

Die philosophischen Probleme in der Gastpflege der Ameisen¹.

Wie sollen denn in der Gastpflege der Ameisen philosophische Probleme von besonderer Tragweite verborgen sein? Das ist doch nur ein winzig kleines Forschungsgebiet, mit dem sich bloß beschränkte Spezialisten befassen! Wir möchten lieber etwas hören über die philosophischen Pro-

¹ Die Gastpflege der Ameisen, ihre biologischen und philosophischen Probleme. (234. Beitrag zur Kenntnis der Myrmekophilen und Termitophilen.) Von Erich Wasmann S. J. 8° (XVI u. 162 S., mit zwei photographischen Doppeltafeln und einer Abbildung im Text.) Abhandlungen zur theoretischen Biologie, herausgegeben von Dr. Julius Schäzel, Professor an der Universität Jena, Heft 4. Berlin 1920, Borntraeger. M 20.— Wir zitieren diese Arbeit im folgenden mit „G“.

Während diese Arbeit in wissenschaftlichen Zeitschriften eine sachliche und zum Teil auch auf die philosophischen Probleme verständnisvoll eingehende Besprechung erfuhr, hat mein alter Kollege in der Ameisenkunde, Professor August Forel, es für nötig befunden, in den Monistischen Monatsheften (Hamburg, Juli 1921) in einer ziemlich erregten Kritik „Pater Wasmann. Wissenschaft und römische Kirche“ den theistischen Schlußfolgerungen entgegenzutreten, die ich im letzten Kapitel meiner Schrift gezogen hatte. Forel ist Agnostiker und vertritt den psycho-physischen Monismus, der Seele und Gehirnfunktion für zwei Seiten einer und derselben Realität ausgibt. Eine Widerlegung meiner Beweisführung wird man bei Forel vergebens suchen, wenn man nicht die widerspruchsvolle Behauptung, daß alles „Metaphysische“ für uns unerkennbar sei, als solche hinnehmen will. Da er sich jedoch darüber beschwert, daß ich die in seinem Buche „Der Hypnotismus“ und anderswo von ihm verteidigte psycho-physische Identitätstheorie in meiner Schrift nicht einmal erwähnt habe, sei hier kurz folgendes bemerkt: Die monistische Zweiseitentheorie, welche annimmt, daß Seele und Leib, psychisches und physisches Geschehen, nur zwei Erscheinungsweisen einer und derselben Realität seien, ist bereits längst durch Buse, Stumpf, Driesch usw. zu Grabe getragen. Ich habe ihr noch einen Nachruf gewidmet im 12. Kapitel der 1905 erschienenen dritten Auflage meines Buches „Instinkt und Intelligenz im Tierreich“ (250 ff.). Forel muß dieses Buch kennen, da er es von mir damals erhalten hat. Bereits 1903 hatte ich übrigens im Biologischen Zentralblatt (23. Band, Nr. 16 u. 17) in der Abhandlung „Die monistische Identitätstheorie und die vergleichende Psychologie“ mich mit jener Theorie auseinandergesetzt unter besonderer Berücksichtigung der von Forel für sie angeführten „Beweise“. Auch diese Abhandlung habe ich Forel seinerzeit zugesandt. Auf seinen 1905 im Biologischen Zentralblatt (25. Band, Nr. 14 u. 15) hierauf gegen mich gerichteten, keineswegs sachlichen Angriff „Naturwissenschaft und Aböbler

bleme, die in dem ganzen riesig großen Gebiet der modernen Biologie stecken; das wäre doch viel lohnender für unsere Denkarbeit als solche Kleinigkeitskrämerei! — Wer so sprechen würde, verriete wenig Vertrautheit mit der Bedeutung der biologischen Spezialforschung für die Naturphilosophie. Nicht allgemeine Reflexionen, die auf möglichst breiter, aber um so oberflächlicherer Grundlage ruhen, enthüllen uns am sichersten die geheimnisvollen Fäden, welche die biologischen Erscheinungen untereinander und mit dem gesamten Weltgeschehen verketten, sondern eine möglichst tief schürfende Erforschung der biologischen Einzelprobleme, geleitet von den Regeln eines streng logischen Denkens. Dafür, daß die tieferen Gesetzmäßigkeiten, welche einem einzigen jener Probleme zugrunde liegen, auch Zusammenhang haben mit den Gesetzmäßigkeiten anderer Probleme, ist durch die Einheit der Naturgesetze gesorgt, und wir können dann von dem durch sichere Forschungsergebnisse gewonnenen Standpunkte aus von diesen Einzelgesetzmäßigkeiten uns wenden zu den Beziehungen, die sie mit den Gesetzmäßigkeiten anderer Gebiete verbinden. So werden wir den richtigen Weg verfolgen, um von der Kenntnis des Einzelgültigen zur Kenntnis des Allgemeingültigen überzugehen, bis wir schließlich an der Schwelle der höchsten und letzten metaphysischen Probleme angelangt sind. Wer die wahre Einheitslehre der christlichen Weltanschauung kennt, muß das übrigens vollkommen selbstverständlich finden. Ein und derselbe Gott von unendlicher Weisheit und Macht ist ja das Zentrum des großen Kreises der Geschöpfe, von dessen Peripherie unzählige Radien ausgehen, die uns alle zu ein und demselben Zentrum hinführen müssen, weil sie alle von diesem einen Mittelpunkt ausstrahlen. Verfolgen wir also einmal einen dieser Radien mit Aufmerksamkeit. Mag er auch den bescheidenen Namen „Gastpflege der Ameisen“ führen und nur aus kleinen, unscheinbaren Wesen bestehen, die nicht den Körperumfang von Elefanten besitzen, so wird er uns darum doch nicht weniger sicher zum Zentrum hinleiten. Ja vielleicht bestätigt sich gerade hier das Wort Sinnes: *Natura maxime miranda in minimis*.

glaube?“ habe ich ebenfalls sofort in der nämlichen Zeitschrift (25. Band, Nr. 18) die gebührende Antwort gegeben in meiner Abhandlung „Wissenschaftliche Beweisführung oder Intoleranz?“ Auch diese Abhandlung hat Forel von mir persönlich erhalten. 1920 nochmals darauf zurückzukommen, war überflüssig; doppelt überflüssig wäre es 1921 wegen des von Forel in seiner letzten Kritik wiederum angesprochenen Tones. Wenn er am Schluß derselben die Bitte ausspricht, ich möchte ihm verzeihen, daß er mir Gutes mit Bösem vergelte, so komme ich diesem Wunsche gerne nach.

Die Gaspflege der Ameisen beschäftigt sich mit den sog. echten Gästen (Symphilen)¹ aus verschiedenen Insektenordnungen, welche von seiten ihrer Wirte eine wirkliche gaspliche Pflege genießen. Nicht bloß die Ameisen, sondern auch die Termiten, die fälschlich „weiße Ameisen“ genannt werden, haben ihre echten Gäste, deren Beziehungen jenen der Ameisengäste zu ihren Wirten ähnlich sind. Die echten Gäste umfassen jedoch nur einen verhältnismäßig kleinen Teil der gesetzmäßigen Ameisengäste und Termitengäste². Sie bilden nur eine der fünf biologischen Klassen der fremden Gesellschafter jener geselligen Insekten; neben ihnen gibt es eine weit größere Zahl von indifferent geduldeten und von feindlich verfolgten Einmietern, von eigentlichen Schmarozern, und endlich von Haustieren, die ihren Wirten als Nahrungsquelle dienen. Die echten Gäste, die größtenteils zu den Käfern gehören, bieten den Wirten, bei denen sie leben, nur eine angenehme Befriedigung der Naschhaftigkeit, indem sie aus bestimmten Exsudatororganen flüchtige Stoffe (Fettprodukte oder Drüsensekrete oder Elemente der Blutflüssigkeit) absondern. Deshalb werden sie von ihren Wirten eifrig beleckt, viele sogar aus deren Mund gefüttert und selbst die Larven mancher Arten gleich der eigenen Brut erzogen. Auf der höchsten Stufe des echten Gastverhältnisses stehen die Kurzflügler aus der Gruppe der *Lomechusini*. Durch dreißigjährige Beobachtungen und Versuche habe ich die Lebensweise dieser interessantesten echten Gäste und ihre Beziehungen zu den Ameisen erforscht und die Ergebnisse meiner Studien mit jenen einiger anderer Biologen in der eingangs erwähnten Arbeit über die Gaspflege³ kurz zusammengefaßt. Viele Hunderte von Einzelbeobachtungen ruhen übrigens noch unveröffentlicht in meinen stenographischen Tagebüchern. Den Gegenstand unserer vorliegenden Untersuchung bildet also abermals nur ein kleiner Ausschnitt aus dem kleinen und doch so großen Gebiete der Myrmekophilienkunde! Da jedoch das Gastverhältnis der *Lomechusini* zu *Formica* und ihren andern Wirten aus der Ameisenfamilie am besten erforscht ist

¹ Von *συν-φιλία*, Freundschaftsverhältnis, weil die echten Gäste von ihren Wirten freundlich behandelt werden. ² Siehe G., Einleitung.

³ Siehe auch das Literaturverzeichnis am Schlusse jener Arbeit. Hier seien nur erwähnt: Selbstbiographie einer *Lomechusa* (diese Zeitschrift 51 [1897], 1. Heft, 69 ff.; zweite Auflage Wien 1911); Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie³ (1906), 10. Kap., 337 ff.; Über das Wesen und den Ursprung der Symphilie (Biolog. Zentralblatt XXX, 1910, Nr. 3—5); Neue Beiträge zur Biologie von *Lomechusa* und *Atemeles* (Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie CXIV [1915], 2. Heft, 233—402 mit zwei Doppeltafeln und einer statistischen Karte).

und zugleich die höchste bisher bekannte Stufe der Symbiose darstellt, ist es besonders geeignet, uns das Problem der Gastpflege der Ameisen zu entzleiern. Selbstverständlich kann dies hier nur in wenigen Zügen versucht werden. Wer mehr verlangt, sei auf die obige Originalarbeit verwiesen.

1. Geben wir zuerst einen Überblick über die betreffenden Tatsachen. Die *Lomechusini* sind 4—6 mm lange, rotbraune Käfer aus der Familie der Staphyliniden und der Unterfamilie der Aleocharinen, von breiter Körpfergestalt¹. An der Seite des gewöhnlich hoch aufgerollt getragenen Hinterleibes sitzen gelbe Haarbüschel, zwischen denen das Exsudat abgeseondert wird, das die Ameisen so sehr lieben. Systematisch und biologisch gliedern sie sich in die drei Gattungen: *Lomechusa*, *Atemeles* und *Xenodusa*. Die beiden ersteren bewohnen das paläarktische Gebiet Europas und Asiens, die letztere das nearktische Gebiet Nordamerikas. *Lomechusa* ist einwirtig; der ganze Lebenslauf ihrer Arten spielt sich bei je ein und derselben Wirtsameise aus der Gattung *Formica* ab. *Atemeles* und *Xenodusa* hingegen sind doppelwirtig; sie machen ihre Entwicklung zwar ebenfalls bei bestimmten Arten von *Formica* durch, die frischentwickelten Käfer greifen aber dann regelmäßig zum Wanderstabe und gehen zu Arten einer andern Ameisengattung über, bei denen sie bis zum nächsten Frühjahr bleiben; *Atemeles* wandert zu Arten der Gattung *Myrmica*, *Xenodusa* zu Arten der Gattung *Camponotus*. Die Angehörigen dieser drei Käfergattungen werden zwar von ihren sämtlichen gesetzmäßigen Wirten eifrig beleckt und aus dem Munde derselben gefüttert; ihre Larven werden jedoch nur bei *Formica* erzogen. Daher bezeichnet man die betreffenden *Formica* als die „Larvenwirte“ von *Atemeles* und *Xenodusa*, dagegen *Myrmica* bzw. *Camponotus* als ihre „Käferwirte“. Die Arten der einwirtigen Gattung *Lomechusa* haben natürlich ein und dieselbe *Formica*-Art als Larvenwirt und als Käferwirt.

Die Verteilung der Arten der *Lomechusini* auf ihre betreffenden Wirtsarten ist eine durchaus gesetzmäßige². So kommt beispielsweise *Lomechusa strumosa* in Europa und Asien nur bei der blutroten Raubameise (*Formica sanguinea*) gesetzmäßig vor; letztere nennt man daher ihre „normale Wirtsameise“. Besonders auffallend ist, daß die Arten und Rassen der Gattung *Atemeles*, welche die Herbst- und Winterseason unterschiedslos

¹ Siehe G., die Tafeln und Textfigur (Fütterung von *Atemeles* durch *Formica*).

² Siehe die ökologische Tabelle in G. 47 ff.

bei verschiedenen Rassen der roten Knotenameise (*Myrmica rubra*) zu bringen, wo man nicht selten in einem Nest verschiedene *Atemeles*-Arten beisammen antrifft, trotzdem streng verschiedene Farbenwirte aus der Gattung *Formica* haben, zu denen sie im Frühjahr zurückkehren und bei denen sie ihre Farben erziehen lassen. So beherbergt beispielsweise in freier Natur *Formica fusca* nur den *Atemeles emarginatus*, *F. rufibarbis* nur den *At. paradoxus*, *F. rufa* nur den *At. pubicollis*, *F. truncicola* nur den *At. truncicoloides*, *F. pratensis* nur den *At. pratensoides*.

Hier setzten meine zahlreichen Versuche über die „internationalen Beziehungen“ der *Lomechusini* ein, um in künstlichen Beobachtungsnestern auf dem Wege des Experimentes — durch sog. Substitutionsversuche — die Frage zu beantworten: Wie gestaltet sich das Verhältnis dieser Käfer zu den Ameisen, wenn man sie zu fremden Wirtskolonien der nämlichen Art oder zu fremden Wirtsarten versetzt? Das Ergebnis war, daß beispielsweise *Lomechusa strumosa* für alle Kolonien von *Formica sanguinea* vollkommen „international“ ist, d. h. sie wird stets unmittelbar aufgenommen und gastlich gepflegt und erzogen, sogar in solchen Kolonien, welche sicher vorher noch nie eine *Lomechusa* befaßt hatten. Ebenso verhält sich *F. fusca* gegenüber *Atemeles emarginatus* und dessen Farben, *F. rufibarbis* gegenüber *At. paradoxus* und dessen Farben usw. Die verschiedenen *Formica*-Arten und -Rassen besitzen somit erbliche instinktive Neigungen zur Pflege und Zucht bestimmter Arten und Rassen der *Lomechusini*.

Andererseits ergaben jene Versuche über die internationalen Beziehungen aber auch, daß diese erblichen Gastpflegeinstinkte ausschließlich nur auf die eigene Art oder Rasse der *Lomechusini* sich beziehen. Setzt man z. B. eine *Lomechusa strumosa* in eine selbständige Kolonie von *Formica fusca*, so wird sie feindlich angegriffen. Ebenso ergeht es einem *Atemeles emarginatus* oder *paradoxus*, den man in eine Kolonie von *Formica sanguinea* versetzt — falls letztere Kolonie nicht relativ zahlreiche *fusca* bzw. *rufibarbis* als Sklaven besitzt. Wenn die Sklaven dem ihnen erblich zugehörigen Gaste zuerst begegnen und ihn gastlich aufgenommen haben, wird er auch von den *sanguinea*, die ihn sonst zerreißen würden, freundschaftlich behandelt. Analog hierzu zeigt sich die merkwürdige Erscheinung, daß in den Kolonien von *F. sanguinea* der normale Gast der Herrenart, *Lomechusa strumosa*, auch von den Sklaven (*fusca* oder *rufibarbis*) gewöhnlich ebenso gastlich gepflegt und erzogen wird wie von

den Herren, obwohl die genannten kleinen *Formica* in ihren selbständigen Kolonien sich gegen die Aufnahme des nämlichen Gastes ablehnend verhalten. Die in gemischten Kolonien lebenden Ameisen können also durch den Einfluß ihrer zu einer andern Art gehörigen Gefährtinnen die Pflege eines neuen, ihnen erblich unbekannten echten Gastes durch „Instinktregulation“ lernen¹. Sogar in einfachen (ungemischten) Kolonien, wo der Einfluß von Gefährtinnen einer fremden Art ausgeschlossen ist, vermögen die Ameisen unter günstigen Verhältnissen einen ihnen erblich unbekannten echten Gast, den sie bei seinem ersten Erscheinen feindlich angriffen, allmählich durch die Sinneserfahrung der Einzelameise als einen angenehm zu belebenden Gesellschafter kennenzulernen, wodurch die ursprünglich feindliche Behandlungsweise desselben in eine freundschaftliche umgewandelt werden kann.

Diese doppelte Gruppe von Tatsachen zeigt uns klar zwei verschiedene Gruppen von Instinktaußerungen im Verhalten der Ameisen zu ihren echten Gästen:

1) Spezifische, die als ein Erbgut der ganzen betreffenden Ameisenart oder -rasse sich darstellen und als solche unabhängig sind von der individuellen Sinneserfahrung der einzelnen Ameise.

2) Individuelle, welche von der Einzelameise auf Grund ihrer psychischen Veranlagung neu erworben werden.

Es steht somit in offenbarem Widerspruch mit den biologischen Tatsachen, wenn Wheeler noch 1918 das ganze instinktive Verhalten der Ameisen gegenüber ihren echten Gästen nur für slight ontogenetic modifications ihrer psychischen Betätigung erklären wollte. Denn es gibt außer den individuellen Instinktabänderungen tatsächlich auch spezifische Sympathie-Instinkte in der Gastpflege der Ameisen, die zum erblichen Spezies- oder Rassencharakter der betreffenden Ameise ebenso gut gehören wie deren körperliche Art- oder Rassenmerkmale. Sie sind, um mit der modernen Vererbungslehre zu sprechen, ein Element der genotypischen Konstitution (der Erbanlage), während die individuellen Instinktmodifikationen zu den phänotypischen Erscheinungen gehören.

¹ Zahlreiche Beispiele für diese psychologisch so interessanten Instinktregulationen siehe in meiner Schrift „Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen“² (Stuttgart 1909) 147 f.; ferner G. 44 ff. 166. Über den Einfluß der Geruchswahrnehmung der Ameisen auf ihr Verhalten zu den echten Gästen siehe „Die psychischen Fähigkeiten“² 117 ff. und G. 41 65 119 ff.

Auf der Grundlage dieser sicher festgestellten Ergebnisse erhebt sich nun die Frage: Wem nützen denn jene spezifischen Gastpflegeinstinkte der Ameisen? Zu wessen Vorteil sind sie da? Auch hierauf geben uns die Beobachtungstatsachen eine unzweideutige Antwort. Von der Gastpflege der Käfer aus der Gruppe der *Lomechusini* haben die *Formica* zwar eine besondere Annehmlichkeit, welche ihrer Raushaftigkeit erwächst aus der Beledung der gelben Haarbüschel dieser Gäste; einen Ernährungsvorteil für ihre Kolonie ziehen sie hieraus jedoch nicht¹. Aus der Pflege der Larven jener Käfer entsteht ihnen aber nicht bloß kein Nutzen, sondern nur ein großer Schaden. Denn jene Käferlarven sind tatsächlich die gefährlichsten Feinde der Ameisenbrut, weil sie namentlich in ihren jüngsten Entwicklungsstadien die Eierklumpen und jungen Larven ihrer Wirte massenhaft auffressen und, wenn sie größer geworden sind, so unersättlich aus dem Munde ihrer Wärterinnen sich füttern lassen, daß der Proviant für die Ernährung der eigenen Larven durch jene Rudusbrut aufgezehrt wird. Überdies wendet sich der Brutpflegetrieb der Ameisen in den *Lomechusa* oder *Atemeles* züchtenden Kolonien immer einseitiger den Adoptivlarven zu, so daß die eigene Brutpflege, besonders jene der weiblichen Larven, vernachlässigt wird und psychologisch entartet. Die Folge hiervon ist, daß die betreffenden Kolonien nicht bloß für die Fortpflanzung der Art ausgegalltet werden, sondern schließlich auch selber zugrunde gehen, indem es zur Erziehung von krüppelhaften Mischformen von Weibchen und Arbeiterinnen (den sog. Pseudogynen) kommt, mit deren Überhandnehmen die Kolonie ausstirbt. Es kann daher kein Zweifel darüber bestehen, daß die *Formica* in den *Lomechusini* ihre schlimmsten Feinde selber züchten².

Bei der Zucht der *Atemeles* wird den *Formica* nicht einmal die Annehmlichkeit zuteil, die in ihrem Neste sich entwickelnden jungen Käfer später beledet zu können. Denn diese laufen ja sofort weg, um zu den *Myrmica*, den geschworenen Feinden der *Formica*, überzugehen, und letztere haben das Nachsehen; ihre ganze „opfervolle“ Larvenpflege dieser Gäste war „für die Raqe“ und hat ihnen nur Schaden für die eigene Kolonie gebracht.

Dagegen ziehen die Käfer aus der Gruppe der *Lomechusini* aus ihrem Symphylieverhältnis zu den Ameisen und insbesondere zu *Formica*

¹ Wheelers Versuch, die Gastpflege der Ameisen auf Nahrungsaustausch (Trophallaxis) zwischen Gast und Wirt zurückzuführen, entbehrt der tatsächlichen Grundlage in den Erscheinungen der Symphylie; siehe G. Kap. I.

² Siehe hierüber besonders meine oben zitierte Arbeit „Neue Beiträge“ (1915)

den größten Nutzen. Sie verdanken ihm einfach alles, was sie sind und haben. Sie sind nach ihrer ganzen körperlichen Organisation und psychischen Veranlagung ihren Wirten „angepaßt“ und erhalten für das Kostgeld ihrer angenehmen Exsudate Wohnung, Nahrung und Lerbenerziehung in der freigebigsten Weise. Die Gastpflege durch die Ameisen ist für sie tatsächlich zur Daseinsbedingung geworden, von der ihr eigenes Leben und die Erhaltung ihrer Art abhängt.

Die Antwort auf die Frage cui bono? lautet somit: Die erblichen Gastpflegeinstinkte der *Formica* für bestimmte Arten und Rassen der *Lomechusini* dienen nicht der eigenen, sondern einer fremden Art, nämlich derjenigen ihrer Gäste. Diese Instinkte sind somit wesentlich fremddienlich. Das ist eine feststehende biologische Tatsache, keine kühne Spekulation.

2. Nun kommen aber die Probleme. Sie erheben sich in so reicher Fülle, daß wir eine Auswahl treffen müssen, da sie unmöglich hier alle auch nur angedeutet werden können. Es sind mannigfache teils biologische, teils biologisch-philosophische Probleme, und aus letzteren erwachsen endlich auch rein philosophische Probleme höherer Ordnung. Sie gruppieren sich um das eine Zentralproblem: die Entwicklung des echten Gastverhältnisses. Wir müssen nämlich sowohl die Gäste, die Käfer aus der Gruppe der *Lomechusini*, in ihrer heutigen morphologischen und instinktiven Eigenart, als auch die auf die Pflege und Zucht dieser Gäste bezüglichen Instinkte der *Formica* als etwas seit dem Beginne der Tertiärzeit stammesgeschichtlich Gewordenes betrachten und untersuchen, auf welcher Grundlage und durch welche Ursachen sich die Entwicklung wahrscheinlich vollzogen hat.

Das Problem der Entwicklung der Symphilie (des echten Gastverhältnisses) muß also von doppeltem Gesichtspunkte aus geprüft werden: erstens von seiten der Gäste, und zweitens von seiten der Wirte. In ersterer Hinsicht lautet es: Wie haben sich die symphilen Anpassungscharaktere der Käfer entwickelt, durch welche sie körperlich und instinktiv zu „echten Gästen“ ihrer Wirte geworden sind? In letzterer Hinsicht lautet es: Wie haben sich die erblichen Symphilie-Instinkte der Wirte entwickelt, welche auf bestimmte Arten und Rassen jener echten Gäste sich beziehen?

Die erste dieser beiden Fragen können wir hier auf Grund unserer Originalarbeit¹ nur kurz zusammenfassend beantworten. Die Entwicklung

¹ G. Rap. III IV V.

der Symphilie auf seiten der Gäste beruht auf inneren Entwicklungsur Ursachen, auf der Mutabilität der Erbanlagen (Gene), welche die Anpassungsfähigkeit der Gäste in somatischer und psychischer Beziehung bedingen. Sie wird aber in ihrer Richtung geleitet durch äußere Ursachen, welche auf die Gäste aktiv einwirken. Diese äußeren Ursachen sind hauptsächlich zwei, die beide tatsächlich nachweisbar sind: die Amikalselektion und die funktionelle Reizwirkung. Die Amikalselektion (Freundesauslese) ist die instinktive Zuchtwahl, welche von den Wirten gegenüber ihren Gästen ausgeübt wird durch Bevorzugung der ihnen wegen ihrer Exsudate und ihres ganzen Benehmens angenehmeren Gesellschafter¹. Mit der Amikalselektion ist die funktionelle Reizwirkung innig verbunden, welche die Wirte teils direkt durch Belegung der Gäste teils indirekt durch Fütterung derselben auf die Entwicklung der symphilen Anpassungscharaktere ihrer Pfleglinge ausüben. Die funktionelle Reizwirkung beruht somit auf einer aktiven Betätigung der Amikalselektion, und die Amikalselektion ihrerseits ist eine aktive Betätigung der Gastpflegeinstinkte der Wirte gegenüber ihren Gästen. Daher lautet das Ergebnis: Die echten Gäste der Ameisen (und der Termiten) sind ein Züchtungsprodukt der Symphilie-Instinkte ihrer Wirte. Insbesondere sind die *Lomechusini* als ein Züchtungsprodukt der Symphilie-Instinkte von *Formica* aufzufassen².

Wenden wir uns jetzt zur zweiten Hauptfrage: Wie haben sich die Symphilie-Instinkte auf seiten der Wirte entwickelt? Wie haben sich insbesondere die erblichen Symphilie-Instinkte bestimmter Arten und Rassen von *Formica* für bestimmte Arten und Rassen der *Lomechusini* stammesgeschichtlich ausgebildet?³

Nicht umsonst wurde oben so nachdrücklich hervorgehoben, daß die Existenz spezifisch begrenzter erblicher Gastpflegeinstinkte eine unbestreitbare biologische Tatsache ist. Daher muß ihre Entwicklung auch möglich gewesen sein, mag auch die Erklärung derselben auf große theoretische Schwierigkeiten stoßen. Wir werden also die Frage zu beantworten

¹ Die Amikalselektion darf somit nicht verwechselt werden mit Darwins Naturalselektion, weil sie im Gegensatz zu letzterer eine positive Form der Auslese ist, nicht bloß eine negative. Der Naturzüchtung kommt bei der Entwicklung der symphilen Anpassungscharaktere nur eine sehr bescheidene Rolle zu; siehe G. 80—86.

² G. 6 79 89 104.

³ G. Kap. II IV VII.

haben: Wie konnte der normale Brutpflegeinstinkt der Ameisen sich auf die Pflege und Zucht bestimmter echter Gäste im Laufe der Stammesgeschichte so ausdehnen, daß spezifische Sympathie-Instinkte als erbliche Differenzierungen jenes Brutpflegeetriebes entstanden? Wie konnte dies geschehen, obwohl die betreffenden Ameisenkolonien von ihrer Gastpflege nicht bloß keinen Nutzen für die eigene Arterhaltung haben, sondern im Gegenteil durch sie letzten Endes schwer geschädigt werden? Wie konnte es ferner geschehen, daß gerade in der Gattung *Formica*, welche doch eine der höchststehenden Ameisengattungen namentlich in psychischer Beziehung ist, erbliche Instinkte zur Zucht ihrer schlimmsten Feinde sich entwickelten?

Beginnen wir mit der letzten Frage. Die Tatsache, daß sämtliche *Lomechusini*, auch die doppelwirtigen Gattungen *Atemeles* und *Xenodusa*, die als Käfer die Hälfte ihres Lebens regelmäßig bei andern Wirtsgattungen zubringen, dennoch ihre Larven stets nur bei *Formica* erziehen lassen, weist uns nicht bloß darauf hin, daß *Formica* stammesgeschichtlich als die ursprüngliche Wirtsgattung der *Lomechusini* anzusehen ist, sondern sie erschließt uns auch den tieferen psychologischen Grund dieser Erscheinung. Gerade weil *Formica* vermöge ihrer höheren psychischen Begabung einen höheren Grad der Bildsamkeit (Plastizität) der erblichen Instinkte besitzt, konnte bei ihr eine Ausdehnung der eigenen Brutpflege auch auf die Larven jener echten Gäste erfolgen, was bei den andern Ameisengattungen nicht der Fall war. So müssen wir also gerade die höhere psychische Begabung von *Formica* als die eigentliche Grundlage ansehen, weshalb bei ihr die spezifischen Gastpflegeinstinkte den höchsten Grad der Entwicklung erreichen konnten¹. Auf die tierpsychologische Seite dieser Frage werden wir übrigens noch zurückkommen; hier haben wir uns noch mit dem entwicklungstheoretischen Problem zu beschäftigen.

Neue erbliche Instinkte können nur dann auftreten, wenn in der genotypischen Konstitution der Fortpflanzungsgeschlechter einer Tierart Mutationen der psychischen Anlage entstehen, welche die Instinktätigkeit in neue Bahnen lenken. Spezifische Gastpflegeinstinkte als erblich gewordene Differenzierungen des Brutpflegeetriebes der Ameisen in bezug auf neue Objekte (bestimmte echte Gäste) sind somit nur dann denkbar, wenn in der Keimesanlage der Fortpflanzungsgeschlechter — in den geheimnisvollen

¹ G. 70 73 f.

Genen derselben — eine entsprechende Mutation sich vollzogen hat. Hier liegt die theoretische Schwierigkeit verborgen, welche lautet: ist ein Zusammenhang denkbar zwischen den individuellen Instinktmifikationen der Arbeiterameisen und den spezifischen Instinktmutationen der Fortpflanzungsgeschlechter? Wir sahen ja, daß die Ameisen, namentlich die *Formica*, durch sinnliche Erfahrung der Einzelindividuen tatsächlich neue echte Gäste kennenlernen und ihre Brutpflege auf sie ausdehnen können. Hierbei handelt es sich um individuelle Instinktabänderungen, welche wir von den spezifischen scharf unterschieden haben (s. oben S. 101). Erstere sind als solche nicht erblich, mögen sie sich noch so oft im Leben der einzelnen Ameise wiederholen; letztere dagegen sind erblich, wie aus der tatsächlichen Existenz spezifischer Gastpflegeinstinkte hervorgeht. Andererseits können wir unmöglich annehmen, daß die spezifischen Symphylie-Instinkte unabhängig von den individuellen Instinktmifikationen der Arbeiterinnen auftraten, welche im Leben der Einzelameise durch die Plastizität ihrer Instinktanlage erworben wurden. Mit andern Worten: wir müssen hier eine Vererbung erworbener Eigenschaften zu Hilfe nehmen.

Gegen die Möglichkeit einer solchen Vererbung, insbesondere in den Kolonien der geselligen Insekten, sind scheinbar durchschlagende Einwände von Weismann und andern erhoben worden, welche sich in den Satz zusammenfassen lassen: Die neutralen Kasten (Arbeiterinnen usw.), welche die neuen Instinktmifikationen individuell erwerben, pflanzen sich nicht fort; die Männchen und Weibchen dagegen, die sich fortpflanzen, beteiligen sich nicht an der Erwerbung jener neuen Instinktmifikationen. Also ist eine Vererbung erworbener Eigenschaften in den Insektenstaaten ausgeschlossen. Wie ist diese Schwierigkeit zu lösen?

Wenn auch eine direkte Vererbung individueller Instinktabänderungen der Arbeiterinnen nicht möglich ist, so scheint doch eine indirekte Vererbungsmöglichkeit vorhanden zu sein. In den Kolonien der Ameisen, besonders bei *Formica*, ist die Parthenogenese eine ziemlich häufige Erscheinung. Aus den unbefruchteten Eiern der Arbeiterinnen gehen hier Männchen hervor¹, die ihrerseits wiederum beim Paarungsflug mit den Weibchen anderer Kolonien sich kreuzen und durch sog. latente Vererbung die

¹ Bei *Formica* stets nur Männchen. Bei *Lasius* und einigen anderen Gattungen sind seltene Fälle von parthenogenetischer Erzeugung von Arbeiterinnen beobachtet; siehe G. 32 f. über die Parthenogenese bei Ameisen und ihre Bedeutung für das Vererbungsproblem.

Arbeiteranlagen ihrer Erzeuger auf die Arbeiternachkommenschaft derselben übertragen können. Hierzu kommt noch, daß auch die jungen Weibchen in den *sanguinea*-Kolonien gelegentlich an der Pflege von *Lomechusa* sich beteiligen, bevor die betreffende Kolonie die Erziehung ihrer eigenen Fortpflanzungsgelechter zugunsten der *Lomechusa*-Erziehung aufgegeben hat, was meist erst nach mehreren Jahren geschieht. Aber — so wird man mit Recht entgegenen — bei den erworbenen Instinktmodifikationen der Arbeiterinnen ebenso wie bei jenen der Weibchen gähnt noch immer die alte Kluft zwischen der individuellen Abänderung der Instinkt-tätigkeit und der Fähigkeit, diese Abänderung zu vererben; es fehlt noch immer die Brücke, die zu den Erbanlagen in den Keimzellen führen muß.

Um diese Brücke zu schlagen, kann vielleicht die folgende „trophische Hypothese“ dienen¹. Die den Ameisen so angenehme Beledung der Exsudatorgane ihrer echten Gäste hat zwar für die Wirte keinen Nährwert, wohl aber einen Reizwert als Genußmittel und als Antrieb zur Pflege dieser Gäste. Nehmen wir an, daß bei jener Beledung bestimmte chemische Reizstoffe (Enzyme?) in den Kropf der beledenden Ameise aufgenommen werden, der als Nahrungsspeicher — als „sozialer Magen“ Forels — für die Fütterung der andern Nestgenossen dient. Jene Reizstoffe werden dann bei der Fütterung der Fortpflanzungsgelechter der Ameisen und ihrer Larven diesen auf dem Ernährungswege mitgeteilt und können den Stoffwechsel derselben so beeinflussen, daß in den Keimzellen der Fortpflanzungsindividuen die Anlage des Nervensystems und die mit ihr zusammenhängende Instinktanlage modifiziert wird. So wäre es denkbar, daß durch die anfangs nur individuelle und gleichsam zufällige Ausdehnung der Brutpflege der Ameisen auf neue echte Gäste eine Beschaffenheitsänderung der Gene und hiermit die Entwicklung neuer spezifischer Gastpflegeinstinkte herbeigeführt würde². Die eigentliche Ursache für die Bildung neuer erblicher Instinktänderungen ist selbstverständlich nur in der Mutabilität der Gene des Keimplasmas zu suchen, welche die somatisch-psychischen Erbanlagen darstellen; aber die aktuellen Mutationen können auf dem

¹ C. 31 104. Über die chemische Beschaffenheit des Exsudates der Symphilen siehe G. 13 f.

² Vgl. hierüber B. Dürken und H. Salsfeld: Die Phylognese, Fragestellungen zu ihrer exakten Erforschung (Berlin 1921), 2.—5. Kap. Wenn wir mit Dürken annehmen, daß die karyogene Vererbung durch eine plasmogene vorbereitet wird (Schwellenhypothese), liegt es um so näher, daß durch trophische Einflüsse erbliche Veränderungen eingeleitet werden können.

Ernährungswege in bestimmter Richtung ausgelöst werden durch die aus den Exsudatororganen der Gäste stammenden Reizstoffe. Daß durch Beeinflussung des organischen Stoffwechsels auch die Entwicklung neuer erblicher Instinktmutationen (durch „somatische Induktion“) veranlaßt werden kann¹, ist an und für sich nicht geheimnisvoller, als der Zusammenhang der psychischen mit der organischen Entwicklung in der Tierwelt überhaupt es ist. Die Entstehung neuer Gastpflegeinstinkte durch Vererbung erworbener Eigenschaften bleibt zwar eines der schwierigsten deszendenztheoretischen Rätsel, aber unlösbar ist es nicht.

In einer folgenden Abhandlung werden wir uns mit dem teleologischen Problem weiter beschäftigen, das in den Symphylie-Instinkten der Ameisen verborgen liegt und mit den höchsten Fragen der Naturphilosophie in inniger Verbindung steht.

¹ Zur Stütze dieser trophischen Hypothese können auch die Ausführungen von R. Armbruster dienen in seiner Abhandlung „Tiere als Tierzüchter“ (Sonderabdruck aus der Festschrift der Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften, Berlin 1921). Auch er hält die Beeinflussung der Erbanlagen bei geselligen Insekten durch Fütterung der Larven mit artfremden Drüsensekreten für möglich. — Über die Vererbung erworbener Eigenschaften und besonders über die verschiedenen Möglichkeiten der Induktion (der Beeinflussung des Keimplasmas durch äußere Faktoren) siehe Bernh. Dürken, Einführung in die Experimentalzoologie (Berlin 1919) 356 ff.

Erich Waßmann S. J.