Die natürliche Betätigung der Welt dinge erfolgt daher nach den von Anfang an in sie gelegten Gesetzen als wirkliches Naturgeschehen, nicht als ein willkürliches Eingreifen Gottes in die Tätigkeit der Geschöpfe. Indem Gott eine entwicklungs-fähige Welt schuf, die sich nach ihren eigenen Gesetzen entwickelt und betätigt, haben wir eine höhere Ansicht von der Weisheit und Macht des Schöpfers, als wenn wir annehmen würden, Gott habe alle Dinge einzeln erschaffen müssen. Das ist ein Hauptgrund, weshalb wir auch für die Erklärung der organischen

Naturordnung der Entwicklungstheorie den Vorzug geben vor der Konstanztheorie¹⁾.

Man darf sich also den theistischen Gott nicht vorstellen wie einen Deus ex machina oder wie einen Theaterdirektor, der überall dort einzuspringen und nachzuhelfen hat, wo die Schauspieler versagen. Wir brauchen die supraindividuelle Intelligenz in der Naturordnung nicht dafür, daß sie durch ihr unmittelbares Eingreifen dasjenige leiste, was die Naturdinge durch ihre eigenen Gesetzmäßigkeiten nicht zu leisten vermögen. Ein derartiger Vorgang wäre ein „Wunder“ im eigentlichen Sinne²⁾. Wunder aber wirkt Gott nur zu den Zwecken der übernatürlichen, nicht der natürlichen Ordnung, und daher gilt für letztere der Grundsatz, daß man das Naturgeschehen nur durch natürliche Ursachen zu erklären habe, die von Anfang an durch Gottes Weisheit gesetzmäßig geordnet wurden³⁾. Diese erste Anordnung der Naturgesetze selber ist aber kein „Wunder“, weil der Begriff des Wunders „eine Ausnahme von einem schon bestehenden Naturgesetze durch den Gesetzgeber“ besagt. Wir lehnen ein unmittelbares Eingreifen eines „überindividuellen Seelischen“, wie es Becher (1917) zur Erklärung der fremddienlichen Zweckmäßigkeit in den Gallenpflanzen anzunehmen geneigt ist, daher ab. Eine derartige „Hilfshypothese“ brauchen wir hier ebensowenig wie für die Erklärung der Harmonie zwischen selbstdienlicher, artdienlicher und fremddienlicher Zweckmäßigkeit in den Symplicie-Instinkten der sozialen Insekten. In unserer theistischen Auffassung dient die supraindividuelle Intelligenz nicht als Lückenbüßerin für das Unvermögen der natürlichen Entwicklungsfaktoren, sondern als causa prima für die Entstehung der harmonischen Ordnung in der ursprünglichen Instinktanlage eben jener natürlichen Ursachen, welche durch ihre eigene Selbsttätigkeit dreifach zweckmäßig auf die betreffenden äußeren Reize reagieren. Auch auf die fremddienlichen Einrichtungen in der Entwicklung der Pflanzengallen

¹⁾ S. hierüber meine Ausführungen in: „Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie“ (Nr. 143, 1904, 8. u. 9. Kap.; 3. Aufl. (Nr. 157, 1906), 9. u. 10. Kap. Ferner: Der Kampf um das Entwicklungsproblem in Berlin (Freiburg i. B. 1907), besonders S. 14 u. 119.

²⁾ Über den Begriff des Wunders siehe: Kampf um das Entwicklungsproblem (1907), S. 68, 72, 133; T. Pesch, Die großen Welträtsel, 2. Aufl., II. Bd., besonders unter „Wunder“ S. 591; ferner Esser-Mausbach, I. Bd., III. Teil, 7. Kap.

³⁾ „In prima institutione naturae non quaeritur miraculum, sed quid naturarum habeat“ (Thom. v. Aquino, Summa Theol. 1 q. 67, a. 4).

läßt sich diese Erklärung anwenden, wenn wir annehmen, daß die Bildungsgesetze der Pflanze bereits in ihrer ursprünglichen Anlage so beschaffen sind, daß sie nicht bloß auf die normalen Entwicklungsreize sondern auch auf die durch den Einfluß der Gallentiere auf sie ausgeübten anormalen Reize zweckmäßig zu reagieren vermögen, im ersteren Falle artdienlich, im letzteren Falle fremddienlich. Hierdurch wird auch die Annahme „besonderer Gallenbildungspotenzen“ entbehrlich, weil es sich nur um Modifikationen der normalen Bildungsgesetze der Pflanze handelt, ähnlich wie wir die spezifischen Sympylie-Instinkte als stammesgeschichtliche Modifikationen der normalen Brutpflegeinstinkte erklärten (s. oben S. 99). Dann wird aber auch die kühne psycholamarckistische Annahme von „Lust- und Unlustgefühlen“ der Gallenpflanze, welche durch die Lust- und Unlustgefühle ihres Parasiten geheimnisvoll beeinflusst werden sollen, für das Verständnis der fremddienlichen Zweckmäßigkeit der Pflanzengallen völlig überflüssig. Ich glaube daher, daß die theistische Auffassung auch für diese Erscheinungen eine bessere Erklärung bietet als die psychomonistische Hypothese Bechers.

Indem wir eine göttliche Weisheit und Allmacht als *causa prima* für die Entstehung der Natur und ihrer Gesetze annehmen, beeinträchtigen wir somit keineswegs die natürliche Beschaffenheit und die natürliche Wirksamkeit der *causae secundae*, die in den Welt dingen selber liegen und mit ihnen identisch sind. Dies gilt auch für die Entwicklungsgesetze der organischen Welt, die nach der modernen Vererbungslehre des Mendelismus auf den inneren Erbanlagen oder Genen beruhen (vergl. besonders Johannsen 1915). Die Gene werden in unserer Auffassung keineswegs zu „mystischen“ Begriffen, die einer naturwissenschaftlichen Erklärung unzugänglich sind. Wenn ich auch mit Johannsen (1915), Baur (1911), Lang (1914) u. a. der Ansicht bin, daß das eigentliche Wesen der Gene zurzeit noch völlig unbekannt ist, so folgt doch daraus keineswegs, daß wir nicht durch weitere Fortschritte der biologischen Forschung eine tiefere Erkenntnis der Gene erhoffen dürfen. Meines Erachtens ist die morphologische Theorie des Vererbungsproblem es, welche die Chromosomen als die hauptsächlichen materiellen Träger der Vererbung betrachtet, nicht unvereinbar mit der physiologischen Theorie der mendelistischen Schule, die in den Genen selber nicht kleinste körperliche Gebilde (nach Analogie der Biophoren Weismanns oder der Biogene O. Hertwigs), sondern nur Entwicklungs-

potenzen für bestimmte (organische oder psychische) Eigenschaften sieht. Die Mendelschen Spaltungsgesetze lassen sich ja mit den mikroskopisch beobachteten Vorgängen bei der Reduktionsteilung usw. in Verbindung bringen, wie schon 1905 durch C. Correns auf botanischem und durch K. Heider auf zoologischem Gebiet gezeigt und besonders durch V. Haecker (1912) weiter ausgeführt wurde und neuerdings durch die Arbeiten Th. H. Morgans¹⁾ und seiner Schüler über *Drosophila* bestätigt wurde. Und wenn auch einerseits ein Chromosom der materielle Träger mehrerer oder vieler Genen ist, so ist doch auch andererseits nicht selten die Aktivierung eines Gens abhängig von dem Zusammentreffen mehrerer verschiedeneltriger Chromosomen in dem betreffenden Befruchtungsprozeß. Die mikroskopisch-morphologische und die experimentell-physiologische Erforschung der Vererbungsanlagen müssen sich gegenseitig ergänzen, wenn dies auch augenblicklich erst sehr unvollkommen möglich ist.

Nach unserer naturphilosophischen Auffassung sind die Gene die instrumentalen²⁾ causae secundae für die ge-

¹⁾ Vergl. E. Guyénot, 1918.

²⁾ Weshalb ich die Gene nur als die instrumentalen causae secundae der organisch-psychischen Gesetzmäßigkeiten bezeichne, ergibt sich aus folgender Erwägung.

Wir müssen uns in der Auffassung der Gene als „Erbeinheiten“ von jener Einseitigkeit fernhalten, welche sie als selbständige Einheiten, nicht als Teile einer höheren Einheit betrachten möchte. Durch die experimentelle Vererbungslehre ist zwar nachgewiesen, daß die Gene bis zu einem gewissen Grade unabhängig voneinander sind, sich selbständig voneinander trennen und mit anderen Genen im Befruchtungsprozeß sich verbinden können (entsprechend dem dritten Mendelschen Gesetz). Andererseits besteht jedoch vielfach auch eine gegenseitige Abhängigkeit von Genen ganz verschiedener Eigenschaften untereinander („genotypische Korrelation“ in der geschlechtsbegrenzten Vererbung usw.). Die einzelnen genotypischen Erbanlagen sind somit ebenso wenig in sich abgeschlossene, beziehungslose Einheiten, wie die phänotypischen Eigenschaften eines und desselben Organismus es sind. Wie die Eigenschaften eines individuellen Organismus zusammengehören und nur durch ihre Vereinigung das „Individuum“ darstellen, so gehören auch die Gene, durch welche jene Eigenschaften auf die Nachkommen übertragen werden, zusammen und bilden ein individuelles Ganzes, das nur insofern einer Trennung fähig ist, als die materiellen Träger der Vererbung, die Chromosomen, sich durch die Synapsis-, die Reduktions- und Befruchtungsvorgänge in den Keimzellen in gesetzmäßiger Weise neu verbinden, verteilen und neu gruppieren zur Erzeugung der neuen Generation.

Auch in der Zellenlehre gab es eine Zeit, wo man die Zellen in einseitiger Weise als „selbständige Lebensinheiten“ auffaßte und den Körper der Metazoen und Metaphyten als einen Zellenstaat mit stark linkssozialistischer Verfassung betrachtete. Diese „Bausteintheorie“ ist jedoch schon seit einer Reihe von Jahren durch O. Whitman,

samte Gesetzmäßigkeit in der ganzen organisch-psychischen Entwicklung der Organismen. Auf der Beschaffenheit und der Ordnung der Gene eines und desselben Organismus untereinander, auf der harmonischen Wechselbeziehung der Gene spezifisch verschiedener Organismen zueinander und auf der harmonischen Wechselwirkung dieser Gene mit den äußeren Umweltfaktoren beruht im tiefsten Grunde die ganze individuelle wie die stammesgeschichtliche Entwicklung der lebenden Wesen von den ersten Uroorganismen an bis zur Gegenwart und bis in alle Zukunft. Wie in der Natur der Gene eines Organismus das Geheimnis seiner Vererbung liegt, so liegt in der Wechselwirkung dieser Gene untereinander und mit den äußeren Entwicklungsursachen, und in ihrer Mutabilität und Variabilität unter dem Einfluß der letzteren das Geheimnis seiner Anpassung, durch welches der Organismus auf innere und äußere Reize „zweckmäßig“ d. h. lebenerhaltend und

M. Heidenhain, O. Hertwig usw. (siehe auch Wasmann, Nr. 157, S. 191 ff.) einer scharfen Kritik unterzogen worden, weil sie der tatsächlichen Einheit des Zellenlebens im vielzelligen Organismus nicht gerecht wird. Die lebende Zelle ist hier kein „Einzelwesen“ mehr im biologisch-physiologischen Sinne, sondern nur im morphologischen, aber schon nicht einmal im morphogenetischen Sinne. Wir müssen uns daher davor hüten, in der neuen Vererbungslehre des Mendelismus wieder in den alten Fehler der Bausteintheorie durch übertriebene Selbständigkeitserklärung der Gene zurückzufallen. Sehr zutreffend sagt hierüber Johannsen (1915, S. 628): „Wir müssen offenbar alle Eigenschaften eines Organismus als Manifestation seiner genotypischen Gesamtkonstitution auffassen. Durch die Art und Zusammenwirkungsweise der in der Zygote vereinigten Gene ist die ganze Reaktionsnorm des Organismus gegeben — und die Realisation möglicher Eigenschaften wird übrigens von den die ganze persönliche Entwicklung beeinflussenden Faktoren der Lebenslage abhängen.“

Die Gene eines individuellen Organismus sind also tatsächlich nur die aufrichtigste zusammenarbeitenden Instrumente für die Vererbung seiner Eigenschaften. Die individuelle Einheit der letzteren, welche das „Individuum“ darstellt, muß daher in der Einheit des Vererbungsprinzips seinen inneren Grund haben, da dessen Werkzeuge, die Gene, sich zu einer aktiven individuellen Einheit verbinden. Diese Feststellung bietet auch eine keineswegs zu unterschätzende Stütze für die Annahme eines einheitlichen individuellen Lebensprinzips, das man sowohl für das vegetative Leben („Pflanzenprinzip“) als auch, und zwar mit noch dringenderer Notwendigkeit, für das vegetative und sensitive Leben des Tieres („Tierseele“) zu fordern genötigt ist. Derartige Erwägungen dürften wohl der Grund sein, weshalb neuerdings auch Buijtendijk (1918, S. 6) für die Annahme eines „immateriellen Lebensprinzips“ sich ausgesprochen hat. Näher auf diese naturphilosophische Frage des Vitalismus hier einzugehen, ist nicht möglich, da sie zu weit abseits von meinem eigentlichen Thema liegt.

lebenentwickelnd reagiert. Daß diese vitalen Gesetzmäßigkeiten mit ihrer billionenfachen aktiven Harmonie aus rein mechanischen Energien des unbelebten Stoffes von selber entstanden sein sollten durch eine sogenannte Urzeugung, ist philosophisch undenkbar, ebenso wie es biologisch unhaltbar ist. Deshalb ist es für mich heute mehr denn je „ein Postulat der Wissenschaft“, als *causa prima* für die Entstehung des Lebens und seiner Gesetze eine überweltliche Weisheit und Allmacht anzunehmen. Eine „Schöpfung im eigentlichen Sinne“ bedeutet dieser Vorgang nicht, da ja die Atome des unbelebten Stoffes es waren, die dadurch zu den ersten Verbindungen lebender Atome wurden. Die Hypothesen eines kosmischen Ursprungs des Lebens, das einst in archaischer Zeit auf unsere Erde als „Lebenskeime“ durch die Strahlungsenergie der Gestirne herabgelangt sein soll, sind aber zu phantastisch und erinnern zu sehr an die alte Anschauung von dem „*influxus siderum*“ auf die Entstehung von Würmern aus Schlamm, als daß man sie ernst nehmen könnte, zumal sie die abiotische Wirkung des Ultravioletts im Weltenraum (P. Becquerel) ebenso außer acht lassen, wie die früheren meteorischen Hypothesen die lebentötende Wirkung der Gluthitze außer acht ließen.

Gegen die theistische Auffassung von der unendlichen Weisheit, Macht und Güte Gottes wurden von jeher die Dysteleologien, die unzweckmäßigen Erscheinungen in der Natur, ins Feld geführt: die zahlreichen körperlichen Mißbildungen, die durch Störungen der normalen organischen Entwicklung entstehen, die pathologischen Instinktverirrungen, namentlich des Fortpflanzungs- und des Nahrungstriebes, die zu schädlichen Reaktionen führen, usw. Gegenüber diesen Einwänden, denen Becher (1917, S. 127) eine zu große Bedeutung beimißt, ist folgendes zu berücksichtigen. Erstens sind die sogenannten Unzweckmäßigkeiten in den organischen Gebilden und Tätigkeiten von den Gegnern der Teleologie vielfach übertrieben worden. Nicht wenige Organe, die man früher für zwecklos hielt (z. B. Schilddrüse, Thymusdrüse, Milz, die lymphatischen Organe des *Processus vermiformis*), sind später als lebensnützlich erkannt worden; ähnliches gilt auch für die organischen Prozesse. So hat G. Bier 1897 in Virchows Archiv den Nachweis erbracht, daß die Entzündungsprozesse als zweckmäßige Abwehrvorrichtungen des Organismus gegen Bakterien und andere Schädlinge aufzufassen sind; hierauf begründete er sein neues Heilverfahren „Hyperämie als Heilmittel“ (Leipzig 1907). Zweitens

sind die tatsächlich in der Natur bestehenden Dysteleologien mit der monistischen Auffassung jedenfalls viel weniger vereinbar als mit der theistischen; dieser Punkt ist für unsere Frage von großer Wichtigkeit. Wenn man die Einzeldinge für substantiell identisch mit dem seelischen Weltprinzip hält, so fallen alle Unzweckmäßigkeiten und Unvollkommenheiten in der Natur unmittelbar auf letzteres zurück und machen dasselbe zu einer Summe von unlösbaren Widersprüchen. Für die theistische Auffassung dagegen sind die Dysteleologien nur Unvollkommenheiten der Natur, nicht Unvollkommenheiten Gottes, weil dieser ja als substantiell verschieden von den Naturdingen angenommen wird. Die Vollkommenheit der Naturordnung, die von der göttlichen Weisheit angeordnet wurde, ist nur eine relative, keine absolute, ja sie kann keine absolute sein, weil eine absolut vollkommene Welt einen Widerspruch in sich schließt. Absolut vollkommen kann nur Gott selber sein, nicht aber die von ihm geschaffene Welt, sonst wäre die Welt ja identisch mit dem Absoluten. Eine geschaffene Welt kann daher stets nur eine relative Vollkommenheit aufweisen, von welcher an sich unzählige verschiedene Grade möglich waren; und einen dieser Vollkommenheitsgrade hat Gott bei der Schöpfung aus freier Wahl verwirklicht. So vermag die theistische Weltanschauung die Unvollkommenheiten in der Natur ohne Widerspruch mit den Vollkommenheiten Gottes folgerichtig zu erklären.

Auch die sogenannten Disharmonien in der Natur, auf welche der Darwinismus mit Vorliebe hinweist gegen die teleologische Naturauffassung, bieten für den theistischen Gottesbegriff keine so bedenklichen Schwierigkeiten, wie Becher (S. 127) glaubt. Das „Gegeneinanderwirken zweckmäßiger Einrichtungen in der organischen Welt“ steht keineswegs im Widerspruch mit der Annahme einer „einheitlich harmonischen Zwecksetzung“ durch eine höhere Intelligenz, wenn man letztere im theistischen Sinne faßt. Für eine monistische Auffassung derselben würde sich allerdings ein unlösbarer Widerspruch aus dem Umstande ergeben, daß jene höhere Intelligenz einerseits beim verfolgten Tier Schutzmittel sich entwickeln ließ, wie schnelle Bewegungsorgane, Schutzinstinkte usw., andererseits aber diese Maßregeln wiederum unwirksam machte durch die Vervollkommnung der Bewegungs- und Sinnesorgane und der Jagdinstinkte seines Feindes. Wenn sowohl das verfolgte Tier wie sein Verfolger identisch sind mit der „Weltvernunft“, so handelt letztere wirklich töricht und unver-

nünftig durch derartige, einander widersprechende Einrichtungen. Ebenso sinnlos handelt sie, wenn sie einerseits in den Gallenpflanzen für das Wohl eines Parasiten sorgt durch besondere Vorkehrungen für Ernährung und Schutz und Entwicklung desselben¹⁾, und andererseits durch den Schaden, den die Wirtspflanze hiervon hat, „sich selber mit Undank lohnt“. Das nämliche gilt auch für die Gastpflege der sozialen Insekten, insbesondere für die Zucht der *Lomechusini* durch *Formica*. Wenn hier die Weltvernunft die normale Brutpflege auf fremde Gäste sich ausdehnen läßt, welche die schlimmsten Feinde ihrer eigenen Wirte sind, so handelt sie offenbar widerspruchsvoll, indem sie durch die fremddienliche Zweckmäßigkeit der Symphilie-Instinkte sich selber schädigt und gleichsam „sich selber auffrißt“. Die einander zuwiderlaufenden Einzelzwecke der selbstdienlichen, der artdienlichen und der fremddienlichen Zweckmäßigkeit werden dann in der Tat zu unlösbaren Widersprüchen, zu schreienden Disharmonien, wenn man eine Weltvernunft, die substantiell identisch ist mit den Einzelwesen, ihnen zugrunde legt.

Diese Disharmonien bestehen jedoch nicht für die theistische Auffassung; denn hier sind die einander widerstrebenden Einzelzwecke zu einer höheren Harmonie vereinigt, welche geplant und gewollt ist von einer persönlichen Weisheit, die von den Einzelwesen verschieden ist. Auch der menschliche Züchter verwendet nicht selten einander teilweise widersprechende Mittel zur Erreichung seines Hauptzieles, wenn er beispielsweise in seinen Karpfenteich Hechte einsetzt; die Intelligenz wird man ihm deshalb wohl nicht absprechen, wenngleich infolge seiner Maßregel mancher Karpfen vom Hecht gefressen wird. Wir haben in den vorhergehenden Abschnitten dieser Schrift gezeigt, zu welcher wundervollen Harmonie die Befriedigung der individuellen Naschhaftigkeit der Ameisen, die selbstdienlich ist, mit dem artdienlichen Zwecke der normalen Brutpflege und mit dem fremddienlichen Zwecke der Gastpflege sich vereint. Die unendliche Weisheit, Macht und Güte Gottes, der die Instinktanlagen der Tiere so weise geordnet hat, tritt gerade durch diesen Einklang einander scheinbar widersprechender Einzelzwecke in das herrlichste Licht. Das näm-

¹⁾ Ich verweise besonders auf das interessante Beispiel der Galle, die von *Cecidosis eremita* auf *Divalia dependens* (nicht auf *longifolia*, wie Becher nach Kerner angibt) erzeugt wird, bei Diekmann 1911 und 1911a. Vgl. auch F. Theissen (1918) S. 403, Anm. 1.

liche gilt auch für die Harmonie der unzähligen Einzelzwecke in der gesamten Naturordnung. Weder das einzelne Individuum noch die einzelne Art ist hier Selbstzweck, sondern das Wohl des Individuums steht im Dienste der Arterhaltung, und das Wohl der einen Art ist mit dem Wohlé anderer Arten in die mannigfaltigsten Beziehungen gesetzt, teils durch gegenseitige Hilfeleistung in der Entwicklung, teils auch durch gegenseitige Beschränkung ihrer Vermehrung. Auf diesem aktiven Wechselspiel unzähliger Einzel-faktoren mit ihren Einzelzwecken beruht die Harmonie der organischen Natur, heute sowohl wie im ganzen Verlaufe ihrer hypothetischen Stammesgeschichte. Nicht bloß ungezählte Myriaden von Einzelwesen sondern auch Tausende und Abertausende von Arten sind bei dieser Entwicklung zugrunde gegangen, teils durch die Einflüsse der Außenwelt, teils durch gegenseitige Vernichtung. Sie sind vom Schauplatz des Lebens abgetreten, um anderen Individuen und anderen Arten Platz zu machen, die aus ihrem Untergange zu neuem Leben emporblühten als Träger der nämlichen lebendigen Harmonie, die vom Ursprung des Lebens an sich selbsttätig weiterentfaltet hat.

Dieselbe göttliche Weisheit ist aber nach der theistischen Auffassung auch die Urheberin sämtlicher Naturgesetze, nicht bloß der lebenden, sondern auch der leblosen Natur. Sie umfaßt das ganze Weltall, das sie geschaffen hat, und alle seine Entwicklungsvorgänge vom Anfang der Zeiten an zu einer universalen Weltordnung, welcher die Himmelskörper mit ihren Bildungs- und Bewegungsgesetzen ebenso harmonisch eingeordnet sind wie die Entwicklungsgesetze der gesamten Pflanzen- und Tierwelt. Sie entspricht daher in Wahrheit der Forderung des Monismus nach „einheitlicher Naturerklärung“. Was J. Reinke (1908; S. 479) zunächst über die Erkenntnis Gottes aus der Organismenwelt sagt, das gilt auch für die Gesamtheit der Naturordnung und ihrer Gesetze: „Die Kenntnis der Natur führt unausweichlich zur Gottesidee, und gerade nach den Gesetzen der Kausalität sind wir nach meinem Dafürhalten des Daseins Gottes so sicher wie des Daseins der Natur. Mag eine skeptische Philosophie dieser Folgerung auch nur einen bescheidenen Grad von Wahrscheinlichkeit zumessen oder sie sogar für „unphilosophisch“ erklären; der nach den Methoden der Induktion und der Analogie schließende Naturforscher wird in der Zurückführung des Daseins und der Eigenschaften der Organismen auf eine schaffende Gottheit

nicht nur die begreiflichste, sondern die einzig vorstellbare Erklärung finden; ihm folgt sie mit überzeugender Logik aus den Tatsachen.“

Die Krone der ganzen Harmonie der Schöpfung bildet aber das Geistesleben des Menschen, das über die Atome und Elektrone mit ihren Bewegungserscheinungen unermesslich hoch hinausragt, dessen Entwicklungsgesetze jedoch mit jenen der materiellen Natur schon in der menschlichen Keimzelle harmonisch verbunden sind. Der menschliche Geist, der „nach dem Ebenbilde Gottes geschaffen“, allein unter allen irdischen Wesen die wundervolle Ordnung in der gesamten Schöpfung zu erkennen vermag, ist auch berufen, sie anzuerkennen. Die stumme Harmonie der ganzen Natur wird in seinem Munde zum lauten Lob eines unendlich weisen, mächtigen und gütigen Gottes, wie es einst Karl v. Linné in der Einleitung seines *Systema Naturae* so schön ausgesprochen hat:

„Deum sempiternum, immensum, omniscium, omnipotentem expergefactus a tergo transeuntem vidi et obstupui! Legi aliquot ejus vestigia per creata rerum, in quibus omnibus, etiam in minimis ut fere nullis, quae vis! quanta sapientia! quam inextricabilis perfectio!“ — O Jehova, quam ampla sunt tua opera! Quam sapienter ea fecisti!“

„Dein Anblick gibt den Engeln Stärke,

„Da keiner dich ergründen mag,

„Und alle deine hohen Werke

„Sind herrlich, wie am ersten Tag.“

(Goethe, Faust).

Literaturverzeichnis

- Aigner-Abafi: 1898, Myrmecophile Raupe von *Lycaena orion*. — Rovartani Lapok (Ungar. Ent. Zeitschr.) V, Nr. 4; Illustr. Ztschr. f. Ent. III, Nr. 12, S. 185—186.
- 1899, Über die myrmecophile Orion-Raupe. — Illustr. Ztschr. f. Ent. IV, Nr. 8, S. 124.
- Arlt, Theodor, 1907, Die Entwicklung der Kontinente und ihrer Lebewelt. Leipzig, gr. 8°, 730 S. mit 23 Karten und 17 Textfiguren.
- Baur, Erwin, 1911, Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin, gr. 8°, 293 und IV S. mit 9 Taf. u. 80 Textfig.
- Becher, Erich, 1917, Die fremddienliche Zweckmäßigkeit der Pflanzengallen und die Hypothese eines überindividuellen Seelischen. Leipzig, 8°, 149 S.
- Becquerel, Paul, 1910, Die abiotische Wirkung des Ultravioletts und die Hypothese vom kosmischen Ursprung des Lebens. — C. R. Acad. Sc. Paris T. 151, S. 86—88.
- Berlese, Antonio, 1904, Illustrazione iconografica degli Acari mirmecofili. — Redia I. fasc. 2, S. 299—474 mit 14 Taf. u. 16 Textfig.
- 1909, Gli Insetti, loro organizzazione, sviluppo, abitudini e rapporti coll'uomo. Vol. I, Embryologia e Morfologia. Milano, 4°, 1904 S. mit 1292 Textfig. u. 10 Taf.
- 1912—1914, Gli Insetti. Vol. II. Vita e costumi con particolare riguardo agl'insetti praticamente interessanti. Milano. (Noch nicht fertig erschienen)
- Bethe, Albrecht, 1898, Dürfen wir den Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? — Arch. f. d. ges. Physiol. LXX, S. 15—100 mit 2 Taf. Separ. Bonn.
- Bickhardt, Heinrich, 1916, Histeridae. Genera Insect. Fasc. 166, 302 S. mit 15 Taf. (Enthält zahlreiche ökologische Angaben über die myrmecophilen und termitophilen Histeriden. Vergl. auch Wasmann, Nr. 224).
- Brauns, Hans, 1898, Ein neuer Dorylidengast des Mimikry-Typus (*Dorylostethus Wasmanni*). — Wien, Entom. Ztg., 7. u. 8. Heft, S. 224—227 mit 1 Textfig.
- 1902, *Eucondylops* n. gen. Apidarum. — Ztschr. system. Hymenopt. u. Dipter., II, S. 379—380.
- 1912, Über südafrikanische Käfer als Termitengäste. — Entom. Blätter, VIII, S. 273—277.
- Brauns, H. und Bickhardt H., 1914, Descriptions of some new species of myrmecophilous beetles from Southern Rhodesia, together with a description of a new species of *Acritus* by H. Bickhardt. — Proc. Rhod. Scientif. Assoc. XII, pt. III, S. 32—42 mit 1 Taf.
- Brauns, H. und Wasmann, E., 1900, Ein neuer termitophiler Aphodier aus dem Oranje-Freistaat. Mit Bemerkungen und einer Tafel von E. Wasmann. — Ann. Hofmus. Wien XV, Heft 2, S. 164—168.
- Brun, Rudolf, 1914, Die Raumorientierung der Ameisen und das Orientierungsproblem im allgemeinen. Jena, 8°, 234 u. VIII S. mit 51 Textfig.

- Brun, Rudolf, 1915, Das Orientierungsproblem im allgemeinen und auf Grund experimenteller Forschungen bei den Ameisen. — Biol. Zentralbl. XXXV, Nr. 4 u. 5, S. 190—207, 225—252.
- 1916, Weitere Untersuchungen über die Fernorientierung der Ameisen. — Biol. Zentralbl. XXXVI, Nr. 6 u. 7, S. 261—303. (S. 261—290 über den topochemischen Fühlersinn.)
- 1918, Ergebnisse neuerer Versuche über das Orientierungsvermögen der Ameisen. — Die Naturwissenschaften, Heft 43, S. 617—624.
- Brunner v. Wattenwyl, C., 1883, Über hypertelische Nachahmungen bei den Orthopteren. — Verh. Zool. Bot. Ges. Wien XXXIII, S. 247—249 mit 1 Taf.
- Bugnion, E., 1912, Observations sur les Termites. Différenciation des castes. — C. R. Soc. Biol. LXXII, S. 1091—1094.
- 1914, La Biologie des Termites de Ceylan. — Bull. Mus. Hist. nat. S. 170—204 mit 8 Taf.
- Buijtendijk, F. J. J., 1918, Instinkt en leven. Kampen, 8^o, 39 S.
- 1918a, Proeven over gewoontevorming bij dieren. Amsterdam, 8^o, 219 S.
- 1919, Oude Problemen in de moderne Biologie. Haarlem, 8^o, 39 S.
- Buttel-Reepen, H. v., 1900, Sind die Bienen Reflexmaschinen? Experimentelle Beiträge zur Biologie der Honigbiene. Leipzig, 8^o, 82 S.
- 1905, Biologische und soziologische Momente aus den Insektenstaaten. — C. R. VI. Cong. Internat. Zool. Berne 1904, S. 462—479.
- Buysson, R. du, 1903, Monographie des Guêpes ou Vespa. — Ann. Soc. Ent. France, S. 537—566 mit 2 Taf.
- 1905, Monographie des Vespides du genre Nectarinia. — Ann. Soc. Ent. France, S. 537—566 mit 2 Taf.
- Chapman, F. A., 1910, Agriades corydon and ants. — Entom. Monthl. Mag. XLVI, Nr. 249, S. 215.
- 1912, On the early stages of *Albulina pheretes*, a myrmecophilous Plebiid blue butterfly. — Trans. Ent. Soc. London, S. 393—406 mit 19 Taf.
- 1916, The evolution of the habits of the larva of *Lycaena arion*. — Trans. Ent. Soc. London, S. 315—321.
- 1918, Life-history of *Lycaena alcon*. — Proc. Ent. Soc. London, S. CLV—CLVI. (Myrmecophile Larven von *L. alcon* und *arion* und Brutfraß derselben.)
- Cockerell, T. D. A., 1911, Fossil Insects from Florissant, Colorado. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. XXX, S. 71—82.
- Comstock, A. B. (Beobachtungen über Parthenogenese von *Lasius niger americanus*, mitgeteilt bei Wheeler 1903a.)
- Correns, C., 1905, Über Vererbungsgesetze. — Verh. 77. Vers. Deutsch. Naturf. u. Ärzte Meran, Leipzig, 1906, I, S. 201—221.
- Dieckmann, Hermann, 1911, Einige Bemerkungen über die Galle von *Cecidosis eremita*. — Deutsch. Entom. Nationalbiblioth. II, Nr. 20 u. 21, S. 156—164.
- 1911a, Ein Wunderwerk der Pflanzentechnik. — Natur u. Kultur (München) VIII, Heft 16. S. 485—492.
- 1913, Der Harzgallenwickler und sein Bau. — Natur u. Kultur X, Heft 11 u. 12, S. 326ff., 363ff.
- Dodd, F. P. and Meyrick, E., 1911, Some remarkable ant-friendly Lepidoptera from Queensland. — Trans. Ent. Soc. London, S. 577—589 mit 1 Taf.; Supplem. S. 589—590.
- Donisthorpe, Horace, 1905, The myrmecophilous Coleoptera of Great Britain. — Proc. Lanc. & Chest. Ent. Soc., S. 3—12 separ.

- Donisthorpe, Horace, 1906, Myrmecophilous notes for 1906. — Entomologists Record XVIII, Nr. 12; XIX, Nr. 1; separ. 9 S. mit 2 Taf. (S. 1 *Lomechusa strumosa* in England.)
- 1908, The life-history and occurrence as British of *Lomechusa strumosa*. — Trans. Ent. Soc. London 1907, part. IV, S. 415—420.
- 1909, On the origin and ancestral form of myrmecophilous Coleoptera. — Trans. Ent. Soc. London, S. 397—411.
- 1909a, On the colonisation of new nests by myrmecophilous Coleoptera. — Trans. Ent. Soc. London, S. 413—429. (Über internationale Beziehungen der Ameisengäste, Wanderungen usw.)
- 1909—1910, Myrmecophilous notes for 1909. — Entomologists Record XXI, Nr. 10 u. 11; XXII, Nr. 1; separ. 9 S. (S. 3, Beobachtung über vermeintliche Eiablage von *Lomechusa*; s. Donisthorpe, 1917.)
- 1910, Fourmis et leurs hôtes. — Extr. d. I. Congr. Intern. d'Entomol. Bruxelles, S. 199—208 mit 1 Taf. (S. 200 über *Lomechusa* in England, ihre Lebensweise und ihre Beziehung zu den Pseudogynen.)
- 1911, Myrmecophilous notes for 1910. — Entomologists Record XXIII, Nr. 1 u. 3, separ. 11 S. (S. 3 über Pseudogynenerziehung; S. 6 über Doppelwirtigkeit von *Atemeles emarginatus*.)
- 1913, The myrmecophilous Coleoptera of Great Britain. — The Coleoptera of the British islands, by W. W. Fowler and H. Donisthorpe, Vol. VI, London, S. 320 bis 330 mit 1 Taf. (S. 320ff. über *Lomechusa* und *Atemeles*.)
- 1915, British Ants, their life-history and classification, Plymouth, 379 S. mit 18 Taf. u. 92 Textfig. (S. 295ff. über *Lomechusa* und Pseudogynen.)
- 1917, Myrmecophilous notes for 1916. — Entomologists Record XXIX, Nr. 1 u. 2, separ. 8 S. (S. 6—7 über *Lomechusa* und die Verursachung von Pseudogynen bei *F. sanguinea*.)
- 1918, Myrmecophilous notes for 1917. — Entomologists Record XXX, Nr. 2. S. 21 bis 24. (S. 24 über Pseudogynen von *sanguinea*.)
- Emery, Carlo, 1894, Zur Entstehung und Ausbildung des Arbeiterstandes bei den Ameisen. — Biol. Zentralbl. XIV, Nr. 1 und 2, S. 53—59.
- 1895, Le polymorphisme des Fourmis et la castration alimentaire. — C. R. III. Congr. Intern. Zool. Leyde, S. 395—410. Separ. Leiden 1896.
- 1900, Intorno al torace delle formiche e particolarmente dei neutri. — Boll. Soc. Ent. Ital. XXII, S. 1—18 separ. (S. 16ff. über ursächlichen Zusammenhang der Pseudogynen mit der Larvenerziehung der *Lomechusini*; vgl. Wasmann, Nr. 131, S. 106, Anm. 5.)
- 1904, Zur Kenntnis des Polymorphismus der Ameisen. — Festschr. f. Rosenthal, Zool. Jahrb. Supplem., S. 587—610.
- 1906, Zur Kenntnis des Polymorphismus der Ameisen. — Separ. aus Festschrift f. Rosenthal, Leipzig, S. 35—40.
- 1910, Il polimorfismo e la fondazione delle società negli Insetti sociali. — Scientia VII, Nr. XIV—2, S. 336—349.
- Emmelius, Karl und Kutter, Heinrich, 1919, Beiträge zur Biologie einiger Ameisenarten. Zusammengefaßt und ergänzt von H. Kutter. — Biolog. Zentralbl. XXXIX, Nr. 7, S. 303—311. (Folgen von Pseudogynenzucht S. 308f.)
- Escherich, Karl, 1898, Zur Anatomie und Biologie von *Pausus turcius* Friv. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Myrmecophilie. — Zool. Jahrb. System. XII, S. 27—70 mit 1 Taf. u. 11 Textfig.

- Escherich, Karl, 1899, Zur Naturgeschichte von *Pausus Favieri* Fairm. — Verh. Zool. Bot. Ges. Wien, 5. Heft, S. 278—283.
- 1902, Biologische Studien über algerische Myrmecophilen, zugleich mit allgemeinen Bemerkungen über Entwicklung und Bedeutung der Symphylie. — Biol. Zentralbl. XXII, Nr. 20—22, S. 638—663.
- 1905, Das System des Lepismatiden. — Zoologica XVIII, Heft 43, 164 S. mit 4 Taf. (S. 149—151 Verzeichnis der myrmecophilen und termitophilen Arten, mit Angabe der Wirte.)
- 1906, Die Ameise. Schilderung ihrer Lebensweise. Braunschweig, 8^o, 232 u. XV S. mit 68 Textfig. (S. 166—172 über Symphylie.)
- 1907, Neue Beobachtungen über *Pausus* in *Erythraea*. — Ztschr. f. wissensch. Insektenbiol. III, Heft 1, S. 1—8.
- 1908, Eine Ferienreise nach *Erythraea*. — Leipzig, 8^o, 44 S. (S. 24 ff. über *Pausus arabicus*; S. 33 über Termitengäste.)
- 1909, Die Termiten oder weißen Ameisen. Leipzig, 8^o, 198 u. VI S. (Soziale Symbiose S. 119—127; individuelle Symbiose S. 127—157.)
- 1911, Termitenleben auf Ceylon. Mit einem systematischen Anhang von A. Forel, N. Holmgren, W. Michaelsen, F. Schimmer, F. Silvestri und E. Wasmann. Jena, 8^o, 262 u. XXXII S. mit 3 Taf. u. 68 Textfig. (Über Termitophilen S. 50—69; vergl. Wasmann, Nr. 189.)
- 1917, Die Ameise. Schilderung ihrer Lebensweise. 2. Aufl., Braunschweig, 8^o, 348 u. XVI S. mit 98 Textfig. (Über Myrmecophilie S. 230—253; über Symphylie S. 241—247; vergl. Wasmann, Nr. 229.)
- Farquharson, C. O., 1918, *Harpagomyia* and other Diptera fed by *Cremastogaster*-ants in S. Nigeria. (Communicated by Prof. Poulton. — Proc. Ent. Soc. London, S. XXIX—XL.) (Mit Diskussionsbemerkungen von H. Donisthorpe und F. Muir.)
- Fielde, Adele, 1901, A study of an ant. — Proc. Acad. Nat. Sc. Philad. LIII, S. 425—449.
- Fiori, Andrea, 1914, Descrizione di alcune specie di Coleotteri mirmecofili del Gargano, Sicilia e Cirenaica. — Riv. Coleott. Ital. XII, Heft 6—7, S. 105—120. (*Lomechusa strumosa* var. *sicula* etc.)
- Forel, August, 1874, Les Fourmis de la Suisse. Systematique, notices anatomiques et physiologiques, architecture, distribution géographique, nouvelles expériences et observations des moeurs. — Nouv. Mém. Soc. Helv. Sc. Nat. XXVI, Separat 4^o, 452 u. IX S. mit 2 Taf. Basel, Genf, Lyon. (*Lomechusa* S. 426, Atelemes-Larven 427, Zwischenformen von Weibchen und Arbeiterinnen der Ameisen, S. 137 ff.)
- 1890, Un parasite de la *Myrmecia forficata* F. (*Eucharis myrmeciae* P. Camer.) — C. R. Soc. Ent. Belg. IV, Nr. 2, S. VIII—X.
- 1901, Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und einiger anderer Insekten, mit einem Anhang über die Eigentümlichkeiten des Geruchsinnens bei jenen Tieren. München, 8^o, 57 S. mit 1 Taf.
- 1915, Die Ameisen der Schweiz. Fauna Insectorum Helvetiae, Hymenoptera, Formicidae. — Beilage zu Bd. XII, Heft 7—8 der Mitteil. Schweiz. Entom. Ges. 77 S. (S. 3 über *Lomechusini* und ihre Beziehung zu den Pseudogynen.)
- Frohawck, F. W., 1899, The earlier stages of *Lycaena arion*. — Entomologist XXXII, S. 104—106.
- 1903, The earlier stages of *Lycaena arion*. — Entomologist XXXVI, S. 57—60.

- Frohawck, F. W., 1906, Completion of the life-history of *Lycaena arion*. — *Entomologist XXXIX*, S. 145—147.
- 1913, Notes on the life-history of *Lycaena arion*. — *Entomologist XLVI*, S. 321—324.
- Gestro, R., 1890, Contribuzione allo studio degli Insetti termitofili. (Viaggio d. L. Fea in Birmania XL. — *Ann. Mus. Civ. Genova XXX*, S. 903—907. (Chaetopisthes termiticola; ist zu Termitopisthes (Wasmann Nr. 233) zu stellen.)
- 1892, Cenzo sui Paussidi (Viaggio d. L. Fea in Birmania XLVI). — *Ann. Mus. Civ. Genova XXXII*, S. 705—709. (Protopaussus n. gen.)
- 1900, Materiali per la conoscenza della fauna Eritrea, raccolti dal D. P. Magretti. Un nuovo genere di Rhysopaussidae (Euglyptonotus). — *Ann. Mus. Civ. Genova XL*, S. 743—748.
- 1909, Materiali per lo studio della fauna Eritrea. Paussidae. — *Boll. Soc. Ent. Ital. XLI*, S. 255—267.
- 1910, Cupedidae, Paussidae. — *Coleopt. Catal. ed. Schenkling, Pars 5^a*, Berlin, 31 S.
- 1911, Contributo allo studio dei Risopaussidi. — *Ann. Mus. Civ. Genova XLV*, S. 4—7.
- 1919, Contribuzione allo studio degli Insetti mirmecofili. — *Ann. Mus. Civ. Genova XLVIII*, S. 270—276. (Paussobrenthus n. gen.)
- Grassi, B. u. Sandias, A., 1893, Costituzione e sviluppo della società dei Termitidi. Osservazioni sui loro costumi. Catania, 150 S. Fol. mit 5 Taf.
- Guyénot, E., 1918, L'oeuvre de Th. H. Morgan et le mécanisme de l'hérédité. — *Rev. Génér. d. Sc. (Paris) XXX*, Nr. 9, S. 263—269.
- Haecker, Valentin, 1912, Allgemeine Vererbungslehre. 2. Aufl. Braunschweig, gr. 8^o, 405 u. XII S. mit 4 Taf. u. 133 Textfig.
- 1914, Über Gedächtnis, Vererbung und Pluripotenz. Jena, 8^o. (Kritik der Semonschen Mneme.)
- 1918, Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phänogenetik). Gemeinsame Aufgaben der Entwicklungsgeschichte, Vererbungs- und Rassenlehre. Jena, 8^o, 344 u. X S. mit 181 Textfig.
- Hagens, Jos. v., 1863, Die Gastfreundschaft der Ameisen. — *Jahrb. Naturw. Ver. Elberfeld-Barmen*, S. 111—128. (Enthält auch Beobachtungen über *Lomechusa*.)
- 1865, Über Ameisengäste. — *Berl. Ent. Ztschr.*, S. 105—112.
- 1865a, Über *Myrmedonia plicata* und *erratica*. — *Berl. Entom. Ztschr.*, S. 112—113.
- Handlirsch, Anton, 1906—1908, Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig, 4^o, 1430 S. mit 51 Taf. u. 7 Stammbäumen im Text.
- 1912, Über einige Beziehungen zwischen Paläontologie, geographischer Verbreitung und Phylogenie der Insekten. — *Trans. II. Intern. Ent. Congr. Oxford*, S. 248—270.
- 1913, Beiträge zur exakten Biologie. — *Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, Mathem.-Naturw. Klasse CXXII*, Abt. 1, S. 361—481, mit 1 Schema und 5 Karten im Text.
- Heider, Karl, 1905, Vererbung und Chromosomen. — *Verh. 77. Vers. Deutsch. Naturf. u. Ärzte Meran, Leipzig 1906*, I, S. 222—244.
- Heikertinger, Franz, 1918, Das Scheinproblem der fremddienlichen Zweckmäßigkeit. — *Die Naturwissenschaften*, Heft 16, S. 181—184.
- Henning, Hans, 1916, Künstliche Geruchsfährte und Reaktionsstruktur der Ameise. — *Ztschr. f. Psychologie. LXXIV*, S. 161—202.
- Hertwig, Oskar, 1916, Das Werden der Organismen. Eine Widerlegung von Darwins Zufallstheorie. Jena, gr. 8^o, 710 u. XII S.

- Heselhaus, Franz X., 1913, Über Arthropoden in Maulwurfsnestern. — Tijdschr. v. Entom., LVI, S. 195—240 mit 1 Taf.
- 1914, Über Arthropoden in Nestern. — Tijdschr. v. Entom., LVII, S. 62—88.
- 1915, Weitere Beiträge zur Kenntnis der Nidicolen. — Tijdschr. v. Entom., LVIII, S. 251—274.
- Hetschko, Alfred, 1896, Zur Biologie von *Claviger testaceus* Preysl. — Berl. Ent. Ztschr. XLI, Heft 1, S. 45—50.
- 1919, Ameisen und Psylliden. — Wien. Ent. Ztg. XXXVII (1918), Heft VIII—X, S. 212—213. (Besuch und Belegung derselben durch Ameisen.)
- Holmgren, Nils (s. auch Wasmann, Nr. 191), 1908, Über einige myrmecophile Insekten aus Bolivia und Peru. — Zool. Anz. XXXIII, Nr. 11, S. 337—349.
- 1909—1912, Termitenstudien I—IV. Upsala und Stockholm. — K. Sv. Vetensk. Handl. XLIV—L.
- I (1909), Anatomische Untersuchungen. Mit 3 Taf. u. 76 Textfig. (Siehe auch Wasmann, Nr. 175 und Nr. 191.)
- Jacobson, Edw. (s. auch de Meijere, 1909 u. 1912), 1909, Ein Moskito als Gast und diebischer Schmarotzer der *Cremastogaster difformis* Sm. und eine andere schmarotzende Fliege, mitgeteilt von Aug. Forel. — Tijdschr. v. Entom. LII, 3. u. 4. Lief., S. 158—164.
- 1911, Nähere Mitteilungen über die myrmecophile Culicide *Harpagomyia splendens* de Meijere. — Tijdschr. v. Entom. LIV, 2. Lief., S. 158—161.
- 1911a, Biological notes on the Hemipteron *Ptilocerus ochraceus*. — Tijdschr. v. Entom. LIV, S. 175—179 mit 1 Taf.
- 1912, Symbiose zwischen der Raupe von *Hypolycaena erylus* God. und *Oecophylla smaragdina* F. — Tijdschr. v. Entom. LV, 1. u. 2. Lief., S. 9—14 mit 2 Taf.
- Janet, Charles, 1896, Sur la *Lepismima polyropa* Grassi et sur ses rapports avec les fourmis. — Bull. Soc. Ent. France, Nr. 4, S. CXXXI—CXXXVIII.
- 1897, Sur le *Lasius mixtus*, l'*Antennophorus* Uhlmanni etc. (Études sur les Fourmis, les Guêpes et les Abeilles, Nr. 13.) — Limoges, 8^o, 62 S.
- 1897a, Rapports des animaux myrmécophiles avec les fourmis. (Études sur les Fourmis, les Guêpes et les Abeilles, Nr. 14.) — Limoges, 8^o, 99 S.
- 1903, Observations sur les Guêpes. Paris, 8^o, 85 S.
- 1904, Observations sur les Fourmis. 8^o, 68 S. mit 7 Taf.
- Jansen, Bernhard, 1917, Streiflichter auf das philosophische System Leibnizens. — Stimmen d. Zeit, 92. Bd., 5. Heft, S. 526—551.
- 1918, Das gegenwärtige philosophische Deutschland. — Stimmen d. Zeit, 95. Bd., 2. Heft, S. 132—142.
- 1918a, Das zukünftige philosophische Deutschland. — Stimmen d. Zeit, 95. Bd., 3. Heft, S. 268—280.
- 1919, Das Zeitgemäße in Augustins Philosophie. — Stimmen d. Zeit, 98. Bd., 3. Heft, S. 189—203.
- 1919a, Kants Lehre von der Einheit des Bewußtseins. — Philosoph. Jahrbuch (Fulda), 32. Bd., S. 341—354.
- Johannsen, W., 1909, 1913, Elemente der exakten Erblichkeitslehre. Jena, 1. u. 2. Aufl., gr. 8^o.
- 1915, Experimentelle Grundlagen der Deszendenzlehre; Variabilität, Vererbung, Kreuzung, Mutation, in: Die Kultur der Gegenwart, Allgemeine Biologie, Leipzig und Berlin, S. 597—660.

- Jordan, K. H. Chr., 1913, Zur Morphologie und Biologie der myrmecophilen Gattungen *Lomechusa* und *Atemeles* und einiger verwandter Formen. — Ztschr. wissensch. Zool. CVII, Heft 2, S. 346—368 mit 20 Textfig. (Zur Kritik dieser Arbeit s. Wasmann, Nr. 205, I. Teil.)
- Karawaiew, W., 1905, Antennophorus Uhlmanni und seine biologischen Beziehungen zu *Lasius fuliginosus* und andern Ameisen. — Mém. Soc. Nat. Kiew XIX, 20 S. separ. mit 1 Taf. (russisch, mit deutscher Zusammenfassung). (Die als Ant. Uhlmanni hier bezeichnete Art ist *A. grandis* Berl.!)
- 1905a, Versuche über die internationalen Beziehungen der Antennophorus-Arten, nebst einigen systematischen Bemerkungen. — Ztschr. wissensch. Insektenbiol., I, Heft 12, S. 485—493.
- 1906, Weitere Beobachtungen über Arten der Gattung Antennophorus. — Mém. Soc. Nat. Kiew, XX, S. 209—230 (russisch, mit deutscher Zusammenfassung.)
- 1909, Myrmecophilen aus Transkaspien. — Rev. Russe d'Entom., Nr. 3, S. 227—237.
- Klebs, Richard, 1910, Über Bernsteineinschlüsse im allgemeinen und die Coleopteren meiner Bernsteinsammlung. — Schrift. Physik.-ökon. Ges. Königsberg, LI, III., S. 217—242. (Liste der von E. Reitter bestimmten Gattungen S. 236—242.)
- Klein, Edmund, 1918, Die fremddienliche Zweckmäßigkeit. — Extr. d. Archiv. trim. de l'Institut. Grand-ducal, Sect. Sc. nat. 28 S. Fol. separ.
- Klimke, Friedrich, 1911, Der Monismus und seine philosophischen Grundlagen. Beiträge zu einer Kritik moderner Geistesströmungen. Freiburg i. Br., 8^o, 620 u. XXIV S.
- Köhler, Wolfgang, 1917, Intelligenzprüfungen an Anthropoiden. I. — Abh. Akad. Wiss. Berlin, Mathem.-physik. Klasse, Nr. 1. Sonderausgabe 4^o, 213 S. mit 3 Taf.
- 1918, Aus der Anthropoidenstation auf Teneriffa. IV. Nachweis einfacher Struktur-funktionen beim Schimpanse und beim Haushuhn. — Abh. Akad. Wiss. Berlin, Mathem.-physik. Klasse, Nr. 2.
- Kolbe, Hermann Julius, 1907, Über die Elemente der Insektenfauna Deutschlands. — Insektenbörse, 4 S. separ.
- 1912, Glazialzeitliche Reliktenfauna im hohen Norden. — Deutsch. Ent. Ztschr. S. 33—63.
- 1912a, Die Differenzierung der zoogeographischen Elemente der Kontinente. — Trans. II. Intern. Entom. Congr. Oxford, S. 433—476.
- Kropotkin, Peter, 1904, Gegenseitige Hilfe in der Entwicklung. Deutsch von G. Landauer. Leipzig 8^o, 338 u. XXII S.
- Krüger, Erich, 1910, Beiträge zur Anatomie und Biologie des Claviger testaceus Preysl. — Ztschr. wissensch. Zool. XCV, Heft 2, S. 329—379 mit 2 Taf. u. 33 Textfig.
- Kutter, Heinrich, 1918, Beiträge zur Ameisenbiologie. — Biol. Zentralbl. XXXVIII, Nr. 3, S. 110—116. (A. Das Auftreten von Pseudogynen bei *Formica rufa* L.) (Beweist nichts gegen den ursächlichen Zusammenhang der Pseudogynen mit der Erziehung von *Lomechusini*, da das betreffende *rufa*-Nest in einem *Lomechusa*-Bezirk von *F. sanguinea* lag. Siehe Emmelius u. Kutter, S. 308.)
- Lang, Arnold, 1908, Über die Bastarde von *Helix hortensis* Müll. und *Hel. nemoralis* L., mit Beiträgen von Rosshard, Hesse und Kleiner. — Festschr. Univ. Jena.
- 1909, Über Vererbungsversuche. — Verh. Deutsch. Zool. Ges., S. 15—84.
- 1914, Die experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie seit 1900. 1. Hälfte.
- Lea, Arthur M., 1906, Descriptions of new species of Australian Coleoptera. — Proc. Linn. Soc. N. S. Wales XXI, Nr. 122, pt. II, S. 195—227 mit 1 Taf. (S. 217 *Megalopaussus amplipennis* n. sp.)

- Lea, Arthur M., 1910—1912, Australian and Tasmanian Coleoptera inhabiting or resorting to the nests of ants, bees and termites. — Proc. R. Soc. Victoria, n. ser. XXIII pt. I, 1910, S. 116—230 mit 3 Taf. — Supplement XXV pt. I, 1912, S. 31—78 mit 1 Taf.
- 1914, On Australian and Tasmanian Coleoptera, with descriptions of new species. Part II. — Proc. R. Soc. Victoria, n. ser. XXVI, pt. II, S. 211—227 mit 1 Taf. (S. 212 ff. myrmecophile Histeriden.)
- Lespés, Charles, 1855, Sur les moeurs de la *Lomechusa paradoxa*. — Bull. Soc. Ent. France, S. LI. (Seine Angaben beziehen sich auf *Atemeles pubicollis* Bris.; sie sind die ersten Beobachtungen über die Symphilie der Lomechusini.)
- 1866, Les Fourmis. Conférence aux soirées scientif. d. l. Sorbonne. — Rev. d. cours scientif. III, Nr. 16, S. 257—265. (Enthält auch Beobachtungen über Claviger, *Lomechusa* (*Atemeles*!) usw.)
- 1868, Note sur les moeurs de divers Claviger. — Bull. Soc. Ent. France, S. XXXVIII.
- Lloyd Morgan, C., 1903, An Introduction to comparative Psychology. 2. Ed. London, 8°, 386 u. XIV S.
- 1909, Instinkt und Gewohnheit. Deutsch v. M. Semon. Leipzig u. Berlin, 8°, 396 u. VII S.
- Lubbock, Sir John (Lord Avebury), 1883, Ameisen, Bienen und Wespen. Beobachtungen über die Lebensweise der geselligen Hymenopteren. Autoris. deutsche Ausgabe, Leipzig, 8°, 379 u. XIV S. mit 5 Taf.
- 1904, Ants, bees and wasps. A record of observations on the habits of the social Hymenoptera. 16. Ed., London, 8°, 436 u. XVIII S. mit 6 Taf.
- Mann, William M., 1911, Notes on the guests of some Californian ants. — Psyche XVIII, Nr. 1, S. 27—31.
- 1912, Note on a guest of *Eciton hamatum* (*Mimopria ecitophila* n. sp.). — Psyche XIX, Nr. 3, S. 98—100.
- 1914, Some myrmecophilous Insects from Mexico. — Psyche XXI, Nr. 6, S. 171—184. (S. 174 ff. *Pseudolomechusa Sharpi* Wasm. und deren Larven.)
- 1915, Some myrmecophilous Insects from Haiti. — Psyche XXII, Nr. 5, S. 161—166.
- Meijere, J. C. H. de, 1909, Drei myrmecophile Dipteren aus Java. — Tijdschr. v. Entom. LII, S. 165—174 mit 1 Taf.
- 1910, Über drei von Jacobson auf Java bei *Pheidologethon diversus* beobachtete Fliegen. — Tijdschr. v. Entom. LIII, S. 336—340.
- 1911, Zur Metamorphose der myrmecophilen Culicide *Harpagomyia splendens* de Meij. — Tijdschr. v. Entom. LIV, S. 162—167 mit 1 Taf.
- Mjöberg, Eric, 1912, On a new termitophilous genus of the family Histeridae (*Eucurtia paradoxa* n. sp.). — Entom. Tidskr. Årg. XXXIII, S. 121—124 mit 1 Taf.
- Muckermann, Hermann, 1904, *Formica sanguinea* subsp. *rubicunda* Em. and *Xenodusa cava* Lec., or the discovery of pseudogynes in a district of *Xenodusa cava*. — Entom. News, Dez., S. 339—341 mit 1 Taf. (Erster Bericht über Pseudogynen in N.-Am.)
- Müller, Philipp Wilbrand Jacob, 1818, Beiträge zur Naturgeschichte der Gattung Claviger. — Germ. Mag. Entom. III, S. 69—112 mit 1 Taf. (Die ersten klassischen Beobachtungen über die Symphilie von *Claviger testaceus* und *longicornis*.)
- Pérez, J., 1882, Notés d'Apiculture. — Bull. Soc. d'Apicult. d. l. Gironde, sep. Bordeaux. (Erste Beobachtungen über reflektorische Fütterung von *Braula coeca* durch die Honigbiene.)

- Piéron, Henri, 1911, Les instincts nuisibles à l'espèce devant les théories transformistes. — *Scientia* IX, Nr. XVII—1, S. 199—203.
- Pietschker, Heinrich, 1911, Das Gehirn der Ameise. — *Jen. Ztschr. f. Naturw.* XLVII, Heft 1—2, S. 43—114.
- Plate, Ludwig, 1908, Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. Ein Handbuch des Darwinismus. 3. Aufl. Leipzig, 8^o, 493 u. 8 S. mit 60 Textfig.
- Reichenbach, H., 1902, Über Parthenogenese bei Ameisen und andere Beobachtungen an Ameisenkolonien in künstlichen Nestern. — *Biol. Zentralbl.* XXII, Nr. 14 u. 15, S. 461—465.
- Reichensperger, August, 1911, Beobachtungen an Ameisen, I. — *Biol. Zentralbl.* XXXI, S. 596—605, (1. Über die Pseudogynen von *F. sanguinea* und ihre Beziehung zu *Lomechusa*.)
- 1911 a, Die Ameisenfauna der Rheinprovinz, nebst Angaben über einige Ameisengäste. — *Ber. Vers. Bot. u. Zool. Ver. Rheinland u. Westf., E*, S. 114—130. (S. 118 über *Lomechusa* und die Pseudogynen von *sanguinea*.)
- 1913, Zur Kenntnis von Myrmecophilen aus Abessinien, I. — *Zool. Jahrb. System.* XXXV, Heft 2, S. 185—218 mit 2 Taf. u. 5 Textfig.
- 1913 a, Artikel „Symbiose“ im Handwörterbuch der Naturwissenschaften von Korschelt, IX, S. 926—928, 3b. (Über die verschiedenen Klassen der Symbiose bei Ameisengästen und Termitengästen.)
- 1915, Zur Kenntnis afrikanischer Myrmecophilen (*Paussidae*, *Clavigeridae* usw.). — *Entom. Mitteil. (Berlin)* IV, Nr. 4—6, S. 120—128 mit 3 Textfig.
- 1915 a, Myrmecophilen und Termitophilen aus Natal und Zululand, gesammelt von J. Trägårdh. — *Meddel. Göteborg. Mus. Zool. Afd. 5 (Göteb. k. Vetensk. Handl. XVI, 2)*, separ. 20 S. mit 10 Textfig.
- 1917, Beobachtungen an Ameisen, II. Ein Beitrag zur Pseudogynentheorie. — *Ztschr. wissensch. Insektenbiol.*, XIII, Heft 7—8, S. 145—152.
- Reinke, Johannes, 1908, Die Welt als Tat. Umriss einer Weltansicht auf naturwissenschaftlicher Grundlage. 5. Aufl., Berlin, 8^o, 505 S. mit 6 Textfig. u. 1 Porträt.
- 1911, Einleitung in die theoretische Biologie. 2. Aufl., Berlin, 8^o, 578 u. XV S. mit 83 Textfig.
- 1916, Bemerkungen zur Vererbungs- und Abstammungslehre. — *Ber. Deutsch. Botan. Ges.* XXXIV, Heft 2, S. 37—66.
- 1918, Bemerkungen über Mannigfaltigkeit und Anpassungen. — *Flora*, n. F. XI, S. 71—84.
- Reitter, Edmund, 1910, *Atemeles Stangei* n. sp. — *Wien. Entom. Ztg.*, 2. u. 3. Heft, S. 50.
- 1918, *Lomechusa Wasmanni* n. sp. — *Wien. Entom. Ztg.*, Heft 4—7, S. 148.
- Reuter, O. M., 1913, Lebensgewohnheiten und Instinkte der Insekten bis zum Erwachen der sozialen Instinkte. Deutsch von A. u. M. Buch. Berlin, 8^o, 448 u. XVI S.
- Rosen, Kurt v., 1912, Die fossilen Termiten. Eine kurze Zusammenfassung der bis jetzt bekannten Funde. — *Trans. II. Intern. Entom. Congr. Oxford*, S. 318—335 mit 6 Taf.
- Roubaud, E., 1908, Gradation et perfectionnement de l'instinct chez les Guêpes solitaires d'Afrique du genre *Synagris*. — *C. R. Acad. Sc. Paris*, T. 147, S. 695—697.
- 1910, Recherches sur la Biologie des *Synagris*. Evolution de l'instinct chez les Guêpes solitaires. — *Ann. Soc. Ent. France*, S. 1—21 mit 4 Taf.
- Schaxel, Abhandlungen zur theoretischen Biologie. 4

- Roubaud, E., 1910a, Evolution de l'instinct chez les Vespides. Aperçus biologiques sur les Guêpes sociales d'Afrique du genre *Belonogaster* Sauss. — C. R. Acad. Sc. Paris, T. 151, S. 553—556.
- 1916, Recherches Biologiques sur les Guêpes solitaires et sociales d'Afrique. — Ann. Sc. nat. Zool. (X) 1, S. 1—160 mit 34 Textfig.
- Santschi, F., 1906, Mœurs parasitiques temporaires des Fourmis du genre *Bothriomyrmex*. — Ann. Soc. Ent. France, S. 363—392.
- 1914, Formicidae in: Voyage de Ch. Alluaud et R. Jeannel en Afrique orientale 1911—1912, Insect. Hymenopt. II, S. 43—148 mit 2 Taf. u. 30 Textfig.
- Scharff, R. F., 1907, European animals, their geological history and geographical distribution. London.
- 1909, On the evidences of a former landbridge between Northern Europe and North-America. Dublin.
- 1911, Distribution and origin of life in America. London.
- Schaufuss, Camillo, 1890, Preußens Bernsteinkäfer, Pselaphiden. — Tijdschr. v. Entom. XXXIII, 62 S. separ. mit 5 Taf.
- 1891, Preussens Bernsteinkäfer. Neue Formen aus der Helmschen Sammlung im Danziger Provinzialmuseum. — Berl. Ent. Ztschr. XXXVI, Heft 1, S. 53—64.
- 1896, Preußens Bernsteinkäfer, II. Neue Formen aus der Helmschen Sammlung im Danziger Provinzialmuseum. — Berl. Ent. Ztschr. XLI, Heft 1, S. 51—54.
- Schaufuss, L. W., 1879, Die Scydmaeniden des baltischen Bernsteins. — Nunquam otiosus, III, S. 561—586.
- Schimmer, Fritz, 1909, Beitrag zu einer Monographie der Gryllodeengattung *Myrmecophila*. — Ztschr. wissenschaft. Zool. XCIII, Heft 3, S. 409—534, mit 2 Taf. u. 20 Textfig.
- 1910, Über die Wasmannsche Hypothese des Duldungsinstinktes der Ameisen gegenüber synoeken Myrmecophilen. — Zoolog. Anzeig. XXXVI, Nr. 4—5, S. 81—95. (Vergl. hierzu Wasmann, Nr. 183.)
- Schiöde, J. C., 1854, *Corotoca* og *Spirachtha*. Staphyliner, som føde levende Unger, og ere Huusdyr hos en Termit. Kopenhagen, 4^o, 19 S. mit 2 Taf.
- Schmitz, Hermann, 1908, *Claviger longicornis* Müll., sein Verhältnis zu *Lasius umbratus* und seine internationalen Beziehungen zu anderen Ameisenarten. — Ztschr. wissenschaft. Insektenbiol. IV, Heft 3, S. 84—87.
- 1910, Die Ursachen der Doppelwirtigkeit der *Atemeles*. — Deutsch. Entom. Nationalbibl., I, Nr. 1 u. 2, S. 6—7, 13—14.
- 1914, Die myrmecophilen Phoriden der Wasmannschen Sammlung. — Zool. Jahrb. System. XXXVII, 6. Heft, S. 509—566 mit 2 Doppeltaf.
- 1915, Neue Beiträge zur Kenntnis der myrmecophilen und termitophilen Phoriden. — Deutsch. Ent. Ztschr., Heft V, S. 465—507 mit 5 Taf.
- 1916, Neue termitophile Dipteren aus den Familien der Termitoxeniiden und der Phoriden, gesammelt von Prof. v. Buttell-Keepen 1911—1912. (Wissenschaftl. Ergebnisse einer Forschungsreise nach Ostindien, VI.) — Zool. Jahrb. System. XXXIX, Heft 2, S. 211—266 mit 2 Taf.
- Schwarz, E. A., 1889, Termitophilous Coleoptera found in N.-America. — Proc. Ent. Soc. Washingt., I, Nr. 3, S. 160—161.
- 1890, Myrmecophilous Coleoptera found in temperate N.-America. — Proc. Ent. Soc. Washingt., I, Nr. 4, S. 237—247.

- Semon, Richard, 1908, Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens. 2. Aufl., Leipzig, 8^o, 399 S.
- Silvestri, Filippo, 1903, Contribuzione alla conoscenza dei Termitidi e Termitofili dell'America meridionale. — Redia, I, S. 1—234 mit 6 Taf.
- 1903a, Contribuzione alla conoscenza dei Mirmecofili, I. Osservazioni su alcuni Mirmecofili del dintorni di Portici. — Ann. Mus. Zool. Univ. Napoli, n. ser., I, Nr. 13, separ. 5 S. (S. 4 über Myrmecocleptie von Myrmecophila acervorum.)
- Szymanski, J. S., 1919, Über den Antrieb. — Biol. Zentralbl. XXXIX, Nr. 6, S. 257—264.
- Tanner, J. E., 1892, Oecodoma cephalotes. Second paper. — Trinid. Field Natural. club I, Nr. 5, S. 123—127.
- Theissen, Ferdinand, 1918, Neue Beiträge zur Frage nach der Zweckmäßigkeit in der Natur. — Stimmen d. Zeit, 95. Bd., 4. Heft, S. 402—408.
- Thompson, Caroline B., 1917, Origin of the castes of the common Termite, *Leucotermes flavipes* Koll. — Journ. Morphol. XXX, S. 83—136 mit 8 Taf.
- Tissot, Robert u. Wasmann, E., 1907, Ameisennester „Boussole du Montagnard“. — Naturw. Wochenschr., Nr. 25, S. 391—392.
- Trägårdh, Ivar, 1907, Description of *Termitomimus*, a new genus of termitophilous physogastric Aleocharinae, with notes on its anatomy. — Zool. Studier (Tullberg), Upsala, S. 172—190 mit 1 Taf. u. 10 Textfig.
- 1907a, Notes on a termitophilous Tineid larva. — Ark. Zool. (Stockholm), III, Nr. 22, 7 S. separ. mit 1 Taf.
- Uexküll, Jacob v., 1913, Bausteine zu einer biologischen Weltanschauung. Gesammelte Aufsätze, herausgegeben u. eingeleitet von Felix Groß. München 8^o, 298 S.
- Viehmeyer, Heinrich, 1902, *Lomechusa strumosa* F. und die Pseudogynen. — Allg. Ztschr. f. Ent. VII, Nr. 22, S. 472—476. (Bestätigt den Zusammenhang der *Lomechusa*-Erziehung mit den Pseudogynen.)
- 1904, Experimente zu Wasmanns *Lomechusa*-Pseudogynen-Theorie und andere biologische Beobachtungen an Ameisen. — Allg. Ztschr. f. Ent. IX, Nr. 17—18, S. 334—344. (Bestätigt die *Lomechusa*-Pseudogynen-Theorie.)
- 1905, Kleinere Beiträge zur Biologie einiger Ameisengäste, II. — Ztschr. wissensch. Insektenbiol., I, Heft 7, S. 292—294. (Über *Hetaerius ferrugineus* u. *Myrmecophila acervorum*.)
- 1906, Beiträge zur Ameisenfauna des Königreichs Sachsen. — Abh. Naturw. Ges. Isis, Dresden, Heft II, S. 55—69 mit 1 Taf.
- 1907, Vorläufige Bemerkungen zur Myrmecophilie der *Lycaeniden*raupen. — Insektenbörse, Nr. 11, S. 43—44. (Anpassungscharaktere und Liste der myrmecophilen Arten.)
- 1910, On the myrmecophily of caterpillars of *Catachrysops cnejus* F.; a myrmecophilous *Lycaenid* chrysalis from the Philippines. — Philipp. Journ. Sc. V, Nr. 1, S. 69—77.
- 1915, Zur sächsischen Ameisenfauna. — Abh. Naturw. Ges. Isis, Heft II, S. 61—64. (Handelt auch über Pseudogynen.)
- Volkelt, Hans, 1914, Die Vorstellungen der Tiere. Ein Beitrag zur Entwicklungspsychologie. — Arbeiten z. Entwicklungspsychol., herausg. v. Felix Krüger, Bd. I, Heft 2. Leipzig u. Berlin, 8^o, 126 S.
- Washburn, Margaret, 1908, The animal mind. A textbook of comparative Psychology. New-York, 8^o, 333 u. X S.

Wasmann, Erich.

A. Aus den Arbeiten, welche Beiträge zur Kenntnis der Myrmecophilen und Termitophilen enthalten¹⁾]

- Nr. 1 (1886), Über die Lebensweise einiger Ameisengäste, I. Teil. — Deutsch. Ent. Ztschr., Heft I, S. 49—66. (Über Biologie von *Lomechusa*, *Atemeles* usw.)
- „ 2 (1887), Über die Lebensweise einiger Ameisengäste, II. Teil. — Deutsch. Ent. Ztschr., Heft I, S. 108—121. (Über Wanderungen der Ameisengäste usw.)
- „ 3 (1887), Über die europäischen *Atemeles*. — Deutsch. Ent. Ztschr., Heft I, S. 97—107.
- „ 4 (1887), Neue brasilianische Staphyliniden, bei *Eciton Foreli* Mayr (*hamatum* autor.), gesammelt von Dr. W. Müller. — Deutsch. Ent. Ztschr., Heft II, S. 97—107, mit 1 Taf. (Beschreibung der ersten Dorylinengäste.)
- „ 5 (1888), Beiträge zur Lebensweise der Gattungen *Atemeles* und *Lomechusa*. Haag 1888. — Sep. aus Tijdschr. v. Entom. XXXI, S. 245—328. (Die im Nachtrag beschriebenen *Atemeles*-Larven gehören nicht *At. emarginatus*, sondern *paradoxus* an. Siehe Nr. 11. S. 264 u. Nr. 34.)
- „ 6 (1889), Neue *Eciton*gäste aus Südbrasilien. — Deutsch. Ent. Ztschr., Heft I, S. 185—190 mit 1 Taf. (Die Wirtsameise der beiden *Ecitomorpha* ist *Eciton Foreli*, nicht *Hetschkoi*!)
- „ 9 (1889), Zur Lebens- und Entwicklungsgeschichte von *Dinarda*. — Wien. Entom. Ztg., 153—162.
- „ 10 (1889), Zur Kenntnis der *Dinarda*-Formen. — Wien. Ent. Ztg., S. 281—282.
- „ 11 (1890), Vergleichende Studien über Ameisengäste und Termitengäste. — Tijdschr. v. Entom. XXXIII, S. 27—97 mit 1 Taf.; zweiter Nachtrag S. 262—266. (S. 262 ff. Entwicklung von *Atemeles emarginatus*.)
- „ 16 (1890), Neue myrmecophile Staphyliniden aus Brasilien. — Deutsch. Ent. Ztschr., Heft II, S. 305—318 mit 1 Taf.
- „ 17 (1891), Ein neuer *Clavigeride* aus Madagaskar (*Rhynchoclaviger cremastogastri*), mit vergleichenden biologischen Bemerkungen. — Stett. Ent. Ztg., S. 3—10 mit 1 Taf.
- „ 18 (1891), Verzeichnis der Ameisen und Ameisengäste von Holländisch-Limburg. — Tijdschr. v. Entom. XXXIV, S. 39—64.
- „ 19a (1889), Zur Bedeutung der Palpen bei den Insekten. — Biol. Zentralbl., IX, Nr. 10, S. 303—308.
- „ 19b (1891), Zur Bedeutung der Fühler (und der Taster) bei *Myrmedonia*. — Biol. Zentralbl., XI, Nr. 1, S. 23—26.
- „ 20 (1891), Vorbemerkungen zu den internationalen Beziehungen der Ameisengäste. — Biol. Zentralbl., XI, Nr. 11, S. 331—343.
- „ 21 (1891), Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen. — Münster i. W., 8^o, 263 u. VIII S. mit 2 Taf. (Soziale Symbiose und zahlreiche Beobachtungen über individuelle Symbiose, besonders für *Lomechusa* und *Atemeles*.)

¹⁾ Die Numerierung folgt meiner Liste im Literaturteil des „Kritischen Verzeichnisses“ (Nr. 38) und deren Fortsetzungen in Nr. 95, 164, 205, 218. Jene Arbeiten, welche auf das vorliegende Thema kaum Bezug haben, sind hier fortgelassen, von 1915 an sind sie vollständig gegeben. Die Jahreszahl des Erscheinens entspricht nicht immer der Reihenfolge der Numerierung, da manche Arbeiten, besonders während des Krieges, erst verspätet gedruckt werden konnten (z. B. Nr. 225).

Wasmann, Erich.

- Nr. **22** (1891), Neue Termitophilen, mit einer Übersicht über die Termitengäste. — Verh. Zool. Bot. Ges. Wien, S. 647—658 mit 1 Taf.
- „ **23** (1892), Ein neuer Paussus (*P. spinicola*) vom Somaliland. — Mitt. Schweiz. Ent. Ges. VIII, Heft 9, sep. 3 S.
- „ **24** (1892), Die internationalen Beziehungen von *Lomechusa strumosa*. — Biol. Zentralbl. XII, Nr. 18—21.
- „ **25** (1892), Zur Biologie einiger Ameisengäste. — Deutsch. Ent. Ztschr., Heft II, S. 347—351.
- „ **26** (1893), Neue Myrmecophilen. Erstes Stück. — Deutsch. Ent. Ztschr., Heft I, S. 97—112 mit 1 Taf. (Erste Beschreibung von *Mimeciton* usw. und zahlreicher neuer Clavigerinengattungen. Die als *Eciton omnivorum* Koll. bezeichnete Ameise ist *E. praedator* Sm.)
- „ **28** (1893), Einige neue Termiten aus Ceylon und Madagaskar, mit Bemerkungen über deren Gäste. — Wien. Ent. Ztg., S. 239—247. (Neue Termitengäste S. 241 u. 246.)
- „ **29** (1893), Über Paussiger und *Articeropsis* Wasm. — Wien. Ent. Ztg., S. 257.
- „ **31** (1893), *Centrotoma rubra* Sauc. in Böhmen. — Wien. Ent. Ztg., S. 279. (Wirte von *C. rubra* und *lucifuga*.)
- „ **32** (1894), Zur Myrmecophilenfauna des Rheinlandes. — Deutsch. Ent. Ztschr., Heft II, S. 273—274.
- „ **33** (1894), Die Europäischen Dinarda, mit Beschreibung einer neuen deutschen Art (*D. pygmaea*). — Deutsch. Ent. Ztschr., Heft II, S. 275—280. (Myrmecocleptie von *D. Hagensi*.)
- „ **34** (1894), Zur Lebens- und Entwicklungsgeschichte von *Atemeles pubicollis*, mit einem Nachtrag über *Atemeles emarginatus*. — Deutsch. Ent. Zeitschr., Heft II, S. 281—283.
- „ **35** (1894), Über *Atemeles excisus* Thoms. — Deutsch. Ent. Ztschr., Heft II, S. 283—284.
- „ **38** (1894), Kritisches Verzeichnis der myrmecophilen und termitophilen Arthropoden. Mit Angabe der Lebensweise und Beschreibung neuer Arten. Berlin, 8^o, 231 u. XVI S.
- „ **41** (1895), Zur Kenntnis der myrmecophilen und termitophilen Arthropoden. — Zool. Anzeig., Nr. 471, S. 111—114.
- „ **42** (1895), Die Ameisen- und Termitengäste von Brasilien, I. Teil. — Verh. Zool. Bot. Ges. Wien, Heft 4, S. 137—179; separ. 45 S.
- „ **45** (1895), Zur Biologie von *Lomechusa strumosa*. — Deutsch. Ent. Ztschr., II. Heft, S. 294. (Vermeintliche Eiablage von *Lomechusa* (siehe Nr. **205**, S. 348 ff.); Beziehung der pseudogynen Arbeiterform von *sanguinea* zur Erziehung von *Lomechusa*.)
- „ **46** (1895), Die ergatogynen Formen bei den Ameisen und ihre Erklärung. — Biol. Zentralbl. XV, Nr. 16 u. 17, S. 606—646. (Erste Aufstellung der *Lomechusa*-Pseudogynen-Theorie.)
- „ **49** (1896), Dinarda-Arten oder -Rassen? — Wien. Ent. Ztg., IV. u. V. Heft, S. 125—142.
- „ **51** (1895), Die Myrmecophilen und Termitophilen. — C. R. III. Congr. Intern. Zool. Leyden 1896, S. 410—440. (Biologische Einteilung derselben. Erste Aufstellung der Symphylie. 6 Hauptklassen von Anpassungscharakteren bei Myrmecophilen und Termitophilen. Beziehungen der Symphylie zur Symbiose und zum Parasitismus.)

Wasmann, Erich.

- Nr. 52 (1896), Neue Termitophilen und Termiten aus Indien. (Viaggio d. L. Fea in Birmania e regione vicine LXXII.) — Ann. Mus. Civ. Genova XXXVI, S. 613 bis 660 mit 1 Taf.; Nachtrag XXXVII, S. 149—152. (Rhysopausiden usw.)
- „ 53 (1896), Einige neue Paussus aus Java, mit Bemerkungen über die myrmecophile Lebensweise der Paussiden. — Notes Leyden Mus. XVIII, S. 63—80 mit 1 Taf.
- „ 56 (1896), Revision der Lomechusa-Gruppe. — Deutsch. Ent. Ztschr., Heft II, S. 244—256. (Beschreibung von neuen asiatischen Lomechusa-Arten und von Xenodusa Sharpi.)
- „ 57 (1897), Selbstbiographie einer Lomechusa. — Stimmen a. Maria-Laach, 52. Bd., Heft 1, S. 69—83.
- „ 58 (1897), Instinkt und Intelligenz im Tierreich. — Freiburg i. Br., 8^o, 2. Aufl. 1899; 3. Aufl. 1905.
- „ 59 (1897), Vergleichende Studien über das Seelenleben der Ameisen und der höheren Tiere. — Freiburg i. Br., 8^o; 2. Aufl. 1900.
- „ 60 (1897), Zur Entwicklung der Instinkte. — Verh. Zool. Bot. Ges. Wien, 3. Heft, S. 168—183. (Mit besonderer Berücksichtigung der Symphylie-Instinkte; erste Begründung der Amikalsektion.)
- „ 64 (1897), Über ergatoide Weibchen und Pseudogynen bei Ameisen. — Zool. Anz., Nr. 536, S. 249—250.
- „ 66 (1897), Ein neuer Fustigerodes (Braunsi) aus der Kapkolonie. Über Fustigerodes (Novoclaviger) Wroughtoni Wasm. — Wien. Ent. Ztg. XVI, VII. Heft, S. 201—202.
- „ 68 (1897), Neue Myrmecophilen aus Madagaskar. — Deutsch. Ent. Ztschr., II. Heft, S. 257—272 mit 2 Taf. (Neue Gattungen der Clavigerinen usw.)
- „ 69 (1897), Eine neue Xenodusa (Caseyi) aus Colorado, mit einer Tabelle der Xenodusa-Arten. — Deutsch. Ent. Ztschr., II. Heft, S. 273—274 u. Taf. I, Fig. 9.
- „ 70 (1897), Zur Biologie der Lomechusa-Gruppe. — Deutsch. Ent. Ztschr., II. Heft, S. 275—277. (Zusammenhang der Lomechusini mit der Pseudogynenerziehung. Viviparität; siehe auch Nr. 205 u. 216.)
- „ 71 (1897), Ein neuer Dorylidengast aus Südafrika (Pygostenus Raffrayi). — Deutsch. Ent. Ztschr., II. Heft, S. 278 u. Taf. II, Fig. 6.
- „ 72 (1897), Eine neue termitophile Myrmedonia (Rhynchodonia leonina) aus Westafrika. — Deutsch. Ent. Ztschr., II. Heft, S. 279.
- „ 73 (1897), Ein neuer Ecitongast aus Nord-Carolina (Ecitonusa Schmitti). — Deutsch. Ent. Ztschr., II. Heft, S. 280—282 u. Taf. II, Fig. 4.
- „ 74 (1897), Ein neues myrmecophiles Silphidengenus aus Costarica (Lomechon Alfaroi). — Deutsch. Ent. Ztschr., II. Heft, S. 283—285 u. Taf. II, Fig. 5.
- „ 75 (1897), Zur Biologie und Morphologie der Lomechusa-Gruppe. — Zool. Anzeig., Nr. 546, S. 463—471. (Fütterung der Lomechusa-Larven durch die Ameisen mit gefärbtem Zucker.)
- „ 76 (1897), Die Familie der Paussiden. — Stimmen a. Maria-Laach, 53. Bd., Heft 9 u. 10, S. 400—411 u. 520—536.
- „ 79 (1898), Über Novoclaviger und Fustigerodes. — Wien. Ent. Ztg., XVII, III. Heft, S. 96—99.
- „ 80 (1898), Eine neue dorylophile Tachyporinengattung aus Südafrika. — Wien. Ent. Ztg., XVII, III. Heft, S. 101—103 mit 4 Textfig. (Doryloxenus n. g., gehört zu den Pygosteninae Fauvels!)

Wasmann, Erich.

- Nr. 82 (1898), Ein neuer Claviger (Handmanni) aus Bosnien. — Wien. Ent. Ztg., XVII, IV. u. V. Heft, S. 135.
- „ 83 (1898), Erster Nachtrag zu den Ameisengästen von Holländisch-Limburg, mit biologischen Notizen. — Tijdschr. v. Entom., XLI, S. 1—18. (S. 2 Übergang von *Lomechusa* von *sanguinea* zu *rufa* und Pseudogynenerziehung bei letzterer.)
- „ 85 (1898), Die Gäste der Ameisen und der Termiten. — Illustr. Ztschr. f. Ent. III, Heft 10—16, mit 1 Taf.; separ. 21 S. (Anpassungscharaktere, besonders der Symphilen.)
- „ 87 (1898 u. 1899), Zur Kenntnis der Myrmecophilen und Ameisen von Bosnien. — Glaznik zem mureja (serbisch), Serajewo 1898, X, 2. u. 3. Heft, S. 219—225. Wissenschaftl. Mittel. aus Bosnien u. d. Herzegowina 1899, VI., S. 767—772 mit 2 Textfig.
- „ 89 (1898), Über die Gäste von *Tetramorium caespitum*, sowie über einige andere Myrmecophilen. — Versl. d. 53. Somervergad. Ned. Ent. Ver., Tijdschr. v. Ent., XLI, S. 60—65. (S. 64 ff. Bericht über die Statistik der *sanguinea*-Kolonien bei Exaten bezüglich der *Lomechusa*-Pseudogynentheorie.)
- „ 90 (1898), *Thorictus Foreli* als Ektoparasit der Ameisenfühler. — Zool. Anzeig., Nr. 564, S. 435.
- „ 91 (1898), Zur Lebensweise von *Thorictus Foreli*, mit einem anatomischen Anhang und einer Tafel. — Natur u. Offenb. XLIV, Heft 8, S. 466—478.
- „ 94 (1898), Nochmals *Thorictus Foreli* als Ektoparasit der Ameisenfühler. — Zool. Anzeig., Nr. 570, S. 536—546.
- „ 95 (1899), Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. Stuttgart, 134 S. Fol. mit 3 Taf. — Zoologica, Heft 26. (S. 122—125 über Stammesentwicklung der Symphilie.)
- „ 97 (1899), G. D. Havilands Beobachtungen über die Termitophilie von *Rhopalomelus angusticollis* Boh. — Verh. Zool. Bot. Ges. Wien, Heft 4, S. 245—249.
- „ 98 (1898), Neue Paussiden, mit einem biologischen Nachtrag. — Not. Leyden Mus., XXI, Note V, S. 33—52 mit 2 Taf.
- „ 99 (1899), Neue Termitophilen und Myrmecophilen aus Indien. — Deutsch. Ent. Ztschr., Heft I, S. 145—169 mit 2 Taf. (*Termitodiscus*, *Corythoderus*, *Chaetopisthes* usw.)
- „ 100 (1899), Ein neues myrmecophiles Curculionidengenus aus der Kapkolonie (*Myrmecolixus*). — Deutsch. Ent. Ztschr., Heft I, S. 170—171 u. Taf. II, Fig. 7.
- „ 101 (1899), Ein neues (termitophiles?) Tenebrionidengenus aus Kamerun (*Pogonoxenus*). — Deutsch. Ent. Ztschr., Heft I, S. 172—173 u. Taf. II, Fig. 8.
- „ 102 (1899), Eine neue dorylophile Myrmedonia aus der Kapkolonie, mit einigen anderen Notizen über Dorylinengäste. — Deutsch. Ent. Ztschr., Heft I, S. 174—177.
- „ 103 (1899), Ein neues physogastres Aleocharinengenus aus der Kapkolonie. — Deutsch. Ent. Ztschr., Heft I, S. 178—179 u. Taf. II, Fig. 9.
- „ 105 (1899), Weitere Nachträge zum Verzeichnis der Ameisengäste von Holländisch Limburg. — Tijdschr. v. Entom. XLII, S. 158—171. (S. 159 f. *Atemeles pubicollis* und die Pseudogynen von *F. rufa*.)
- „ 106 (1899), Ein neuer *Termitodiscus* aus Natal. — Deutsch. Ent. Ztschr., Heft II, S. 401—402.
- „ 107 (1899), Zwei neue *Lobopelta*-Gäste aus Südafrika. — Deutsch. Ent. Ztschr., Heft II, S. 403—404.

Wasmann, Erich.

- Nr. **108** (1899), Zwei neue myrmecophila Philusina-Arten aus Südafrika. — Deutsch. Ent. Ztschr., Heft II, S. 405—406.
- „ **109** (1899), Über *Atemeles pubicollis* und die Pseudogynen von *Formica rufa* L. — Deutsch. Ent. Ztschr., Heft II, S. 407—409.
- „ **110** (1899), Ein neuer Gast von *Eciton carolinense* (*Ecitonusa* Foreli). — Deutsch. Ent. Ztschr., Heft II, S. 409—410. (S. 410 *Xenodusa cava* Lec. var. *major* n. var.)
- „ **111** (1900), Zur Kenntnis der termitophilen und myrmecophilen Cetoniden Südafrikas. — Illustr. Ztschr. f. Entom. V, Nr. 5 u. 6 mit 1 Taf.
- „ **113** (1900), *Termitoxenia*, ein neues flügelloses physogastres Dipterengenus aus Termitennestern, I. Teil. Äußere Morphologie und Biologie. — Ztschr. wiss. Zool., LXVII, Heft 4, S. 599—617 mit 1 Taf.
- „ **114** (1900), Neue Dorylinengäste aus dem neotropischen und dem aethiopischen Faunengebiet. — Zool. Jahrb. System., XIV, Heft 3, S. 215—289 mit 2 Taf.
- „ **115** (1901), Zur Lebensweise der Ameisengrillen (*Myrmecophila*). — Natur u. Offenb. LVII, Heft 3, S. 129—152.
- „ **116** (1901), Zwei neue *Liometopum*-Gäste aus Colorado. — Wien. Ent. Ztg., Heft 7, S. 145—147. (*Dinardilla* und *Apteronina*.)
- „ **118** (1901), Gibt es tatsächlich Arten, die heute noch in der Stammesentwicklung begriffen sind? Zugleich mit allgemeineren Bemerkungen über die Entwicklung der Myrmecophilie und Termitophilie und über das Wesen der Symphilie. — Biol. Zentralbl. XXI, Nr. 22 u. 23, S. 689—711 u. 737—752.
- „ **119** (1901), *Termitoxenia*, ein neues flügelloses, physogastres Dipterengenus aus Termitennestern, II. Teil, Nachtrag zum systematischen und biologischen Teile. — Ztschr. wiss. Zool. LXX, Heft 2, S. 289—298.
- „ **120** (1901—1902), Neues über die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen. — Allg. Ztschr. Entom., VI (1901), Nr. 23 u. 24; VII (1902), Nr. 1—21.
- „ **121** (1902), Zur Kenntnis der myrmecophilen *Antennophorus* und anderer, auf Ameisen und Termiten reitender Acarinen. — Zool. Anzeig. XXV, Nr. 661, S. 66—76.
- „ **124** (1902), Zur näheren Kenntnis der termitophilen Dipterengattung *Termitoxenia*. — Verh. V. Intern. Zoologenkongreß, Berlin 1901, S. 852—872 mit 1 phot. Taf.
- „ **127** (1902), *Species novae Insectorum termitophilorum ex America meridionali*. — Tijdschr. v. Entom., XLV, S. 95—107 mit 1 Taf.
- „ **128** (1902), *Spesies novae Insectorum termitophilorum, a Dr. F. Silvestri in America meridionali inventae*. — Boll. Mus. Torino, XVII, Nr. 427, S. 1—6 separ.
- „ **129** (1902), Termiten, Termitophilen und Myrmecophilen, gesammelt auf Ceylon von Dr. W. Horn, mit anderem ostindischen Material bearbeitet. — Zool. Jahrb. Systemat. XVII, Heft 1, S. 99—164 mit 2 Taf.
- „ **130** (1902), Biologische und phylogenetische Bemerkungen über die Dorylinengäste der alten und der neuen Welt, mit spezieller Berücksichtigung ihrer Konvergenzerscheinungen. — Verh. Deutsch. Zool. Ges. S. 86—98 mit 1 Taf.
- „ **131** (1902), Neue Bestätigungen der *Lomechusa*-Pseudogynen-Theorie. — Verh. Deutsch. Zool. Ges., S. 98—108 mit 1 Taf.
- „ **134** (1903), Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses (*Symphilie*) bei den Ameisengästen und Termitengästen. — Biol. Zentralbl., XXIII, Nr. 2 5, 6, 7, 8 mit 24 Textfig.

Wasmann, Erich.

- Nr. 135 (1903), Zum Mimikrytypus der Dorylinengäste. — Zool. Anzeig. XXVI, Nr. 704, S. 581—590.
- „ 136 (1903), Zur Brutpflege der blutroten Raubameise (*F. sanguinea* Ltr.). — Insektenbörse XX, Nr. 35, S. 275—276. (Mit besonderer Berücksichtigung der pseudogynenhaltigen Kolonien.)
- „ 137 (1903), Die Thorakalanhänge der Termitoxeniidae, ihr Bau, ihre imaginale Entwicklung und phylogenetische Bedeutung. — Verh. Deutsch. Zool. Ges., S. 113—120 mit 2 Taf.
- „ 138 (1904), Zur Kenntnis der Gäste der Treiberameisen und ihrer Wirte am oberen Congo, nach den Sammlungen und Beobachtungen von P. Hermann Kohl S. C. J. bearbeitet. — Zool. Jahrb. Suppl. VII, Festschrift für Weismann, S. 611—682 mit 3 Taf.
- „ 139 (1904), Termitophilen aus dem Sudan. Upsala 1904, 8^o, 21 S. mit 1 Taf. — Results of the Swedish Zoological Expedition to Egypt and the White Nile 1901, under the direction of L. A. Jägerskiöld, Nr. 13.
- „ 140 (1904), Ein neuer *Atemeles* (*pratensoides*) aus Luxemburg. — Deutsch. Entom. Ztschr., Heft I, S. 9—11.
- „ 141 (1904), Zur Kontroverse über die psychischen Fähigkeiten der Tiere, insbesondere der Ameisen. — Natur und Schule III, Heft 1—3, (S. 82 ff. über die fremd-dienliche Pflege der *Lomechusini* durch die Ameisen.)
- „ 142 (1904), Neue Beiträge zur Kenntnis der Paussiden, mit biologischen und phylogenetischen Bemerkungen. — Notes Leyden Mus. XXV, Note I, S. 1—82 mit 6 phot. Taf. Berichtigungen S. 110.
- „ 145 (1904), Die phylogenetische Umbildung ostindischer Ameisengäste in Termitengäste. C. R. VI. Congr. Intern. Zool. Berne, S. 436—448 mit 1 Taf.
- „ 146 (1905), Ursprung und Entwicklung der Sklaverei bei den Ameisen. — Biol. Zentralbl. XXV, Nr. 4—9. (Beobachtungen u. Versuche über *Atemeles* u. *Lomechusa* u. deren Larven, S. 132 ff.)
- „ 147 (1905), Ameisenarbeiterinnen als Ersatzköniginnen. — Mitt. Schweiz. Ent. Ges. XI, Heft 2, S. 67—70. (S. 69 über Entstehung der Pseudogynen durch pathologische Aberration des Brutpflegeinstinktes.)
- „ 148 (1905), Zur Lebensweise einiger in- und ausländischer Ameisengäste. — Ztschr. wissensch. Insektenbiol. I, Heft 8—10.
- „ 149 (1906), Zur Lebensweise von *Atemeles pratensoides*. — Ztschr. wissensch. Insektenbiol. II, Heft 1—2. (Mit neuen Versuchen über die internationalen Beziehungen der *Atemeles*-Arten.)
- „ 150 (1906), Versuche mit einem brasilianischen Ameisennest in Holland. — Tijdschr. v. Entom. XLVIII, S. 1—12. (Beziehungen von *Claviger testaceus* usw. zu *Cremastogaster sulcata*.)
- „ 151 (1905), *Termitusa*, nouveau genre d'Aléochariens termitophiles. — Rev. d'Ent. (Fauvel) XXV, Nr. 8 u. 9, S. 199—200.
- „ 154 (1906), Beispiele rezenter Artenbildung bei Ameisengästen und Termitengästen. — Festschr. f. Rosenthal, Leipzig, S. 43—58; Biol. Zentralbl. XXVI, Nr. 17—18, S. 565—580. (2. Zur Entwicklung der *Lomechusini*.)
- „ 157 (1906), Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie. 3. Aufl., Freiburg i. Br., 8^o, 530 u. XXX S. mit 7 Taf. u. 54 Textfig. (Im X. Kap. „Konstanztheorie oder Deszendenztheorie“ S. 313—342 zahlreiche Beiträge zur Stammesgeschichte der Myrmecophilen u. Termitophilen.)

Wasmann, Erich.

- Nr. 158 (1907), Sur les nids des Fourmis migrantes (Eciton et Anomma). — Atti Pontif. Accad. Rom. d. Nuovi Lincei LX, Sess. VII, S. 224—229.
- „ 159 (1907), Über einige afrikanische Paussiden, mit Beschreibung zweier neuer Paussus. — Deutsch. Ent. Ztschr., Heft II, S. 147—153 mit 1 phot. Taf.
- „ 160 (1907), Über einige Paussiden des Deutschen Entomologischen Nationalmuseums. — Deutsch. Ent. Ztschr., Heft VI, S. 561—566.
- „ 161 (1908), Zur Kastenbildung und Systematik der Termiten. — Biol. Zentralbl. XXVIII, Nr. 3, S. 68—73. (S. 70 Bemerkungen zur Lomechusa-Pseudogynen-Theorie.)
- „ 162 (1908), Weitere Beiträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen. — Biol. Zentralbl. XXVIII, Nr. 8—13; Nachtrag Nr. 22. (Enthält namentlich in Teil 1 u. 2 zahlreiche Beobachtungen und Versuche über Lomechusini und deren Larven.)
- „ 164 (1909), Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. Mit einem Ausblick auf die vergleichende Tierpsychologie. 2. Anfl., Stuttgart, Fol. 190 u. 11 S. mit 5 Taf. (Kap. VI über Mimikry bei Ameisengästen, besonders bei dorylophilen Staphyliniden. In Kap. VI, VIII, X u. XI zahlreiche Beobachtungen und Versuche über Lomechusini.)
- „ 165 (1908), Myrmecchusa, eine neue Gattung zwischen Myrmedonia und Lomechusa. — Ann. Mus. Civ. Genova XLIV, S. 38—42 mit 5 Textfig.
- „ 166 (1908), Termitophilen. Ein neues termitophiles Staphylinidengenus (Termitotelus Schultzei) nebst anderen Bemerkungen über die Gäste von Hodotermes. Mit 1 Taf. — L. Schultze, Forschungsreise im westlichen und zentralen Südafrika 1903—1905, I, S. 239—243; Denkschr. mediz.-naturw. Ges. Jena XIII, S. 441 bis 445 u. Taf. XXIIa.
- „ 168 (1909), Zur Kenntnis der Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg, III. Teil. — Arch. trim. Inst. Grand-ducal IV, Fasc. 3 u. 4, S. 1—114 mit 5 phot. Taf. Separ. Luxemburg. (Statistik der sanguinea-Kolonien bei Luxemburg, Versuche zur Lomechusa-Pseudogynen-Theorie usw.)
- „ 169 (1909), Die progressive Artbildung und die Dinarda-Formen. — Natur und Offenb. LV, Heft 6, S. 321—346 mit 2 Textfig.
- „ 170 (1909), Über den Ursprung des sozialen Parasitismus, der Sklaverei und der Myrmecophilie bei den Ameisen. — Biol. Zentralbl. XXIX, Nr. 19—22, mit 2 Textfig.
- „ 171 (1909), Myrmecosaurus, ein neues myrmecophiles Staphylinidengenus. — Zool. Anzeig. XXXIV, Nr. 24—25, S. 765—768 mit 3 Textfig.
- „ 173 (1910), Über das Wesen und den Ursprung der Symphilie. — Biol. Zentralbl. XXX, Nr. 3—5.
- „ 174 (1910), Über Staphylinus-Arten als Ameisenräuber. — Ztschr. wissensch. Insektenbiol. XV, Heft 1—2.
- „ 175 (1910), Nils Holmgrens neue Termitenstudien und seine Exsudattheorie. — Biol. Zentralbl. XXX, Nr. 9, S. 303—310.
- „ 177 (1910), Nachträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen. Biol. Zentralbl. XXX, Nr. 13—15.
- „ 179 (1910), Die Anpassungscharaktere der Ateoteles. Mit einer Übersicht über die mitteleuropäischen Verwandten von *At. paradoxus*. — Extr. I. Congr. Intern. d'Entom. Bruxelles, S. 265—272.

Wasmann, Erich.

- Nr. 180 (1910), Die Doppelwirtigkeit der Ateomes. — Deutsch. Entom. Nationalbibl. I, Nr. 7 u. 8, S. 55—56, 62—64; separ. 11 S. mit 1 Tabelle. (s. auch H. Schmitz, 1910.)
- „ 181 (1911), *Ateomes sculus* Rottbg und seine Verwandten. — Deutsch. Ent. Ztschr., Heft I, S. 39—43.
- „ 182 (1910), Zur Kenntnis der Gattung *Pleuropterus* und anderer Paussiden. — Ann. Soc. Ent. Belg. LIV, Nr. XI, S. 392—402 mit 4 Textfig.
- „ 183 (1911), Gibt es erbliche Instinktmodifikationen im Verhalten der Ameisen gegenüber ihren Gästen? — Zool. Anzeig. XXXVII, Nr. 1, S. 7—18.
- „ 184 (1910), Die Ameisen und ihre Gäste. — Extr. I. Congr. Intern. d'Entom. Bruxelles, II. part., S. 209—234 mit 6 phot. Taf. (S. 221 ff. über *Symphilie*.)
- „ 185 (1911), Termitophile Coleopteren aus Ceylon. — Sep. aus Escherich, Termitenleben auf Ceylon, S. 231—232.
- „ 186 (1911), Selbstbiographie einer *Lomechusa*, 2. Aufl. — *Urania* (Wien) IV, Nr. 33, S. 563—573 mit 3 Textfig. (Die Figuren sind von der Druckerei schief gestellt.)
- „ 187 (1911), Ein neuer *Paussus* (Escherichi) aus Ceylon, mit einer Übersicht über die Paussidenwirte. — *Tijdschr. v. Entom.* LIV, 3. u. 4. Lief., S. 195—207 mit 1 Taf.
- „ 188 (1911), Zur Kenntnis der Termiten und Termitengäste vom belgischen Congo. — *Rev. Zool. Afric.* I, Fasc. 1—2, S. 91—117, 145—176 mit 8 phot. Taf.
- „ 189 (1911), K. Escherichs „Termitenleben auf Ceylon“. — *Biol. Zentralbl.* XXXI, Nr. 13 u. 14, S. 394—412, 425—434. (S. 401 ff. Gäste von *Odontotermes obesus* in Vorderindien.)
- „ 190 (1911), Über Myrmecophilen und deren Anpassungserscheinungen. — *Versl. Ned. Ent. Ver.* 66. Somerverg. (*Tijdschr. v. Ent.* LIV), S. XXXV—XXXVIII.
- „ 191 (1911), Tabelle der Termitophya- und der *Xenogaster*-Arten. — *Zool. Anzeig.* XXXVIII, Nr. 18—19, S. 428—429. (Die biologischen Wirtsangaben und Beobachtungen stammen von N. Holmgren.)
- „ 192 (1912), Neue Beiträge zur Kenntnis der Termitophilen und Myrmecophilen. — *Ztschr. wiss. Zool.* CI, Heft 1—2, S. 70—115 mit 3 phot. Taf.
- „ 193 (1912), Neue *Anomma*-Gäste aus Deutsch-Ost-Afrika. — *Ent. Rundschau* XXIX, Nr. 6, S. 41—43.
- „ 194 (1912), *Mimanomma spectrum*, ein neuer Dorylinengast des extremsten Mimikrytypus. — *Zool. Anzeig.* XXXIX, Nr. 15—16, S. 473—481, mit 8 Textfig.
- „ 195 (1912), Zwei neue Paussiden und ein neuer *Rhysopaussine* aus Niederl. Indien. — *Tijdschr. v. Entom.* LV, Lief. 4, S. 255—262 mit 1 Taf.
- „ 196 (1912), Das Seelenleben der Ameisen (Vortrag auf der 51. Vers. deutscher Philologen und Schulmänner, Posen, 5. Oct. 1911). — *Unterrichtsbl. f. Mathem. u. Naturw.* Nr. 3, separ. 11 S. mit 8 Textfig.
- „ 197 (1912), H. Sauters *Formosa*-Ausbeute. *Paussidae* (Col.). — *Supplem. Entom.* Nr. I, S. 1—4 mit 1 Taf.
- „ 198 (1913), Revision der *Termitoxeniinae* von Ostindien und Ceylon. — *Ann. Soc. Ent. Belg.* LVII, Nr. I, S. 16—22 mit 2 Textfig.
- „ 199 (1912), Neue Beispiele der Umbildung von Dorylinengästen zu Termitengästen. — *Verh. Ges. Deutsch. Naturf. u. Ärzte*, II. Teil, 1. Hälfte, S. 254—257.
- „ 202 (1913), Gäste von *Eciton praedator* Sm. aus dem Staate *Espirito Santo* (Südbrasil.). — *Entom. Mitteil.* (Berlin) II, Nr. 12, S. 376—380.

Wasmann, Erich.

- Nr. **203** (1913), Ein neuer *Paussus* aus Südindien, mit Bemerkungen zur Stammesgeschichte der *Paussiden*. — Entom. Mitteil. (Berlin) II, Nr. 12, S. 381—383.
- „ **204** (1913), The ants and their guests. — Smithsonian Report for 1912, S. 455—474 mit 10 phot. Taf. (Publication 2210). (Erweiterte Übersetzung von Nr. **184**.)
- „ **205** (1915), Neue Beiträge zur Biologie von *Lomechusa* und *Atemeles*, mit kritischen Bemerkungen über das echte Gastverhältnis. — Ztschr. wissensch. Zool. CXIV, Heft 2, S. 233—402 mit 1 statist. Karte u. 2 phot. Doppeltaf. (I. Kritische Bemerkungen zu K. H. Chr. Jordans Arbeit. II. Kritische Beiträge zur Lebensweise, Fortpflanzung und Entwicklung von *Lomechusa* und *Atemeles*: A. Aus der Geschichte der *sanguinea*-Kolonien von Exaten. B. Untersuchungen über Viviparität oder Ovoviviparität. C. Übersicht über die Entwicklungsstadien.)
- „ **206** (1915), Zwei für Holland neue Ameisen, mit anderen Bemerkungen über Ameisen und deren Gäste aus Süd-Limburg. — Tijdschr. v. Entom. LVIII, 1. u. 2. Lief., S. 150—162.
- „ **207** (1916), Wissenschaftliche Ergebnisse einer Forschungsreise nach Ostindien. V. Termitophile und myrmecophile Coleopteren, gesammelt von Prof. Dr. v. Butteler-Reepen 1911—1912. — Zool. Jahrb. System XXXIX, Heft 2, S. 169—210 mit 2 Doppeltaf.
- „ **208** (1915), Über Ameisenkolonien mit Mendelscher Mischung. — Biol. Zentralbl. XXXV, Nr. 3, S. 113—127.
- „ **209** (1915), Luxemburger Ameisenkolonien mit Mendelscher Mischung. — (Separ. aus Festschr. Ver. Luxemb. Naturfreunde S. 87—101.
- „ **210** (1915), Das Gesellschaftsleben der Ameisen. Das Zusammenleben von Ameisen verschiedener Arten und von Ameisen und Termiten. Gesammelte Beiträge zur sozialen Symbiose bei den Ameisen. I. Bd, Münster i. W., 413 u. XVIII S. mit 7 Taf. u. 16 Textfig. (Enthält auch viele Beobachtungen über Ameisengäste.)
- „ **211** (1915), Revision der Gattung *Aenictonia* Wasm. — Entom. Mitteil. (Berlin) IV, Nr. 1—3, S. 26—35 mit 1 phot. Taf.
- „ **212** (1915), Eine neue *Pseudomyrma* aus der Ochsenhorndornakazie in Mexiko, mit Bemerkungen über Ameisen in Akaziendornen und ihre Gäste. Ein kritischer Beitrag zur Pflanzenmyrmecophilie. — Tijdschr. v. Entom. LVIII, Lief. 3—4, S. 296—325 mit 4 phot. Taf.
- „ **213** (1915), Erster Nachtrag zur Revision der Gattung *Aenictonia* Wasm., nebst einer Revision der Gattung *Dorylopora* Wasm. — Entom. Mitteil. (Berlin) IV, Nr. 7—9, S. 202—205.
- „ **214** (1915), Zweiter Nachtrag zur Revision der Gattung *Aenictonia* Wasm. — Ent. Mitteil. (Berlin) IV, Nr. 10—12, S. 289—290.
- „ **215** (1915), *Anergatides* Kohli, eine neue arbeiterlose Schmarotzermiese vom oberen Congo. — Ent. Mitteil. (Berlin) IV, Nr. 10—12, S. 279—288 mit 2 phot. Taf.
- „ **216** (1915), Viviparität und Entwicklung von *Lomechusa* und *Atemeles*. — Wien. Ent. Ztg. XXXIV, Heft VIII—X (Festschrift für Reitter), S. 382—393. (Bildet eine Ergänzung zu Nr. **205**.)
- „ **217** (1916). Neue dorylophile Staphyliniden Afrikas. — Entom. Mitteil. (Berlin) V, Nr. 1—4 u. 5—8, S. 92—109 u. 135—147 mit 1 phot. Taf.
- „ **218** (1917), Neue Anpassungstypen bei Dorylinengästen Afrikas (Col. Staphylinidae). — Ztschr. wissensch. Zool. CXVII, Heft 2, S. 257—360 mit 4 phot. Doppeltaf.

Wasmann, Erich.

- Nr. 219 (1915), Nachtrag zum Mendelismus bei Ameisen. — Biol. Zentralbl. XXXV, Nr. 12, S. 561—564. (Nachtrag zu Nr. 208).
- „ 220 (1915), Nachtrag zu „Eine neue Pseudomyrma aus der Ochsenhornornakazie in Mexiko“. — Tijdschr. v. Entom. LVIII, Supplem. S. 123—131. (Nachtrag zu Nr. 212.)
- „ 221 (1917), Die Ausbreitung der argentinischen Ameise in der Kapkolonie und ihr Einfluß auf die einheimische Ameisenfauna. — Entom. Mitteil. (Berlin) VI, Nr. 4—6, S. 184—186.
- „ 222 (1917), Myrmecophile und termitophile Coleopteren aus Ostindien, gesammelt von P. J. Assmuth und J. B. Corporaal. I. Paussidae und Clavigerinae. — Tijdschr. v. Entom. LX, Lief. 3—4, S. 382—408 mit 3 phot. Taf.
- „ 223 (1918), Myrmecophile und termitophile Coleopteren aus Ostindien, hauptsächlich gesammelt von P. J. Assmuth. II. Scarabaeidae. — Wien. Ent. Ztg. XXXVII, Heft I—III, S. 1—23 mit 3 phot. Taf.
- „ 224 (1918), Die Histeridae der Genera Insectorum von Heinr. Bickhardt. — Entom. Blätter, XIV, Heft 1—3, S. 37—41. (Mit Ergänzungen zu den myrmecophilen und termitophilen Arten.)
- „ 225 (1919), Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Zentral-Afrika-Expedition 1907—1908, unter Führung Adolf Friedrichs, Herzogs zu Mecklenburg: Paussiden. — Tijdschr. v. Entom. LXII, Lief. 3—4, S. 109—130 mit 2 phot. Taf. (Mit einem neuen System der Paussiden.)
- „ 225 a (1918), Neue Paussiden aus Zentral- und Südwest-Afrika. — Neue Beitr. z. system. Insektenk. I. Nr. 14, S. 111—112 (Ztschr. f. wissensch. Insektenbiol. XIV, Heft 9—10). (Beschreibung der neuen Arten zu Nr. 225.)
- „ 226 (1918), Über *Solenopsis geminata saevissima* und ihre Gäste. — Entom. Blätter XIV, Heft 1—3, S. 69—75.
- „ 227 (1918), Über die von v. Rothkirch 1912 in Kamerun gesammelten Myrmecophilen. — Entom. Mitteil. (Berlin) VII, Nr. 7—9, S. 135—149 mit 1 phot. Taf.
- „ 228 (1918), Über *Pleuropterus Dohrni* Rits. und *Lujae* Wasm. und die Larve von *Pleuropterus Dohrni*. — Tijdschr. v. Entom. LXI, Lief. 1—2, S. 76—87 mit 1 phot. Taf.
- „ 229 (1918), Bemerkungen zur neuen Auflage von K. Escherich „Die Ameise“. — Biol. Zentralbl. XXXVIII, Nr. 3, S. 116—129. (Referat über Escherich 1917.)
- „ 230 (1918), Zur Lebensweise und Fortpflanzung von *Pseudacteon formicarum* Verr. — Biol. Zentralbl. XXXVIII, Nr. 7, S. 317—329; Nachtrag Nr. 10, S. 456.
- „ 231 (1918), Übersicht der myrmecophilen Paederinengattung *Myrmecosaurus* Wasm. (Staphylinidae). — Entom. Blätter, XIV, Heft 7—9, S. 210—214 mit 1 Textfig.
- „ 232 (1918), *Lebioderus Goryi* Westw. var. *bicolor* Wasm. nov. var. — Zool. Mededeel. Rijks Mus. Leiden IV, Lief. 4, S. 251—253.
- „ 233 (1918), Die Kriege bei den Ameisen. Vortrag gehalten für die internierten deutschen Offiziere und Unteroffiziere in Zutphen (Holland) am 1. Juli 1918. — Deutsche Zeitung (Haag) (2) Nr. 4, S. 8—19 mit 6 Textfig.

[B. Aus anderen Arbeiten über Ameisen und Tierpsychologie.]

- 1884, Der Trichterwickler, eine naturwissenschaftliche Studie über den Tierinstinkt. Münster i. W. 8°, 266 u. IV S. mit 2 Taf.
- 1890, Über die verschiedenen Zwischenformen zwischen Weibchen und Arbeiterin bei den Ameisen. — Stett. Ent. Ztg., S. 300—309.

Wasmann, Erich.

- 1891, Über Parthenogenesis bei Ameisen durch künstliche Temperaturverhältnisse. — Biol. Zentralbl. XI, Nr. 1, S. 21—22.
- 1891a, Zur Frage nach dem Gehörsvermögen der Ameisen. — Biol. Zentralbl. XI, Nr. 1, S. 26—27.
- 1898, Eine neue Reflextheorie des Ameisenlebens. — Biol. Zentralbl. XVIII, Nr. 15, S. 577—588. (Siehe auch unter den Arbeiten über Myrmecophilen Nr. **95** u. **164**.)
- 1899, *Lasius fuliginosus* als Raubameise. — Zool. Anzeig. XXII, Nr. 580, S. 85—87.
- 1900, Einige Bemerkungen zur vergleichenden Psychologie und Sinnesphysiologie. — Biol. Zentralbl. XX, Nr. 10, S. 341—348.
- 1901, Nervenphysiologie und Tierpsychologie. — Biol. Zentralbl. XXI, Nr. 1, S. 23—31.
- 1901a, Zum Orientierungsvermögen der Ameisen. — Allg. Ztschr. f. Entom. VI, Nr. 2 u. 3, S. 19ff., 41ff.
- 1903, Die monistische Identitätstheorie und die vergleichende Psychologie. — Biol. Zentralbl. XXIII, Nr. 16 u. 17, S. 545—556.
- 1905, Beobachtungen über *Polyrhachis dives* auf Java, die ihre Larven zum Spinnen der Nester benutzt. — Not. Leyden Mus. XXV, Note IX, S. 133—140.
- 1907, Der Kampf um das Entwicklungsproblem in Berlin. Freiburg i. B., 8°, 162 u. XII S.
- 1910, Zur Verfertigung der Gespinstnester von *Polyrhachis bicolor* Sm. auf Java, von Edw. Jacobson, mitgeteilt von E. Wasmann. — Not. Leyden Mus. XXX, Note VIII, S. 63—67 mit 1 Taf.
- 1915, Nils Holmgrens Termitenstudien IV. — Biol. Zentralbl. XXXV, Nr. 8 u. 9, S. 379—385. (Bemerkungen über die Stammesgeschichte der Termiten.)

Wasmann E. und Holmgren N. siehe Wasmann Nr. **191**.

Wheeler, William Morton, 1900, A study of some Texan Ponerinae. — Biol. Bull. II, Nr. 1, S. 1—31.

- 1900a, The habits of *Ponera* and *Stigmatomma*. — Biol. Bull. II, Nr. 2, S. 43—69.
- 1901, The compound and mixed nests of American ants. — Amer. Natural. XXXV, Nr. 414—418; S. 431—448, 513—539, 701—724, 791—818.
- 1901a, The parasitic origin of *Macroergates* among ants. — Amer. Natural. XXXV, Nr. 419, S. 877—886.
- 1901b, An extraordinary ant guest. — Amer. Natural. XXXV, Nr. 420, S. 1007 bis 1016.
- 1903, Ethological observations on an American ant (*Leptothorax Emersoni* Wheel.). — Journ. Psychol. u. Neurol. II, Heft 1 u. 2, S. 70—83.
- 1903a, The origin of female and worker ants from the eggs of parthenogenetic workers. — Science, n. s. XVIII, Nr. 469, S. 830—833.
- 1905, Worker*ants with vestiges of wings. — Amer. Mus. Nat. Hist. XXI, S. 405—408 mit 1 Taf.
- 1907, The Polymorphism of ants, with an account of some singular abnormalities due to parasitism. — Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. XXIII, S. 1—93 mit 6 Taf. (S. 2—18 über *Orasema*; S. 35—43 über *Xenodusa*).
- 1907a, Notes on a new guest ant, *Leptothorax glacialis*, and the varieties of *Myrmica brevinodis* Em. — Bull. Wisc. Nat. Hist. Soc. V, Nr. 2, S. 70—83.
- 1910, Two new myrmecophilous mites of the genus *Antennophorus*. — Psyche XVII, Nr. 1, S. 1—6 mit 2 Taf.

- Wheeler, William Morton, 1910a, Ants, their, structure, development and behavior. — New York, Columbia Univ. Press, 8^o, 663 S. mit 286 Textfig. (Über individuelle u. soziale Symbiose Kap. 19 u. 21—27.)
- 1910b, The effects of parasitic and other kinds of castration in Insects. — Journ. Experim. Zool. VIII, Nr. 4, S. 377—438 mit 8 Textfig.
- 1911, Notes on the myrmecophilous beetles of the genus *Xenodusa*, with a description of the larva of *Xenodusa cava* Lec. — Journ. New York Ent. Soc. XIX, Nr. 3, S. 163—169 mit 1 Textfig.
- 1911a, The ant-colony as an organism. — Journ. Morph. XXII, Nr. 2, S. 307—325 (S. 315ff. über den Einfluß der *Lomechusini* auf die Pseudogynen-Erziehung.)
- 1911b, Insect parasitism and its peculiarities. — Popul. Science monthl. S. 431—449.
- 1914, The ants of the baltic amber. — Schrift. Physik.-oekon. Ges. Königsberg LV, 142 S. mit 66 Textfig.
- 1917, The mountain ants of Western North-America. — Proc. Amer. Acad. Arts & Sc. LII, Nr. 8, S. 457—569.
- 1917a, The phylogenetic development of subapterous and apterous castes in the Formicidae. — Proc. Nation. Acad. Sc. III, S. 109—117 mit 3 Textfig. (S. 115 Einflüsse von *Mermis* und *Lomechusini*.)
- 1918, A study of some ant larvae, with a consideration on the origin and meaning of the social habit among Insects. — Proc. Amer. Philos. Soc. LVII, Nr. 4, S. 293—343 mit 12 Textfig. (Aufstellung des Begriffs der Trophallaxis und Verwechslung desselben mit der Symphylie. Siehe meine Kritik in vorliegender Arbeit.)
- Wickham, Henry Fr., 1892, Notes on some myrmecophilous Coleoptera. — Psyche VI, S. 321—323. (*Lomechusa cava* S. 321.)
- 1894, Further notes on Coleoptera found with ants. — Psyche VII, S. 79—81. (*Lomechusa cava* S. 80.)
- 1896, On Coleoptera found with ants. Third paper. — Psyche VII, S. 370—372. (*Lomechusa cava* S. 371.)
- 1912, A report of some recent collections of fossil Coleoptera from the Miocene shales of Florissant. — Bull. Univ. Iowa, Lab. Nat. Hist. VI, Nr. 3, 38 S. separ. mit 8 Taf.
- Ziegler, Heinrich Ernst, 1910, Der Begriff des Instinktes einst und jetzt. 2. Aufl. Jena, 8^o, 112 u. VII S. mit 2 Doppeltaf.

Alphabetisches Sachregister

- Acarinen, myrmecophile und termitophile 3; s. auch *Antennophorus*.
- Adoptionsinstinkt 19; von *Formica* für die *Lomechusini* 74, 97ff., 104ff.; s. auch Symphilie-Instinkt.
- Adoptionskolonien, temporär gemischte: von *Formica exsecta-fusca*, *rufa-fusca*, *pratensis-fusca*, *truncicola-fusca* 44f.
- Aleocharinen, physogastre, termitophile 4, 12, 15, 71, 83, 85, 89; Fütterung aus dem Munde der Wirte 71; starke Entwicklung der Kiefertaster 71; s. auch *Spirachtha*, *Termitomimus*, *Termitomorpha*, *Termitophya*, *Xenogaster*.
- Allodinarda* Wasm. 83.
- Alter, individuelles der Arbeiterinnen von *Formica* 44f.; des Gastverhältnisses der *Lomechusini* 46ff., 57ff.; relatives Alter der Gattungen *Lomechusa*, *Atemeles*, *Xenodusa* 53; wahrscheinlich miocänes Alter von *Atemeles* und *Xenodusa*, früh-tertiäres von *Lomechusa* 55; diluviales Alter von *Atemeles pubicollis* 55; alluviales Alter von Rassen der *pubicollis*-Gruppe 55.
- Amazonenameisen (*Polyergus*), Instinktregulation durch die Sklaven 45f., haben nur Gäste der Sklavenarten 46.
- Ameisengrille s. *Myrmecophila*.
- Ameisenintelligenz, beruht auf Verwechslung der psychologischen Begriffe 88f., 116; Unhaltbarkeit derselben 97, 116, 123.
- Ameisenlarven s. Larven.
- Ameisenpsychologie, moderne V; s. auch Ameisenintelligenz, Instinktregulation, Psychologie
- Amikalselektion 6, 66, 80ff., 86ff., 103ff., 111; Begriff derselben als instinktiver Zuchtwahl 80ff.; Beweise für ihre Existenz, indirekte und direkte 60f., 75, 80f., 86; Wheelers Einwendungen gegen dieselbe 81ff., 87; als hauptsächlich äußere Entwicklungsursache der Symphilie 86—89, 103—105; Verhältnis zur funktionellen Reizwirkung 86, 88f., 103; Verhältnis zu den Symphilie-Instinkten 86, 89, 104; bei den *Lomechusini* 60, 75, 86.
- Amphotis marginata* F., Fütterung durch *Lasius fuliginosus* 71.
- Anommatoxenus* Wasm., Dorylinengast des Trutztypus 83.
- Anomma* Shuck., subgen. von *Dorylus* („Treiberameisen“) 54, 123; Gäste derselben s. *Anommatoxenus*, *Dorylocratus*, *Dorylomimus*, *Doryloceus*, *Mimannomma*, *Myrmecusa*, *Phyllostinarda*, *Pygostenus*, *Sympolemon*, *Trilobitideus*; s. auch Jagdgäste.
- Anomma Wilverthi* Em. 123.
- Anpassungen, der Myrmecophilen und Termitophilen 2, 100; der *Lomechusini* an ihre normalen Wirte 53ff., 57, 59, 64, 66, 79, 100ff.; von *Xenodusa* an *Camponotus* 53, 64, 74, 104; somatisch-psychische Anpassungen der Gäste an ihre Wirte 103; psychische Anpassungen der Wirte an ihre Gäste 103; von *Formica* an ihre Symphilien 72ff., 79, 119ff.; gegenseitige Anpassung zwischen Gast und Wirt in der Symphilie 79, 103ff., 121ff.; Beziehung der Anpassung zu den Genen 130ff.

- Anpassungscharaktere, symphile, Entwicklung derselben 80—89, 103; Vergleich der parasitischen mit den symphilen Anpassungscharakteren 82ff.
- Anpassungsfähigkeit, innere, 82, 131.
- Antennophorus* Hall., Reflektorische Fütterung durch *Lasius* 72.
- Aphaenogaster fulva* Rog. 8.
- Aphidae* als Trophobionten 4, 12; fremddienliche Zweckmäßigkeit in ihren Beziehungen zu den Ameisen 95f.; Pflege ihrer Eier durch *Lasius* 72, 95.
- Aphidiinae* 85; s. auch *Chaetopisthes*, *Corythoderini*.
- Art, Wesen derselben nach der modernen Vererbungslehre 23; Bedeutung der Instinkte für den Artbegriff 23f., 28; engerer und weiterer Artbegriff 23.
- Artenbildung, rezente bei Ameisengästen und Termitengästen 47; bei den *Lomechusini* 47, 53—59; bei *Atemeles* 55; bei der *pubicollis*-Gruppe und deren Rassen 55.
- Arthropoden, myrmecophile und termitophile 1, 102; Zahl derselben 2; biologische Einteilung 2ff.
- Atelura formicaria* Heyd. s. *Lepismina polyypoda*.
- Atemeles* Steph. IV, 1, 6, 11, 13, 23, 41, 48, 51ff., 53—57, 62—78, 80ff., 95, 97ff., 104f., 108ff., 120, 123; Doppelwirtigkeit 41, 48, 51ff., 53ff. (s. auch Doppelwirtigkeit); psychische Initiative 1, 41, 54, 70, 80, 104, 108, 123; internationale Beziehungen IV, 45, 63, 108; relatives Alter s. Alter; gewaltsame Behandlung durch ihre normalen Wirte 75ff., 109.
- Atemeleslarven* s. Larven der *Lomechusini*.
- Atemelespflege bei *Formica* 51, 62, 70, 74ff., 94f., 97ff., 108ff., 123; bei *Myrmica rubra* 51, 62, 70, 77; bei *Myrmica rubida* 63; Pflege ihrer Larven s. Brutpflege, Larvenpflege.
- Atemelesraub durch *Formica* 98.
- Atemelestransport durch *Formica* 98.
- Atemeleszucht s. Brutpflege, Sympylie-Instinkt.
- Atemeles bifoveolatus* Bris. 48.
- *carvus* Lec. 50; var. *hirsuta* Wasm. 50.
- *emarginatus* Payk. IV, 23f., 28, 45, 48, 51ff., 62f., 69, 75, 98, 108.
- *inflatus* Kraatz 48.
- *paradoxus* Grav. IV, 23f., 28, 45, 48, 51ff., 62f., 69, 75, 98, 108.
- *pratensoides* Wasm. 1, 33, 48, 52, 55, 70, 75.
- *pubicollis* Bris. 23, 45, 48, 51, 52, 55.
- *pubicollis*-Gruppe 45, 52, 55, 62, 77.
- *pubicollis* subsp. *Foreli* Wasm. 48, 52, 55.
- *pubicollis* subsp. *truncicoloides* Wasm. 23, 35, 48, 52, 55, 69, 75ff.
- *reflexus* Walk. 50.
- *siculus* Rottbg 48.
- *sinuatus* Sharp 48.
- *Stangei* Reitt. 48.
- (*truncicoloides* s. unter *pubicollis*.)
- Atta cephalotes* L., Parthenogenese 32.
- Autodidaktische Kolonie von *Formica sanguinea* und ihr Verhalten gegenüber *Lomechusa* 28, 42, 121.
- Belonogaster* Sauss. 17.
- Bernstein, baltischer 1; Ameisen derselben 57ff.
- Biocönosen III, 1.
- Blattläuse s. *Aphidae*.
- Blut, Beziehung desselben zur Exsudatfunktion 9, 10, 12.
- Blutgewebe 12, 88.
- Bothroponera* Mayr 7.
- Braula coeca* Nitsche, reflektorische Fütterung durch die Honigbiene 72.
- Brenthidae* 4, 83.
- Brutparasitismus 123; des Kuckucks 90, 96ff.
- Brutpflege, normale (eigene) 17ff., 97ff., 106ff., 112, 116ff., 134; adoptive (fremde) 70ff., 94ff., 96ff., 101ff., 105ff., 112ff., 119ff., 123ff., 134; artdienliche 15, 109f., 112, 134; fremddienliche 15, 96ff., 110, 112ff., 134; Auslösung durch Geruchs- und Geschmacksreize 19, 23, 105, 109, 118ff.; Unmöglichkeit ihrer Erklärung durch Naturzüchtung s. Naturzüchtung.

- Brutpflegeinstinkt 19, 94, 97 ff., 105 ff.;
s. auch Adoptionsinstinkt, Symphylie-Instinkt.
- Callopsenus* Wasm. 83.
- Camponotus* Mayr, als Käferwirt von
Xenodusa 49 ff., 51 ff., 59, 64 f., 66 f.,
74, 78; ist nicht der ursprüngliche
Wirt der *Lomechusini* 54, 59, 67;
Gehirnentwicklung verglichen mit *Formica* 73.
- Camponotus castaneus americanus* Mayr 49.
— *fallax discolor* Buckl. var. *clarithorax*
Em. 50.
— *herculeaneus* L. 49, 64.
— *herculeanus* var. *modoc* Wheel. 49.
— *laevigatus* Sm. 49.
— *ligniperda* Ltr., Versuche mit *Lomechusa*
64 ff., 119; Gehirnentwicklung 73.
— *ligniperda* var. *noveboracensis* Fitch
(*picta* For.) 49.
— *maculatus picipes* Ol. 51, 59.
— *maculatus vicinus* Mayr. var. *plorabilis*
Wheel. 49.
— *Mengei* Mayr 58 f.
— *pennsylvanicus* Deg. 49.
— *pennsylvanicus* var. *ferruginea* F. 49.
— *senex* Sm. 58.
— *senex auricomus* Rog. 51, 59.
- Carcinus maenas* L. 91.
- Chaetopisthes* Wasm., adipoides Drüsen-
gewebe 11.
- Chaetopisthes Assmuthi* Wasm. 11.
— *Heimi* Wasm. 11.
- Chalcididae*, myrmecophile, mit Exsudat-
anhängen 16, 81.
- Chromosomen als materielle Vererbungs-
träger und ihre Beziehung zu den Genen
129 f.
- Claviger* Preysl. (Keulenkäfer), adipoides
Drüsengewebe 11.
- Clavigerinae* 15, 71, 81, 83.
- Coccidae* (Schildläuse) als Trophobionten
4; als Nutzvieh von *Cremastogaster* 72.
- Corythoderini* 85; s. auch *Chaetopisthes*.
- Cremastogaster* Lund 72.
- Cyclotorna monocentra* Dodd, myrmecophile
Raupen derselben 22.
- Deszendenztheorie** (Abstammungslehre,
Entwicklungstheorie) III, 2, 113, 128 f.;
Stellung derselben zum Theismus 127—
136; s. auch Entwicklung der In-
stinkte, Entwicklungsursachen,
Gene, Symphylie usw.
- Dinarda* Mannerh. 12, 56, 71, 83, 100,
107; s. auch internationale Be-
ziehungen.
— *dentata* Grav. 100.
— *Hagensi* Wasm., Myrmecocleptie 71.
— *Märkeli* Kiesw. 100.
- Dinarda*formen 56, 100.
- Dinardaverfolgung 100.
- Dinardilla* Wasm. 83.
- Dinardini* 56, 83.
- Dinardopsis* Bruch 83.
- Dipteren, myrmecophile s. *Harpagomyia*,
Milichia; termitophile 16.
- Dipterenlarven mit gegliederten Seiten-
anhängen 16.
- Discocenus* Wasm. 83.
- Disharmonien in der Natur, und ihr
Verhältnis zur monistischen und theisti-
schen Weltauffassung 133 ff.
- Doppelwirtigkeit von *Atemeles* 48,
51 ff., 67—78, 95, 105; psychologische
Bedeutung derselben 41, 54, 63, 66, 70,
123; biologische Grundlage derselben
67 ff.; biologische Organisation derselben
77, 110 ff.; Ursprung derselben 67 ff.,
74—78, 107—111.
- Doppelwirtigkeit von *Xenodusa* 49 f.,
51, 59, 74; Ursprung derselben 74, 78,
105.
- Dorylinengäste s. Anommagäste
(unter *Anomma*), Ecitongäste (unter
Eciton)*.
- Dorylocratus rex* Wasm. 83, 85, 103, 123.
- Dorylomimus* Wasm. 83, 85, 103.
- Doryloenus* Wasm. 83.
- Dorylus* F. 54, 123.
- Dorylus* subgen. *Anomma* s. *Anomma*.
- Drüsengewebe, adipoides bei Symphilien
11 ff., 88.
- Drüsenzellen, Beziehung derselben zur
Exsudatfunktion 11 ff.; hypodermale Haut-
drüsen 12, 88.

- Dysteleologien in der Entwicklung, und ihr Verhältnis zur monistischen und theistischen Weltauffassung 93, 132f.
- Ecitomorpha* 83, 85.
- Eciton* Latr. (Wanderameisen) 123; Gäste derselben s. *Ecitomorpha*, *Ecitophya*, *Mimeciton*, *Xenocephalus*; s. auch Jagdgäste.
- Ecitophya* Wasm. 83, 85.
- Einteilung, biologische, der Myrmecophilen und Termitophilen 2ff.
- Einwirtigkeit von *Lomechusa* 47, 51, 56f., 59ff.; phylogenetische Bedeutung derselben 53, 56f., 66, 77; psychologische Bedeutung 53f., 56, 66, 108.
- Engramm 27f.
- Entwicklung der Instinkte 27ff., 30ff., 103ff., 116ff.; somatische Entwicklung 103f.; psychische 103f.; Entwicklung der Symphile auf seiten der Gäste 80—89, 103—104, 111; auf seiten der Wirte 94—112, 116—121; s. auch Entwicklungsursachen, Symphylie-Instinkt.
- Entwicklungsfaktoren s. Entwicklungsursachen.
- Entwicklungsgesetze, innere 82, 99, 127ff.; organisch-psychische 107, 111, 124; in der theistischen Auffassung 125ff.; die Gene als Träger derselben 129 ff.
- Entwicklungsursachen, Zusammenhang der inneren und äußeren 31, 111f.; innere 82, 84f., 103f., 111f.; äußere 86—89, 103f., 111f.; organisch-psychische 103, 111; in der Symphylie 80—89, 101—112.
- Entwicklungswege der Symphylie, verschiedene 85f., 103, 108.
- Erbanlagen s. Gene.
- Erbeinheiten s. Gene.
- Erbgedächtnis s. Symphylie-Instinkt.
- Eutermes* 71, 80; Gäste derselben s. *Spirachtha*, *Termitomimus*, *Termitomorpha*, *Termitophya*, *Xenogaster*.
- Experimentalpsychologie in den internationalen Beziehungen der Ameisengäste IV (s. Internationale Beziehungen); Verhältnis zur Ameisenbiologie Vf.
- Experimentum crucis für den spezifischen Charakter der Symphylie-Instinkte bei *Formica* 24.
- Exsudat der Symphilien ein direktes oder ein indirektes Fettprodukt 12; eine Flüssigkeit, kein bloßer Duftstoff 12ff.; ein aromatisches Fettprodukt von narkotischer Wirkung 13; biologische Wertung desselben nicht als Nahrungsmittel, sondern als Reizmittel zur Gastpflege 14ff., 21, 31, 80, 94, 105, 109, 112, 121, 123; als trophischer Reizstoff zur Auslösung von Mutationen der Gene 31, 79, 104.
- Exsudatbecher der Fühlerkeule von *Pauusus* 84f.
- Exsudatfunktion 10ff., 13ff., 94, 112; des Fettgewebes und Blutes 10ff.; des Drüsengewebes 11ff.
- Exsudatgewebe bei Ameisenlarven 9f.; bei Symphilien 10ff., 85, 87ff.
- Exsudathunger der Ameisen und der Termiten 16, 25, 75, 106ff., 109f.; als Verirrung des Nahrungstriebes nach Wheeler 25.
- Exsudatorgane bei Ameisenlarven von *Tetraponera* und *Pachysima* 9f., 12, 15; bei Symphilien 10ff., 16, 81ff., 85ff., 87ff.; Entwicklungsursachen derselben 80—89, 111.
- Exsudatoria s. Exsudatorgane.
- Exsudattheorie Holmgrens 16, 87.
- Exsudattrichome der Symphilien als Reizorgane 11, 71, 88.
- Fawelia* Wasm. 83.
- Fettgewebe, Beziehung desselben zur Exsudatfunktion 9ff., 11ff., 88.
- Finalität 112; s. auch Naturbetrachtung.
- Formica* Linné, Fakultative Parthenogenese und ihre Bedeutung für die Vererbung erworbener Eigenschaften 32ff.; Abhängige Koloniegründung s. Koloniegründung; als Wirte der *Lomechusini* 47ff., 51ff.; Entwicklungsherd in Eurasien 54; Arten des baltischen Bernsteins 57ff.; Verschiedenes Verhalten unserer großen

und kleinen *Formica*-Arten gegenüber *Lomechusa strumosa* und deren Larven 59—63, 66; als ursprüngliche Wirtsgattung der *Lomechusini* 53 ff., 57, 59, 66 ff., 79; hohe psychische Anpassungsfähigkeit und Plastizität ihres Instinktes 72 ff., 78, 108; Gehirnentwicklung der Arbeiterinnen 73; spezifische Symphilie-Instinkte unserer *Formica*-Arten und -Rassen für bestimmte Arten und Rassen der *Lomechusini* s. Symphilie-Instinkte, Experimentum crucis; s. auch adoptive Brutpflege, Gastpflege.

- Formica cinerea* Mayr 45, 48.
 — *clymene* Wheel. 57.
 — *exsecta* Nyl. 45, 61.
 — *exsecta-fusca* 44 f.
 — *exsectoides* For. 49.
 — *fusca* L. 23 f., 28 f., 42 ff., 48, 52, 61 f., 75, 97 f., 119.
 — var. *fusco-rufibarbis* For. 24, 43, 45, 48.
 — *glebaria* Nyl. 24, 45, 48.
 — *microgyna* Wheel. subsp. *rasilis* Wheel. var. *nahua* Wheel. 51.
 — *neogagates* Em. 49.
 — *phaethusa* Wheel. 57.
 — *picea* Nyl. 45.
 — *pratensis* Deg. 1, 33, 45, 47 f., 52, 59 ff., 70, 73, 75.
 — *pratensis-fusca* 44 f.
 — *rufa* L. 8, 23, 45, 47 f., 52, 59 ff.
 — *rufa* var. *rufopratensis* For. 47 f.
 — *rufa*-Gruppe 45, 47, 58, 60 f., 66.
 — *rufa minor* Motsch. 47.
 — *rufa-fusca* 44 f., 60 f.
 — *rufibarbis* E. 8, 23 f., 28 f., 43 ff., 48, 52, 62, 98, 119.
 — *rufibarbis* var. *gnava* Buckl. 51.
 — *sanguinea* Latr. IV; carnivore Ernährung der Larven 8; Berausung durch *Lomechusa* 14, 121; fakultative Dulosis 24; Verhältnis der geflügelten Weibchen zu *Lomechusa* 27; Parthenogenese 33, 36 ff.; Pseudogynenerziehung 36 ff., 58; Macropseudogynen- und Weibchenerziehung 37 f.; Abhängige Koloniegründung 38, 43 ff.; Koloniegründung mit

fusca als Schutz gegen *Lomechusa*-Infektion 44; Zweigkoloniebildung 37, 40; Gehirnentwicklung 73; Geruchsgedächtnis für *Lomechusa* 41, 65; psychologische Analyse der *Lomechusa*-Wahrnehmung 61, 108, 119 ff.; als Wirt von *Lomechusa*-Arten 47 f.; als Wirt von *Atemeles pubicollis* Foreli 48, 52; Plastizität ihres Verhaltens gegenüber *Atemeles* 108; Symphilie-Instinkt für *Lomechusa* und deren Larven 23—44, 60 ff., 93 f., 97 ff., 119 ff. (s. auch Symphilie-Instinkt).

Formica sanguinea-fusca 28, 43 f.

- *sanguinea-picea* 45.
 — *sanguinea-rufibarbis* 28, 44.
 — *sanguinea* subsp. *rubicunda* Em. 49.
 — *Schaufussi* Mayr subsp. *incerta* Em. 49.
 — *subpolita* Mayr var. *camponoticeps* Wheel. 50.
 — *subpolita* nov. var. 50.
 — *truncicola* Nyl. 8, 18, 23, 48, 59 ff., 76.
 — *truncicola-fusca* 44 f., 60.

Fühlersinn, topochemischer der Ameisen V, 120.

Fütterung von Ameisenlarven mit festen Beutestücken 7 ff.; von Termitenlarven mit Speicheldrüsensekreten 67; von physogastrer Aleocharinen mit Speicheldrüsensekreten der Termiten 89; von *Lomechusa*- und *Atemeles*-Larven durch die Ameisen 35 ff., 70, 80, 88, 97 ff., 108; von *Lomechusa* durch *F. sanguinea* nach Art einer Ameisenlarve 40, 70, 108; von *Atemeles* durch seine normalen Wirte (*Formica* und *Myrmica*) nach Ameisenart 70, 104, 108; durch *F. sanguinea* nach Larvenart 108; Fütterung von *Atemeles pratensisoides* durch *F. pratensis* 1, 70; gegenseitige Fütterung bei *Atemeles* nach Ameisenart 70; einer Ameise durch *Atemeles* nach Ameisenart 70; instinktive (spontane) und reflektorische (erzwungene) Fütterung 71; verschiedene Methoden der Fütterung bei Ameisengästen und Termitengästen 70 ff.; Bedeutung der Fütterung der Gäste für die funktionelle Reizwirkung 88.

- Gastpflege** der Ameisen und der Termiten s. *Symphilie*-Instinkt; Beziehungen zum Zweckmäßigkeitsproblem 89 ff., 93 ff. (s. auch *Zweckmäßigkeit*); Entstehung der fremddienlichen Gastpflege 101—112; die philosophischen Probleme in derselben 112—136; die Gastpflege ein Problem der Tierpsychologie 116—124; scheinbare Disharmonien in der Gastpflege 134 ff.
- Gastverhältnis**, echtes, s. *Symphilie*.
- Gehirnbildung**, Differenzierung derselben bei den weiblichen Kasten in den Insektenstaaten 32; Abhängigkeit der Instinktentwicklung von der Gehirnbildung 31 f., 104 f., 117, 123; Gehirnbildung bei *Formica* und *Camponotus* 73; bei *Lomechusa* und *Atemeles* 123.
- Gemischte Kolonien** s. *Adoptionskolonien*, *Raubkolonien*.
- Gene** (Erbanlagen, Erbeinheiten), ihre Mutabilität unter dem Einfluß der Umweltfaktoren als Voraussetzung für die Vererbung erworbener Eigenschaften 30 f.; als innere Entwicklungsfaktoren der *Symphilie* 104 f.; als Träger der organisch-psychischen Entwicklungsgesetze 118, 129 ff.; als *causae secundae* der gesamten Zweckmäßigkeit in der organischen Welt 130 ff.; als Erbeinheiten 130 f.; ihre Beziehung zur Vererbung und Anpassung 30 f., 104 f., 130 ff.; ihr Verhältnis zum Lebensprinzip 131.
- Geruch**, spezifischer, von *Lomechusa* und *Atemeles* 13; defensive Bedeutung derselben 13, 65; Geruch, spezifischer, der *Symphilien* in seiner Beziehung zur Entstehung der *Symphilie* 109; als stammesgeschichtliches Entwicklungsprodukt 119 ff.; Geruch von *Lasius fuliginosus* und seine Wirkung auf *F. sanguinea* 41; s. auch *Tastgeruchssinn*.
- Geruchsgedächtnis** von *F. sanguinea* für *Lomechusa strumosa* 41, 65, 121. *Gnostidae* 4, 83.
- Goldener Schnitt**, Erscheinungsformen derselben in der Insektenwelt 90.
- Gottesbegriff**, monistischer 125 ff. (s. auch *Monismus*); theistischer 125 ff.; Einwendungen gegen denselben 126 ff., 132 ff. (s. auch *Theismus*).
- Hamitopsenius*** Wasm. 83.
- Harmonie**, zwischen den verschiedenen Formen der Zweckmäßigkeit in der Gastpflege 109 ff., 113 ff., 118 ff., 123 f., 126 ff., 129 ff., 134 ff.; zwischen den Einzelzwecken der Instinkte 124, 134; zwischen den Naturgesetzen 125 ff., 129 ff., 135; in der organischen Natur 134 ff.; keine „prästabilisierte Harmonie“ in der Entwicklung 118 ff., 134 ff.
- Harpagomyia*** de Meij., reflektorische Fütterung durch *Cremastogaster* 72.
- Hetaerius ferrugineus*** Ol. 46, 100.
- Histeridae***, *symphile* 4, 83; *myrmecophile* und *termitophile* 85; s. auch *Hetaerius*.
- Honigameisen** 8.
- Honigraupen** s. *Lycaenidae*.
- Hylotorus*** Dalm. 11.
- Hypertelie** (Überentwicklung) 84; bei *Mimeciton* und *Mimanomma* 84.
- Insektenstaaten**, Entwicklung ihrer Instinkte auf Grund der Vererbung erworbener Eigenschaften 30 ff.
- Instinkt**, als Art- und Rassenmerkmal 23 f.; Auslösung der Instinkte durch Sinnesreize 19, 97, 117 f.; Gastpflege-Instinkte siehe *Adoptionsinstinkt*, *Symphilie*-Instinkt; erblicher Instinkt von *F. sanguinea* für die *Lomechusa*-Pflege siehe *Formica sanguinea*, *Symphilie*-Instinkt; *Sklaverei*-Instinkt 24; Entwicklung der Instinkte 27 ff., 101 ff., 117 ff.; auf Grund der Vererbung erworbener Eigenschaften 30 ff., 104 f., 112; Abhängigkeit der Instinkte von der Gehirnentwicklung s. *Gehirnbildung*; *Plastizität* der Instinkte 31, 70, 73 f., 78, 105; *Mutabilität* derselben im Zusammenhang mit der *Plastizität* 31, 104 f.; *Harmonie* der Instinkte 110 ff., 118 ff. (s. auch *Harmonie*); *Wesen* des Instinktes 117 ff.

- Instinktanlage, Begriff derselben 117; gesetzmäßige Ordnung derselben 117ff., 123ff., 131f.
- Instinktbegriff, scholastischer und moderner 117f.
- Instinktmodifikationen, Unterschied zwischen individuell erworbenen und erblich übertragenen 27ff., 34ff., 78f., 104f.; ontogenetische Instinktmodifikationen in der *Lomechusa*-Pflege 28f., 34, 36ff.; phylogenetische in der Pflege der *Lomechusini* 23f., 27ff., 34ff., 43, 78f., 99, 104f., 112, 119ff.; embryonische 34, 78, 105, 111; klonome 34, 78, 105; im Verhalten gegen die Synoeken 100; Vererbung erworbener Instinktmodifikationen in den Insektenstaaten 30 ff.
- Instinktregulationen, durch den Einfluß der Herren auf die Sklaven in den alten Raubkolonien von *F. sanguinea* 28, 44ff., 60, 98; durch den Einfluß der Hilfsameisen auf die Herren in den jungen Raubkolonien von *sanguinea*, in den Raubkolonien von *Polyergus* und in den temporär gemischten Adoptionskolonien 43ff.; gemeinschaftliche psychologische Erklärung dieser Erscheinungen 44.
- Intelligenz, Begriff derselben 89 (Anm.), 97, 116 (Anm.); Intelligenz der Tiere 88—89, 97, 116f., 123; der Ameisen s. Ameisenintelligenz; supraindividuelle Intelligenz 89, 92f., 118f., 124ff.
- Internationale Beziehungen der Ameisengäste IV, 40, 45, 59; von *Dinarda* 100; von *Lomechusa* IV; zu fremden *sanguinea* 28f., 38f., 40ff., 43f., 60, 65, 119ff.; zu *rufa* 59ff.; zu *pratensis* 59ff.; zu *truncicola* 59ff.; zu *rufa-fusca* 60f.; zu *fusca* und *rufibarbis* 28f., 43f., 61ff.; zu *Myrmica rubra* 62ff., 66, 119; zu *M. rubida* 63, 66; zu *Camponotus ligniperda* 64ff., 119; von *Lomechusa*-Larven 28f., 60ff., 98, 119; von *Atemeles* IV, 45, 63, 98, 108; von *Atemeles*-Larven 98f., 109, 119; Bedeutung der internationalen Beziehungen für die Experimentalpsychologie IV; für die Stammesgeschichte 59ff., 66f.
- Jagdgäste der Wander- und Treiberameisen 123; s. auch *Anomma*, *Eciton*.
- Kannibalismus der Ameisen, bei *Formica truncicola* 18; bei *Pheidole militicida* 18.
- Kant, Verhältnis seiner Philosophie zur Naturwissenschaft 114.
- Kastration, alimentäre bei Ameisen 87; parasitische bei *Carcinus* 91.
- Kausalität 112; siehe auch Naturbetrachtung.
- Koloniegründung, abhängige bei *F. sanguinea* 24; mit Hilfe der Arbeiterinnen von *fusca* oder *rufibarbis* 38, 43ff.; Bedeutung derselben als Schutz gegen die *Lomechusa*-Infektion 44; abhängige Koloniegründung bei *F. rufa*, *pratensis*, *truncicola*, *exsecta* 44f.; bei *Polyergus* 45f.; s. auch Raubkolonien, Adoptionskolonien.
- Konvergenz 54, 56, 83.
- Kuckuck, Kuckuckspflege, s. Brutparasitismus.
- Larven der Ameisen, verschiedene Ernährungsweise derselben mit flüssiger oder fester Nahrung 7ff.; Carnivorie 8; Nahrungsaustausch mit ihren Pflegerinnen s. Trophallaxis; starke Entwicklung der Speicheldrüsen bei *Paedalgus* 8; Exsudatorgane bei Larven von *Tetraponera* und *Pachysima* 9ff., 12, 15.
- Larven der *Lomechusini*, Exsudatorgane derselben 12; Larvenstadien 35; Einbettung durch die Ameisen 68f.; aktive Mimikry 80; Larven von *Lomechusa* 28, 34ff., 42, 44, 60ff., 68, 94, 97ff., 108f., 119, 122; Analyse des psychischen Komplexes „*Lomechusalarve*“ 122; Larven von *Atemelès* 61f., 67ff., 74ff., 94, 98f., 108f., 123f.; Larven von *Xenodusa* 56f., 67.
- Larvenerziehung der *Lomechusini* bei *Formica* und ihr biologischer Grund 67—74; fremddienliche Zweckmäßigkeit derselben 94f., 98ff., 119f., 123f.

- Larvenpflege von *Lomechusa*, regelmäßige, nur bei *sanguinea* 60ff.; Zusammenhang der Larvenpflege der *Lomechusini* mit der Imagopflege 88, 122; Larvenpflege von *Atemeles* bei *Formica* 61f.; 67—78, 98; von *Xenodusa* bei *Formica* 66f., 69, 74.
- Lasius* F. 8, 32, 68f., 72, 95; als Wirt von *Antennophorus* 72.
- Lasius flavus* F., Pflege der Blattlaus-eier 95.
- *fuliginosus* Latr., Wirkung ihres Geruches auf *F. sanguinea* 41; Fütterung von *Amphotis* 71.
- *niger* L., Fütterung der Larven mit festen Beutestücken 8; Parthenogenese 32; Pflege der Blattlaus-eier 95.
- *niger americanus* Em. 32.
- Lebensprinzip, Beziehung desselben zu den Genen 131.
- Leibniz, Verhältnis seiner Naturphilosophie zur Naturwissenschaft 114ff.
- Lepismina polypoda* Grassi (= *Atelura formicaria* C. Heyd.), Myrmecocleptie 71.
- Leptomyrmea* 8.
- Leptothorax Emersoni* Wheel. 21.
- *glacialis* Wheel. 21.
- Leucotermes flavipes* Koll. 87.
- Lomechon* Wasm. 83.
- Lomechusa* Grav. 10, 11, 13f., 27ff., 47f., 51ff., 74f. usw.; *Lomechusa*-Arten und ihre Oekologie 47f. (s. auch Einwirtigkeit); Exsudatorgane und Exsudatgewebe 11ff.; älteste Gattung der *Lomechusini* 53ff., 57 (s. auch Alter); Auslese bestimmter Pärchen durch ihre Wirte 75, 80f., 86 (s. auch Amikalselektion); s. auch *Lomechusa strumosa*, *Lomechusa*-Larven, *Lomechusini* usw.
- Lomechusa amurensis* Wasm. 47.
- *australis* Montr. 54.
- *inflata* Zett. 47.
- *minor* Reitt. 48, 75.
- *mongolica* Wasm. 48.
- *reflexa* Walk. 50.
- *strumosa* F. var. *caucasica* Wasm. 39, 47.
- Lomechusa strumosa* var. *sicula* Fiori 39, 47.
- *teres* Eppelsh. (= *inflata* Zett.) 47.
- *Wasmanni* Reitt. 47.
- Lomechusa strumosa* F. IV, 23ff., 27—44, 47, 52, 53ff., 59—67, 75f., 80, 86, 93ff., 97ff., 100, 108, 110f., 119ff.; *F. sanguinea* ihre normale Wirtsameise 39, 47, 60; Alter ihres Gastverhältnisses 46ff., 59ff.; Fütterung von *Lomechusa* s. Fütterung; Internationalität 40ff.; internationale Beziehungen und deren stammesgeschichtliche Bedeutung IV, 59—67, 119ff.; „Stammgast“ von *sanguinea* 121; Verbreitung 38ff., 42f., 47, 52, 54; mit Geruch von feindlichen Ameisen behaftet und dennoch unmittelbar wiedererkannt 41, 65, 121; Analyse des psychischen Komplexes „*Lomechusa strumosa*“ 61, 108, 120.
- Lomechusainfektion 39f., 42ff.
- Lomechusalarven s. Larven.
- Lomechusapflege, Lomechusazucht, verschiedene psychologische Grundlagen derselben bei den Herren und den Sklaven in den *sanguinea*-Kolonien 28f., 43f., 60, 98; Entwicklung auf Grund der Vererbung erworbener Eigenschaften 30ff., 104f.; Entwicklungsstadien der Lomechusazucht in den *sanguinea*-Kolonien 34—38, 42f.; phylogenetisches und ontogenetisches Element in der Lomechusapflege 34ff.; Artschädlichkeit für die Wirte 34, 36ff., 43; fremddienliche Zweckmäßigkeit 93—124; Vergleich mit der Kuckuckspflege 96ff.; psychologische Probleme in der Lomechusapflege 116—123; philosophische Probleme 112—136; Internationalität der Lomechusapflege bei den großen *Formica*-Arten 59ff.; stammesgeschichtliche Entwicklung derselben s. Sympilie-Instinkt.
- Lomechusini*, Gattungen und Arten derselben und ihre Ökologie 47ff.; echtes Gastverhältnis III, 4, 11ff., 23ff., 46ff., 59—66, 67—79, 80—89, 93—100, 101—112, 116—124; Exsudatorgane und Exsudatgewebe derselben 11f., 88;

- Alter ihres Gastverhältnisses 46, 53—57; relatives Alter ihrer Arten und Gattungen 53—57; Entwicklungsherd in Eurasien 54; holarktische Ausbreitung 54; zoogeographische Verteilung der Gattungen 47ff., 51ff.; dieselbe deckt sich mit dem Verbreitungsgebiet von *Formica* 54, 58, 67; monophyletische Entwicklung derselben 53; Unmöglichkeit ihrer Ableitung von *Dinarda*-Formen 56; hypothetische Stammesentwicklung 47, 53—67, 72f., 77f., 80—89, 103—105; fossil unbekannt 57; Ursprung aus den *Myrmedoniini* 57, 58; internationale Beziehungen und ihre Bedeutung für die Stammesgeschichte 59—67; phylogenetischer und biologischer Grund der Larverziehung bei *Formica* 67—74; phylogenetischer und biologischer Grund der Doppelwirtigkeit von *Atemeles* 74—78; die Amikalsektion als Entwicklungsfaktor 80—89; die funktionelle Reizwirkung als Entwicklungsfaktor 86—89; fremddienliche Zweckmäßigkeit in ihrer Gastpflege 93—121; tierpsychologische Probleme in ihrer Gastpflege 116—121; philosophische Probleme 112—136; Zusammenhang ihrer Larvenpflege mit ihrer Imaginespflege durch die Wirte 88, 122; Larven der *Lomechusini* s. Larven; s. auch *Atemeles*, *Lomechusa*, *Pseudolomechusa*, *Xenodusa*.
- Lycaena arion* und *orion*, myrmecophile Raupen derselben 22.
- Lycaenidenraupen als Trophobionten der Ameisen 4, 12, 22, 122; s. auch *Cyclotorna*, *Lycaena*.
- Macropseudogynen von *sanguinea* und deren Zusammenhang mit zwei verschiedenen Weibchenformen 37f.
- Megalopaussus* M. A. Lea 85.
- Megalopaussus*-Stamm der Paussiden 2.
- Megaponera foetens* F. 7.
- Membraciden und deren Larven als Trophobionten der Ameisen 4.
- Mendelismus 129ff.; s. auch Gene.
- Metaphysik, Erforschung der übersinnlichen Beziehungen 113ff., 125ff.; in den naturwissenschaftlichen Theorien unentbehrlich 113; Verhältnis derselben zur Naturforschung 113ff.
- Microcerotermes parvus* Havil. 16.
- *Sikorae* Wasm. 16.
- Milichia* Meig., reflektorische Fütterung durch *Cremastogaster* 72.
- Mimanomma* Wasm. 83f.
- Mimeciton* Wasm. 83f.
- Mimikry, aktive bei Ameisengästen und Termitengästen (Nachahmung des Benehmens der Wirte) 1, 70, 80, 108, 123; aktive Mimikry bei Larven der *Lomechusini* 80.
- Mimikrytypus bei myrmecophilen Staphyliniden 83ff., 103, 108; Verbindung desselben mit der Symphylie 83, 103.
- Mnemetheorie, Hering-Semonsche VI, 27.
- Monismus 125—136; s. auch Psychomonismus.
- Mutabilität der Gene 30f., 104, 131.
- Mutationen der Gene 30; trophische Hypothese zur Erklärung der Mutationen in der Entwicklung der Symphylie-Instinkte 31, 79, 104; Mutation beim Ursprung der Gattung *Atemeles* 77; spontane Mutationen als innere Entwicklungsursachen der symphilen Anpassungscharaktere auf seiten der Gäste 82, 104; auf seiten der Wirte 99, 104.
- Myrmecchusa* Wasm. 54, 83.
- Myrmecia* F. 7.
- Myrmecocleptie (Janet), Ameisenbestehlung, insbesondere durch diebische Teilnahme an der gegenseitigen Fütterung zwischen Ameisen 71; s. auch *Dinarda Hagensi*, *Lepismina polypoda*, *Myrmecophila acervorum*.
- Myrmecocystus* Wasm. 8.
- Myrmecophila acervorum* Panz., Fütterung 71.
- Myrmecophilie 2ff.
- Myrmedonia* Er. (*Zyras* Steph.) 3, 56f., 120.
- Myrmedoniini* 57, 120.

- Myrmica* Latr. 21, Käferwirt von *Atemeles* 48, 51ff., 62ff., 66, 67ff., 70, 74, 77f., 95, 98, 110, 119.
- Myrmica laevinodis* Nyl., 48, 62.
- *rubida* Latr., Verhalten gegenüber *Lomechusa* und *Atemeles* 63.
- *rubra* L. 48, 62.
- *ruginodis* Nyl. 48, 51, 62.
- *rugulosa* Nyl. 48.
- *scabrinodis* Nyl. 48, 51, 62, 98.
- *sulcinodis* Nyl. 48, 51.
- Myrmicinen, merkwürdige Larven derselben 8ff.
- Nahrungsaustausch s. Trophallaxis.
- Naschhaftigkeit, individuelle, der Ameisen; ihre Beziehung zur Brutpflege 18ff., 105ff., 112, 124; zur Doppelwirtigkeit von *Atemeles* 75ff.; zur Entstehung der Symphylie-Instinkte 105—111, 116, 118f., 134.
- Naturselektion s. Naturzüchtung.
- Naturbetrachtung, biologische 90ff., 111ff., 113: finale 91f., 112ff., 131; kausale 92, 112ff., 130ff.; mechanistische 90; metaphysische 113ff., 125—136; naturphilosophische 113, 125—136; teleologische 91, 131f.; vitale 131f.
- Naturgesetze, ihr Verhältnis zur theistischen Weltauffassung 125—136.
- Naturzüchtung (Naturselektion, Naturaese), Unmöglichkeit der Erklärung der Brutpflege-Instinkte durch sie 19, 101ff., 106ff., 116f.; Unmöglichkeit der Erklärung der Symphylie-Instinkte durch sie 43, 101ff., 106ff., 112, 116f.; ihre untergeordnete Bedeutung für die Entwicklung der symphylien Anpassungscharaktere der Gäste 83ff., 101; s. auch Zuchtwahl.
- Odontotermes obesus* Ramb. 16.
- *Redemani* Wasm. 16.
- Ökologische Verteilung der *Lomechusini* in der Gegenwart 47—52; Schlußfolgerungen daraus 53—57, 66f.
- Orasema* Cameron (Unterfam. *Eucharinae* der *Chalcididae*), vermutliche Exsudatorgane derselben 16.
- Pachysima aethiops* Sm. und *latifrons* Em., Exsudatorgane der Larven 9ff., 12, 15.
- Paedalgus termitolestes* Wheel., starke Entwicklung der Speicheldrüsen der Larven 8f. Paläobiologie 57ff.
- Parasiten, Ento- und Ektoparasiten 3f., 81ff., 91.
- Parasitismus, als biologische Klasse der Myrmecophilie und Termitophilie 4, 21; Unterschiede von der Symphylie 22f., 82f.; Verhältnis zu fremddienlichen Zweckmäßigkeit 91ff., 134; s. auch Brutparasitismus, Kastration; Pflanzengallen.
- Parthénogenese bei Ameisen, fakultative, ihre Bedeutung für die Vererbung erworbener Eigenschaften 32ff.; bei *Atta cephalotes* 32; bei *Formica* 32f.; bei *F. pratensis* in freier Natur 33; bei *F. sanguinea* 33, 37f.; bei *Lasius niger* 32.
- Paussidae* (myrmecophile Fühlerkäfer) 2, 4, 11, 14, 21, 80, 84f., 104; s. auch *Hylotorus*, *Megalopaussus*, *Paussus*.
- Paussus*, adipoides Drüsengewebe 11; Fühlerbildung, Mannigfaltigkeit derselben als Beweis für die Amikalsektion 80, 84f.; Fühlerkeule von *Paussus*, innere und äußere Ursachen ihrer Mannigfaltigkeit 84f.
- Pflanzengallen (Zooecidien) 89f., 92f., 99, 128f., 134; s. auch Zweckmäßigkeit.
- Pheidole militicida* Wheel. 18.
- Pheidologethon diversus* Jerd., Pseudogyne 58.
- Phyllocladina* Wasm. 83.
- Physogastre termitophile Aleocharinen 4, 12, 15, 71, 83, 85, 89; s. auch *Spirachtha*, *Termitomimus*, *Termitomorpha*, *Termitophya*, *Xenogaster*.
- Phytophilie der Ameisen 20.
- Polyergus rufescens* Latr. s. Amazonenameise.

- Polymorphismus bei Ameisen, Erklärung desselben durch castration alimentaire 87; bei Termiten 87; s. auch Exsudattheorie.
- Ponerinen, Fütterung der Larven mit festen Beutestücken 7f.
- Prenolepis* Mayr 58.
- Prenolepis Henschei* Mayr, Pseudogynen im baltischen Bernstein 58f.
- Pselaphidae*, symphile 4; s. auch *Clavigerinae*.
- Pseudogynen bei Ameisen 87; bei *Formica* 58; bei *F. sanguinea* 34, 36ff., 39, 58, 94; bei *F. rufa* 47, 61; bei *Camponotus Mengei* 58f.; bei *C. senex* 58; bei *Prenolepis Henschei* 58f.; bei *Pheidologethon diversus* 58; Pseudogynen im baltischen Bernstein 58ff.; Ätiologie der Pseudogynen 58ff.; s. auch Macropseudogynen.
- Pseudogynenerziehung bei *sanguinea* ursächlich abhängig von der *Lomechusa*-Erziehung 36, 58; degenerativer Einfluß auf die normale Brutpflege 36, 94; bei *rufa* 47, 61.
- Pseudogynentheorie 39, 58.
- Pseudolomechusa* Mann, Untergattung von *Xenodusa* 51.
- Pseudolomechusa Sharpi* Wasm. 51, 57, 59.
- Psilogaster* Hartig (nec Thoms.) (Unterfam. *Eucharinae* der *Chalcididae*), vermutliche Exsudatorgane 16.
- Psycholamarckismus 92, 129.
- Psychologie [s. auch Amikalsektion, Experimentalpsychologie, Instinktmodifikationen, Instinktregulationen, Intelligenz, Naschhaftigkeit, Symphilie-Instinkt usw.] der Ameisen IVff.; psychische Fähigkeiten der Ameisen Vf., 59ff., 80ff., 86ff., 88f., 97ff., 100, 105—112, 119—124; psychische Initiative s. *Atemeles*; psychologische Bedeutung der Doppelwirtigkeit von *Atemeles*. Doppelwirtigkeit; psychische Begabung von *Formica* 70, 72ff.; psychologische Grundlagen des erblichen Symphilie-Instinktes von *F. sanguinea* 27ff., 30f., 70ff., 117ff.; psychologische Verschiedenheiten im Benehmen verschiedener Ameisengattungen gegenüber *Lomechusa* 59—67; verschiedene psychologische Bedeutung der Fütterung von Gästen aus dem Munde ihrer Wirte 70ff.; psychisches Entgegenkommen der Wirte gegenüber den Gästen als Anpassungserscheinung 79, 104f.; psychologische Analyse der Wahrnehmung „*Lomechusa strumosa*“ durch *F. sanguinea* 61, 108, 119—121; der Wahrnehmung „*Lomechusa*-Larve“ 122f.; Psychologie der Kuckuckspflege und der Symphilienpflege 96ff.; Unhaltbarkeit der Verwechslungshypothese 98f., 108f., 119ff.; die Gastpflege als Problem der Tierpsychologie 116—124.
- Psychomonismus 92f., 125f., 128f.
- Psyllidae* 4.
- Ptimidae* 4.
- Puppen der Ameisen, bedeckte und unbedeckte (kokonlose) 67f.; der *Lomechusini* 69, 76.
- Puppenpflege der Ameisen 18, 106.
- Pygostenus* Kraatz 83.
- Quarantäne beim Übergang der *Atemeles* von *Formica* zu *Myrmica* 77; bei den Versuchen über die internationalen Beziehungen von *Atemeles* 65.
- Raubkolonien, gemischte Kolonien von *F. sanguinea* mit *fusca* oder *rufibarbis* oder *glebaria*, oder zweien oder dreien derselben zugleich als normalen Hilfsameisen 28, 43ff.; gemischte Kolonien von *Polyergus rufescens* mit *fusca* oder *rufibarbis* oder *glebaria* s. Amazonenameise; Instinktregulationen in den Raubkolonien, s. Instinktregulation.
- Reizwirkung, funktionelle als äußerer Entwicklungsfaktor der symphilen Anpassungscharaktere der Gäste 86—89, 103f., 111; direkte (durch Beleckung) oder indirekte (durch Fütterung) 88ff.; Verhältnis der Reizwirkung zur Amikalsektion und zu den Symphilie-Instinkten 88f., 104; trophische Reizwirkung auf die Entwickl. von Instinktmutationen 31, 104.

Rhinotermes Hag. 16.

Rhoprodinarda Brauns 83.

Rhysoaussini 83.

Sacculina 82, 91; Kastration von *Carcinus* durch *Sacc.* 91.

Scarabaeidae, symphile 4, 83, 85; s. auch *Chaetopisthes*, *Corythoderini*.

Schöpfung, Begriff derselben 128, 132.

Schöpfungslehre 128 ff.

Scydmaenidae 4.

Selektionstheorie s. Naturzüchtung, Zuchtwahl.

Silphidae, symphile 4, 83; s. auch *Lomechon*.

Sklavenhaltende Ameisen und deren dulotische Instinkte 2, 24; s. auch Amazonenameise, *Formica sanguinea*, Raubkolonien.

Spirachtha Eurymedusa Schiöde 10.

Stammesentwicklung, Stammesgeschichte, der *Lomechusini* 47, 53—59, 66—67; biologische Methode in der Erforschung derselben 56 ff.; Vergleich mit der morpbologischen Methode 56; Bedeutung der internationalen Beziehungen der Ameisengäste für die Stammesgeschichte 59, 61 f., 66 f., 78 f.; stammesgeschichtliche und biologische Erklärung der Larvenerziehung der *Lomechusini* bei *Formica* 67—74; der Doppelwirtigkeit von *Atemeles* 74—78; stammesgeschichtliche Entwicklung der symphilen Anpassungscharaktere s. Anpassungscharaktere; stammesgeschichtliche Entwicklung der Symphilie-Instinkte siehe Symphilie-Instinkte.

Staphylinidae (Kurzflügler), symphile 4, 11 f., 83, 85, 123; Exsudatorgane und -gewebe derselben 11, 87 f.; Abwehrvorrichtungen 13, 104 (s. auch Trutztypus); myrmecophile und termitophile Staphyliniden 3 ff., 11 ff., 83; dorylophile 54, 103, 123; s. auch: Aleocharinen, *Allodinarda*, *Anommatoxenus*, *Atemeles*, *Callopsenus*, *Dinarda*, *Dinardilla*, *Dinardini*, *Dinardopsis*, *Discoxenus*, *Dorylocratus*, *Dorylomimus*, *Doryloaxenus*, *Ectomorpha*, *Ectophya*, *Fauvelia*,

Hamitopsenus, *Lomechusa*, *Lomechusini*, *Mimanomma*, *Mimeciton*, *Myrmecchusa*, *Myrmedonia*, *Myrmedoniini*, *Phyllo-dinarda*, *Pseudolomechusa*, *Pygostenus*, *Rhoprodinarda*, *Spirachtha*, *Sympolemon*, *Termitodiscus*, *Termitomimus*, *Termitomorpha*; *Termitophya*, *Termitopsenus*, *Thiasophila*, *Trichopsenus*, *Trilobitideus*, *Xenocephalus*, *Xenodusa*, *Xenogaster*.

Statistik der *sanguinea*-Kolonien bei Exaten 37, 39, 44, 61; bei Luxemburg 44.

Symbiose bei Ameisen und Termiten, soziale und individuelle 2, 20.

Symphilentypus 83 f., 85 f., 103, 107 f.; Vergleich desselben mit dem Mimikrytypus 83, 85; mit dem Trutztypus 83, 85; s. auch Entwicklungswege.

Symphilie (echtes Gastverhältnis), Symphilen (echte Gäste), Begriff derselben III, 4; biologische Bewertung der Symphilie 5, 14 ff.; sie beruht nicht auf Nahrungsaustausch, sondern auf den durch die Exsudate der Gäste gebotenen Geschmacksreizen 14 f., 21, 94 f., 105; sie ist ein Gegenseitigkeitsverhältnis (Mutualismus) 22 f., 79, 102; wesentliche Verschiedenheit der Symphilie von der Trophallaxis 14, 21, 24 f., 94; von der Trophobie 4, 12 f., 22, 105; sie ist keine parasitische Erkrankung der Wirtskolonien 23, 73, 91, 102; Vergleich mit dem Parasitismus 82 f.; mit dem Brutparasitismus 96 ff.; die Symphilen als Züchtungsprodukte der Amikalsektion ihrer Wirte 6, 80 ff., 86—89, 94, 103 f.; Entwicklung der Symphilie auf seiten der Gäste 80—89, 103—104 (s. auch Entwicklungsursachen, Anpassungscharaktere); Entwicklung der Symphilie auf seiten der Wirte s. Symphilie-Instinkt; verschiedene Entwicklungswege der Symphilie 85 f., 107 f.; monophile und polyphile Symphilen 100; Beziehungen zum Zweckmäßigkeitsproblem 89—124; zur fremddienlichen Zweckmäßigkeit 93 ff., 110, 112 ff., 119 ff.; zur monistischen u. theistischen Weltauffassung 134 ff.

Symphilie-Instinkte, Definition derselben 5, 19, 22, 78, 99, 101; Wheelers Einwendungen gegen dieselben 22—46, 78f.; Escherichs Einwendungen 73, 101f.; Existenz derselben eine biologische Tatsache 23f., 29f., 78, 99, 111; spezifische Symphilie-Instinkte verschiedener *Formica*-Arten und -Rassen für verschiedene *Lomechusini* und deren Larven 23f., 47ff., 51f., 78f., 97ff., 119ff. (s. auch Experimentum crucis); sie sind keine „slight ontogenetic modifications“ im individuellen Benehmen der Ameisen gegenüber ihren Gästen 24 ff., 78; Ähnlichkeit derselben mit Erbgedächtnissen VI, 27, 121f.; mit stammesgeschichtlichem Gedächtnis 69; mit erblichem Geruchsgedächtnis 41, 65; stammesgeschichtliche Entwicklung der Symphilie-Instinkte 27ff., 30ff., 34ff., 38ff., 62, 66f., 70ff., 74ff., 77ff., 99, 101—112, 116—124, 134; fremddienliche Zweckmäßigkeit derselben 93ff. (s. auch Zweckmäßigkeit); verschiedene Stufen der Differenzierung der Symphilie-Instinkte 100; Ohnmacht der Naturzüchtung gegenüber den Symphilie-Instinkten 101ff.; philosophische Probleme in der Entwicklung derselben 111—136.

Symphilie-Instinkt von *Formica sanguinea* für *Lomechusa strumosa* und deren Larven 23f., 27—44, 78, 93f.; als erbliches Engramm 27; Entwicklung desselben auf Grund der Vererbung erworbener Eigenschaften 30ff., 72, 99, 104, 112; durch Mutation der Gene 30f., 104; trophische Hypothese zur Erklärung des Zusammenhanges zwischen den embiontisch erworbenen und den klonom fixierten Modifikationen 31, 104; Unterscheidung zwischen der ererbten Neigung zur *Lomechusapflege* und der individuellen Vervollkommnung der *Lomechusazucht* 34ff.; verschiedene Stadien der Entwicklung der *Lomechusazucht* in den *sanguinea*-Kolonien 35—38, 42f.; Bedeutung der abhängigen Koloniegründung von *sanguinea*

für ihren Symphilie-Instinkt 44ff.; Bedeutung des Tastgeruchssinnes für denselben 41, 61, 65, 119ff.; fremddienliche Zweckmäßigkeit desselben 93ff.; psychologische Analyse desselben 61, 108, 119ff.

Sympolemon Wasm., Jagdgast der Treiberameise 85.

Synagris Latr. 17.

Synechthrie, Synechthren 3, 21, 120.

Synoekie, Synoeken 3, 21, 100.

Tapinoma Först. 8.

Tast-Geruch-Sinn (topochemischer Fühlersinn, odeur au contact Forels) der Ameisenfühler V, 61, 108, 120; s. auch Fühlersinn.

Teleologie siehe Naturzüchtung, Zweckmäßigkeit, Harmonie, Disharmonie, Dysteleologie.

Tenebrionidae 83.

Termiten s. *Eutermes*, *Leucotermes*, *Odontotermes*, *Rhinotermes*; Ursachen der Differenzierung der Kasten 87.

Termitenlarven s. Larven.

Termitodiscus Wasm. 83.

Termitomimus Trägh. 12, 15.

Termitomorpha Wasm., Bedeutung der starken Entwicklung der Kiefertaster 71.

Termitophilen, physogastre 12; s. auch *Aleocharinae*.

Termitophilie 2f.

Termitophya, Bedeutung der Fütterung derselben durch *Eutermes* 71.

Termitopsenius Wasm. 83.

Tetramorium Mayr 8.

Tetraponera Tessmanni Stitz, Exsudatorgane der Larven 9.

Theismus, theistische Weltauffassung 93, 125—136; Gottesbegriff desselben 125ff.; Einwendungen gegen denselben 126ff., 132ff.; Stellung desselben zur Entwicklungstheorie 127—132; zum Mendelismus 129ff.

Thiasophila Kraatz 56.

Thorictus Germ. 3.

Tierpsychologie s. Psychologie; die Gastpflege ein Problem der Tierpsychologie 116—124.

- Tineidenlarve mit Exsudatanhängen 16.
- Trichopsenius* Cas. 83.
- Trilobitideus* Raffr. 83.
- Trophallaxis (Nahrungsaustausch), Begriff derselben 7, 14f., 17ff., 21; bei carnivoren Ameisenlarven 7f.; Begründung derselben 7ff., 17ff.; morphologische Grundlagen derselben 7—10; Fehlen derselben bei der Symphylie 14f., 21f., 25, 96; Wahrscheinlichkeit derselben bei *Xenogaster* 15, 96; Verallgemeinerung derselben durch Wheeler 17ff.; Kritik derselben 18ff., 24ff., 96, 106; Wheelers Einwände gegen die Symphylie auf Grund der Trophallaxis 22—26.
- Trophidium (Wheeler, erstes Larvenstadium mit stark entwickelten Exsudatorganen) von *Pachysima* 9f.
- Trophobiose, Trophobionten 4, 12, 20, 22, 96, 122; Unterschiede derselben von der Symphylie 4, 14f., 21f., 25, 105; art- und fremddienliche Zweckmäßigkeit derselben 98ff.
- Trophocyten (Nährzellen) 9f.
- Trutztypus der Myrmecophilen 82, 85, 107.
- Umweltsfaktoren, ihr Einfluß auf die Modifikationen und die Mutationen der Instinkte 31, 131.
- Ursprung des Lebens, durch Urzeugung 132; durch sogenannte Schöpfung 132; durch kosmische Lebenskeime 132.
- Urzeugung, Urzeugungshypothesen, Unhaltbarkeit derselben 132.
- Vererbung, geschlechtsbegrenzte 25; latente 25, 36; Beziehung derselben zu den Genen 130ff.
- Vererbung erworbener Eigenschaften VI; in den Staaten der sozialen Insekten 30ff.; in der Entwicklung der Symphylie-Instinkte 30ff., 72, 99, 104, 112; in der Entwicklung der Instinkte 118.
- Vererbungsgesetze, organisch-psychische 43, 117f.; s. auch Gene.
- Vererbungslehre, moderne, ihr Artbegriff s. Art; experimentelle Vererbungslehre s. Mendelismus; Vereinbarkeit der morphologischen Vererbungslehre mit der physiologischen 129.
- Vererbungsträger, die Keimzellen als Vererbungsträger 30f.; die Chromosomen als materielle Vererbungsträger 129f.; s. auch Gene.
- Verschiedenes Verhalten der Herren und der Sklaven in den *sanguinea*-Kolonien gegenüber *Lomechusa* s. Instinktmodifikation, Instinktregulation.
- Verwechslungshypothese, Unhaltbarkeit derselben 98f., 108f., 119ff.
- Vespa* L., Larven derselben und ihre Trophallaxis 17.
- Viviparität von *Lomechusa strumosa* und *Atemeles pubicollis truncicoloides* 35.
- Vitalismus 131; s. auch Gene, Lebensprinzip.
- Weibchenformen von *F. sanguinea*, dolichoptere und brachyptere und ihr Zusammenhang mit den Macropseudogynen 37f.
- Weltauffassung s. Monismus, Theismus.
- Weltseele, Weltvernunft, supraindividuelle 92, 125f., 133f.; s. auch Psychomonismus.
- Wirte der *Lomechusini* 47—51; Käferwirte (Winterwirte) und Larvenwirte (Sommerwirte) 51f., 55ff., 66, 67ff., 70, 72, 98ff.; normale und anormale Wirte 49, 70, 98.
- Wunder, Begriff desselben 128.
- Xenocephalus* Wasm. 83.
- Xenodusa* Wasm. 49ff., 51—57, 59, 64ff., 67, 69, 74, 78, 105; ihre Gattungsmerkmale durch sekundäre Anpassung an *Camponotus* entstanden 53, 65, 74, 105; Ursprung der Doppelwirtigkeit von *Xenodusa* 74, 78.
- Xenodusa angusta* Fall 50.
- *Caseyi* Wasm. 50, 52.
- *cava* Lec. 49f., 52; var. *reflexa* Wasm. 50.

Xenodusa cava-Gruppe, Revision derselben 50.
 — *montana* Cas. 49f.; var. *hirsuta* Wasm. 50
 — *reflexa* Walk 49f.

— *Sharpi* Wasm. (*Pseudolomechusa*) 51f.;
 56f., 59.

Xenogaster Wasm. 12, 15, 71; bei *X. inflata* Wasm. wahrscheinlich eine mit Nahrungsaustausch verbundene Symphilie 15, 96; Beleckung und Fütterung aus dem Munde von *Eutermes* 71.

Zahlwahrnehmung bei Ameisen 81.

Zentralkolonien der größeren *Atemeles*-Arten 52.

Zoocecidien s. Pflanzengallen.

Zoogeographische Verteilung der *Lomechusini* und ihre Bedeutung für die Stammesgeschichte 47—52, 54, 59, 67.

Zuchtwahl, natürliche, s. Naturzüchtung; instinktive der Ameisen und der Termiten s. Amikalsektion; künstliche Zuchtwahl des Menschen 80f.

Zweckmäßigkeit, biologische Einteilung derselben nach Becher 90; die Zweckmäßigkeit kein Scheinproblem 91f.; Ein-

wendungen gegen die Zweckmäßigkeit in der Natur 132ff.; s. auch Harmonie, Disharmonie, Dysteleologie.

Zweckmäßigkeit in der Gastpflege der Ameisen 93—134; selbstdienliche 90, 96, 111ff., 123, 134; artdienliche 90, 96, 109ff., 112ff., 123f., 134; fremddienliche s. unten.

Zweckmäßigkeit, fremddienliche, der Pflanzengallen 89ff., 99, 128f., 134; im Tierreich 90f.; in der Kuckuckspflege 96ff.; in der Blattlauspflege der Ameisen 95f.; in der Trophobieose 96; in der Gastpflege der Ameisen und der Termiten 94ff., 97ff., 101, 110f., 112f., 116f., 119, 123f., 126, 134; als Beweis für die Ohnmacht der Naturzüchtung 101—103, 107f., 116f.; Entstehung der fremddienlichen Zweckmäßigkeit in der Gastpflege 101—113, 116f., 119—124, 126—135; philosophische Probleme in der fremddienlichen Gastpflege 111—136.

Zweigkoloniebildung bei *Formica sanguinea* und ihre Bedeutung für die Verbreitung von *Lomechusa* 37, 40.

Tafelerklärung¹⁾

Tafel I

- Fig. 1. *Lomechusa strumosa* F. mit aufgerolltem Hinterleib. 7 : 1. Bei *Formica sanguinea* Latr., Exaten. (Leitz Micros. 42, ProjectionSOC. 2*.)
- „ 2. *Lomechusa strumosa* F. mit ausgestrecktem Hinterleib, um die gelben Haarbüschel des Hinterleibes zu zeigen. 7,5 : 1.
- „ 3. *Lomechusa mongolica* Wasm. (Type). 8 : 1. Bei „*Formica sanguinea* Latr.“ N. Mongolei (Leder!). (Leitz Micros. 42, ohne Ocular.)
- „ 4. *Lomechusa minor* Reitt. (Cotype). 8 : 1. Bei *Formica* sp. N. Mongolei (Leder!) (Aufnahme wie Fig. 3.)
- „ 5. *Atemeles emarginatus* Payk. 8 : 1. Bei *Myrmica scabrinodis* Nyl. Luxemburg. (Wie Fig. 3.)
- „ 6. *Atemeles paradoxus* Grav. 8 : 1. Bei *Polyergus rufescens* Latr. mit *F. rufibarbis* als Sklaven. Luxemburg. (Wie Fig. 3.)
- „ 7. *Atemeles pubicollis* Bris. 8 : 1. Bei *Formica rufa* L. var. *rufopratensis* For. Feldkirch i. Vorarlberg. (Klene!). (Wie Fig. 3.)
- „ 8. *Atemeles pubicollis* subsp. *Foreli* Wasm. (Type). 8 : 1. Bei *Formica sanguinea* Latr. Vogesen (Forel!). (Wie Fig. 3.)
- „ 9. *Atemeles pubicollis* subsp. *truncicoloides* Wasm. (Type). 8 : 1. Bei *Formica truncicola* Nyl. Lippspringe i. Westf. (Wie Fig. 3.)
- „ 10. *Atemeles pratensoides* Wasm. (Type) 8 : 1. Bei *Formica pratensis* Deg. Luxemburg. (Wie Fig. 3.)
- „ 11. *Xenodusa cava* Lec. 7 : 1. Bei *Camponotus ligniperda* var. *noveboracensis* Fitch. Prairie du Chien, Wisconsin (Muckermann!) (Wie Fig. 3.)
- „ 12. *Xenodusa montana* Cas. 8 : 1. Bei *Formica subpolita* var. *camponoticeps* Wheel. Gaston, Colorado (Wirtner!). (Wie Fig. 3.)
- „ 13. *Xenodusa Caseyi* Wasm. (Type) 8 : 1. Bei *F. subpolita* nov. var. Cañon City, Colorado (J. Schmitt!). (Wie Fig. 3.)
- „ 14. *Xenodusa (Pseudolomechusa) Sharpi* Wasm. (Type) 8 : 1. Bei *Camponotus senex auricomus* Rog. Cuernavaca, Mexiko (Flohr!). (Wie Fig. 3.)
- „ 15. Puppe von *Lomechusa strumosa*, Oberansicht. 7 : 1. (Leitz Micros. 42, Projectoc 2*.)
- „ 16. Untersicht derselben. 7 : 1. (Wie Fig. 15.)

¹⁾ Die Figuren sind sämtlich Originalphotogramme, aufgenommen mit Obernetter-Silber-Eosin-Platten (O. Perutz). Die Larven und Puppen wurden in feuchter Kammer aufgenommen. — Auf Taf. I sind leider die abstehenden Randborsten des Hinterleibes, die besonders für die verschiedenen *Atemeles*-Arten charakteristisch sind, und die auf den Vorlagen deutlich zu sehen waren, bei der autotypischen Reproduktion nicht zum Ausdruck gekommen.

Tafel II

- Fig. 17. Larve von *Lomechusa strumosa*, Stadium I. (1 mm.) 25 : 1. Exaten, ebenso auch die folgenden Stadien. (Leitz Micros. 24, Projectoc. 2*.)
- " 18. " " " " Stadium II. (2 mm.) 20 : 1. (Wie Fig. 17.)
- " 19. " " " " " III. (3,2 mm.) 12 : 1. (Wie Fig. 17.)
- " 20. " " " " " IV, jung. (5 mm.) 9,5 : 1. (Leitz Microsc. 42, Projectoc. 2*.)
- " 21. " " " " " IV, erwachsen. (10 mm.) 6,5 : 1. (Leitz Micros. 42, ohne Ocular.)
- " 22. Junge Larve von *Atemeles paradoxus*, Stadium II. (1,4 mm.) 32 : 1. Luxemburg. Zeiß AA, Projectoc. 2*, mit Gelbgrünscheibe Zeiß.) (Die Zahlen bedeuten die Segmente. Erklärung der Figur s. Nr. 205, S. 372.)
- " 23. Junge Larve von *Atemeles truncicoloides*, Stadium I—II. (1,6 mm, Oberansicht.) 20 : 1. Lippspringe. (Leitz Micros. 24, Projectoc. 2*.)
- " 24. Junge Larve von *Atemeles truncicoloides*, Stadium III. (2,3 mm.) 12 : 1. (Wie Fig. 23.)
- " 25. Erwachsene Larve von *Atemeles truncicoloides*, Stadium IV. (7,5 mm.) 7 : 1. (Leitz Micros. 42, Projectoc. 2*.)
- " 26. Erwachsene Larve von *Xenodusa cava*. 6,5 : 1. Bei *Formica incerta* Em. Colebrook, Connecticut (Wheeler!) (Leitz Micros. 42, ohne Ocular.)
- " 27. Erwachsene Larve von *Xenodusa montana*. 6,5 : 1. Bei *Formica neogagates* Em. Jallac, Lake Jahoe, Californien (Wheeler!). (Wie Fig. 26.)
- " 28. Horizontalschnitt durch den Kopf von *Lomechusa strumosa*. 72 : 1. (Zeiß Apochr. 16 mm, Compensoc. 4, Gelbgrünscheibe Zeiß.) (Färbung Haematoxylin-(Grenacher)-Eosin.) Der Schnitt zeigt die auffallende Kleinheit des Protocerebrums im Vergleich zu den sehr stark entwickelten optischen Ganglien.
- " 29. Optisches Ganglion und Auge von *Lomechusa*. 280 : 1. (Zeiß Apochr. 4 mm, Compensoc. 4, Gelbgrünscheibe Zeiß.) (Färbung Haematoxylin (Grenacher)-Eosin.) (Aus einem 7 μ dicken Schnitt, der auf den von Fig. 28 unmittelbar folgt.)
- " 30. Medianer Sagittalschnitt durch den Kopf von *Atemeles emarginatus*. 110 : 1. (Zeiß Apochr. 16 mm, Compensoc. 4, Gelbgrünscheibe Zeiß.) Man beachte das Gehirn; der supraoesophage Teil desselben ist nur wenig größer als der infraoesophage. Obwohl das Protocerebrum stärker entwickelt ist als bei *Lomechusa*, bleibt die Gehirnentwicklung doch sehr weit zurück hinter derjenigen der Arbeiterinnen von *Formica*.
- " 31. Eine der großen Drüsenzellen des adipoiden Drüsengewebes in der Schulterregion der Randrippe der Flügeldecken von *Chaetopisthes Assmuthi* Wasm. 850 : 1. (Zeiß Apochr. 2 mm, Homog. Immersion, Compensoc. 6, Gelbgrünscheibe Zeiß.) Die Photographie ist aufgenommen nicht aus einem Schnitt, sondern aus einem Ganzpräparat der Flügeldecke, welche mit Haemalaun-Eosin gefärbt, aufgehellt und dann in Canadabalsam eingebettet worden war; durch die doppelte Chitindecke hindurch ließen sich die Zellen in situ so schön photographieren.

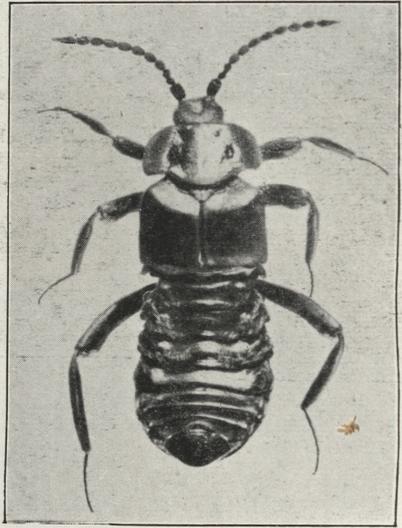
Druckfehlerberichtigung

Auf S. 4, Zeile 4 von unten lies ~~Einnietern~~ statt „Einnistern“.

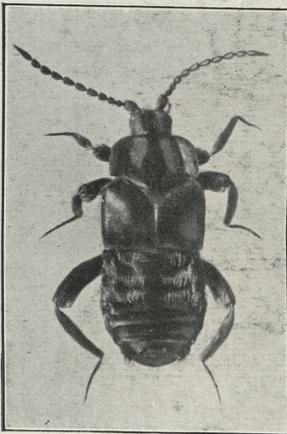




1



2



4



3



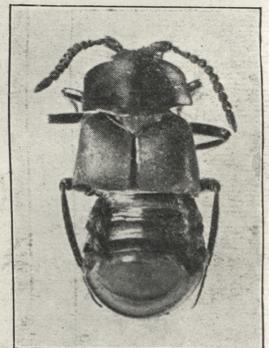
5



6



7



8

E. Wasmann phot.



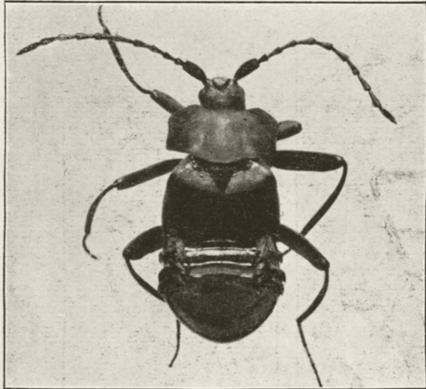
9



10



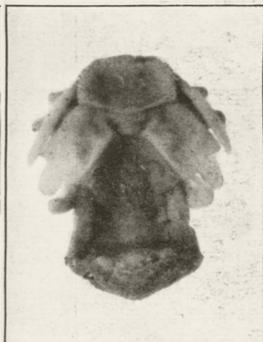
13



11



14



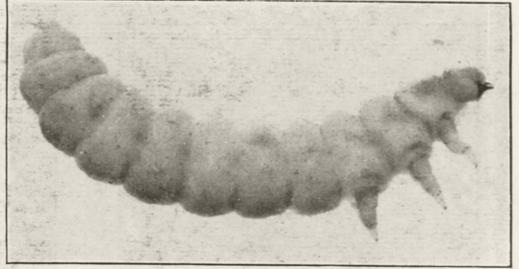
15



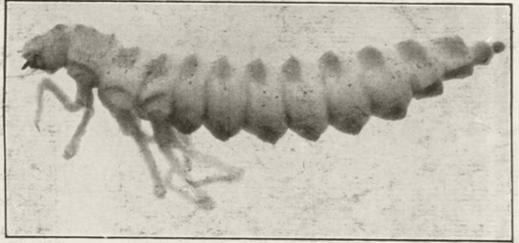
12



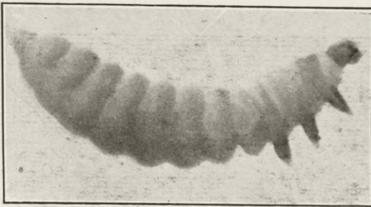
16



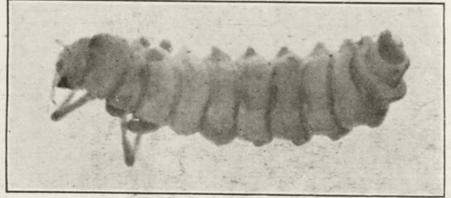
21



26



20



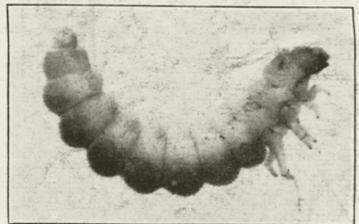
27



22



23



25



24



28



29



30



31





Polska Akademia Nauk
Biblioteka Instytutu im. M. Nenckiego

Sygnatura 2017876

