© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Neues über die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen.

Von E. Wasmann S. J., Luxemburg.

(Fortsetzung aus No. 10/11.)

Als diese Zeilen bereits geschrieben waren, erhielt ich den über „Symbiogenesis“ handelnden Abschnitt von Wheelers interessanter Arbeit „The compound and mixed nests of American ants“ (Boston 1901). Die diesbezüglichen Ausführungen Wheelers dürften, abgesehen von seiner größeren Verehrung für die natürliche Zuchtwahl Darwins, wohl nicht in dem vom Verfasser angenommenen Gegensatze zu meinen Anschauungen stehen. Was er über die große Mannigfaltigkeit der symbiotischen Instinkte innerhalb der Gattung *Leptothorax* sagt (p. 805 bis 808), hat mir besonders gut gefallen und dürfte wirklich neues Licht geben zur genetischen Erklärung der verschiedenen Formen der Symbiose, in denen *Leptothorax*-Arten oder deren Verwandte *(Tomognathus, Formicoxenus, Xenomymex* etc.) zu anderen Ameisen stehen. Aber auch abgesehen von den psychogenetischen Reflexionen, welche Wheeler am Schlusse jener Arbeit an seine Symbiogenesis knüpft, sehe ich mich doch der Klarheit halber hier zu einigen kritischen Bemerkungen veranlaßt.

Erstens. Wheeler scheint vorauszusetzen, daß ich gegen die Annahme einer Entwickelung der Symbiose bei den Ameisen sei. Dies ist ein Irrtum. Schon in dem 1891 erschienenen Buche „Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen“ hatte ich im Beginne des Abschnittes „Zur Entwickelung der Ameisengesellschaften“ ausdrücklich erklärt, daß ich eine Entwickelung der Instinkte wie der Arten, welche die Träger jener Instinkte sind, für sehr wahrscheinlich halte. Zugleich schien es mir jedoch nötig, auf die Schwierigkeiten aufmerksam zu machen, denen die Descendenztheorie auf diesem Gebiete begegnet und namentlich die Selektionstheorie als unzulänglich zur Lösung jener Schwierigkeiten nachzuweisen. Was aber letzteren Punkt angeht, dürfte gerade die von Wheeler unternommene Apologie der natürlichen Zuchtwahl eine neue Bestätigung meiner Ansicht bieten. (Vergl. unten bei viertens.)

Zweitens. Die Schwierigkeiten, welche der Fixierung und Vererbung neuerworbener Instinkte durch die Differenzierung des weiblichen Geschlechts bei den Ameisen in fortpflanzungsfähige Weibchen und nicht fortpflanzungsfähige Arbeiterinnen entgegengestellt werden, finden in der von Wheeler betonten Parthenogenese der Ameisen-Arbeiterinnen keine hinreichende Lösung. Wheeler hat allerdings manche neue interessante Fälle der Parthenogenese bei Ameisen konstatiert. Worauf es hier jedoch ankam, war, zu zeigen, daß durch diese Parthenogenese auch Arbeiterinnen (nicht blos ♂) erzeugt werden können; dafür vermisse ich jedoch in Wheelers Arbeit den Beweis.

Drittens. Gerade bei den *Formica*-Arten, welche als zufällige oder als fakultative Sklavenhalter den Ausgangspunkt für die weitere Entwickelung der Sklaverei bieten müssen, ist die Differenzierung zwischen ♀ und ☿ schon so weit fortgeschritten, daß bei ihnen die Arbeiterinnen normaler Weise nicht mehr fortpflanzungsfähig sind. Es hilft daher für die Erklärung des Ursprungs, der erblichen Übertragung und Steigerung des Sklaverei-Instinkts bei *Formica*-Arten gar nichts, sich auf die allmählichen Über-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gänge zu berufen, die zwischen ♀ und ♂ bei Myrmicinen oder Ponerinen vorkommen.

Viertens. Ich komme nun zu dem Versuch Wheelers, die von mir gegen die darwinistische Entstehung des Sklaverei-Instinktes bei *Formica sanguinea* erhobenen Einwände zu entkräften (S. 798 ff.). Hier scheint mir Wheeler die „Ohnmacht der Naturzüchtung" durch sein Beweisverfahren glänzend bestätigt zu haben. Die Frage, die zu lösen war, lautete nämlich: wie ist bei dieser Ameise der gesetzmässige, erbliche Instinkt entstanden, Arbeiterpuppen fremder *Formica*-Arten zu rauben und zu erziehen? denn das war ja die zu erklärende Thatsache*). Statt nun diesen wirklichen Sachverhalt zu berücksichtigen, stellt Wheeler (S. 800) ihn so dar, als ob bei *F. sanguinea* die Sklaven „a mere by-product" (ein bloßes Nebenerzeugnis) seien, welches zufällig in die *sanguinea*-Kolonien dadurch gelange, daß dieselben manchmal mehr Puppen als Beute rauben, als sie auffressen können; die zufällig übrig gelassenen sollen dann zu „Sklaven" werden. Diese Auffassung ist jedoch eine offenbar irrtümliche, den Thatsachen geradezu widersprechende.

Auf Grund dieser Fiction stellt dann Wheeler die Behauptung auf, die Form der Sklaverei, wie sie bei *F. sanguinea* sich finde, bedürfe gar keiner Erklärung durch die natürliche Zuchtwahl, und auch Charles Darwin habe gar nicht die Absicht gehabt, das *sanguinea*-Stadium der Sklaverei durch die natürliche Zuchtwahl zu erklären! Aber wie der erste Teil dieser Behauptung durch die Thatsache der gesetzmäßigen Sklaverei bei *F. sanguinea* evident widerlegt wird, so wird der zweite Teil derselben durch Darwins eigene, von Wheeler selbst (S. 792) citierte Worte ebenso klar widerlegt. Darwin läßt daselbst Arbeiterpuppen, die zum Fraße geraubt worden waren, zufällig in fremden Ameisennestern sich entwickeln, und knüpft daran die Hypothese, die Sitte, Puppen als Beute zu rauben, habe sich den betreffenden Ameisenkolonien nützlich erwiesen und sei infolgedessen „durch die natürliche Zuchtwahl gestärkt und dauernd gemacht worden zu dem Zwecke, um Sklaven zu rauben." Er fährt dann fort: „Wenn dann dieser Instinkt einmal erworben worden war, selbst in einem geringeren Grade als bei unseren britischen *F. sanguinea*", u. s. w. Diese Worte Darwins lassen doch nicht den leisesten Zweifel darüber, daß er auch den thatsächlichen Sklaverei-Instinkt von *F. sanguinea* als durch die natürliche Zuchtwahl erworben sich dachte.

Der Versuch Wheelers, die natürliche Zuchtwahl aus der Klemme, in die sie bei den ersten Stufen der Sklaverei gerät, dadurch zu retten, daß er behauptet, sie sei „dabei gar nicht beteiligt", und auch Darwin habe sie zur Erklärung derselben gar nicht angewendet, erinnert lebhaft an jenen Diener, der einem unangenehmen Besucher gegenüber vorgab, sein Herr sei „nicht zu Hause", während derselbe gerade den Kopf zum Fenster hinausstreckte.

---

*) Wheeler (l. c. p. 711) hebt selbst hervor, daß auch in Nordamerika sklavenlose Kolonien von *F. sanguinea* eine große Seltenheit seien und bestätigt damit, daß *F. sanguinea* auch in Nordamerika den gesetzmäßigen erblichen Instinkt besitzt, Arbeiterpuppen bestimmter *Formica*-Arten (fast immer *F. fusca var. subsericea*) zu rauben und als Hilfsameisen zu erziehen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

VIII. Zur Unterscheidung der zusammengesetzten Nester von den gemischten Kolonien.

Wir kommen jetzt zu den zusammengesetzten Nestern der Ameisen. Wie bereits in der Einleitung dieser Arbeit bemerkt wurde, unterscheiden sich dieselben dadurch von den gemischten Kolonien, daß in ihnen die räumlich beisammen wohnenden fremden Ameisenarten getrennte Haushaltungen führen, also getrennte Kolonien bleiben, während in den gemischten Kolonien die fremden Ameisen zu einer Haushaltung, also zu einer Kolonie, sich verbinden.

Unter den zusammengesetzten Nestern der Ameisen giebt es sehr viele mehr oder minder zufällige Formen und nur wenige gesetzmäßige. Die letzteren sind dadurch charakterisiert, daß wenigstens eine der beisammen wohnenden Arten regelmäßig auf die Symbiose mit der oder den anderen angewiesen ist. Man kann ferner die zusammengesetzten Nester in drei Klassen einteilen je nach dem biologischen Verhältnis, das zwischen den beisammen wohnenden Arten besteht. Die erste Klasse ist jene, wo die eine der beiden Arten als Gastameise bei der andern sich einquartiert, die zweite jene, wo sie als Diebsameise sich einquartiert, die dritte jene, wo beide (oder mehrere) Arten völlig unabhängig von einander dasselbe Quartier teilen (Forels Parabiose).

Unter „demselben Quartier“ ist jedoch gewöhnlich nicht dasselbe Nest im engeren Sinne zu verstehen. Die zusammengesetzten Nester sind nämlich meist nicht nur bezüglich ihrer Bewohnerschaft aus zwei oder mehreren Kolonien zusammengesetzt, sondern auch bezüglich ihrer Bauart, indem die beisammen wohnenden fremden Ameisenkolonien gemeiniglich jede ihr eigenes Nest bauen, das an dasjenige der anderen Art unmittelbar angrenzt oder sogar ganz oder teilweise innerhalb desselben liegt. Diese Trennung des Nestbaues ist jedoch kein wesentliches Merkmal der zusammengesetzten Nester gegenüber den gemischten Kolonien; denn es giebt auch Fälle (namentlich bei Ameisen, die in Termitennestern, Stengelnestern oder Gallennestern einquartiert sind), wo die beisammen wohnenden fremden Kolonien sich in verschiedene Räumlichkeiten ein und desselben Nestes teilen, ohne doch gesellschaftlich zu einer Kolonie zu verschmelzen. Dadurch unterscheiden sie sich auch in diesem Falle wesentlich von den gemischten Kolonien.

Gehen wir jetzt zu den einzelnen Abteilungen der zusammengesetzten Nester über, wobei wir die mehr oder minder zufälligen Formen nur ganz summarisch berücksichtigen können.

IX. Neue Gastameisen, besonders aus Nordamerika.

In den Hügelbauten unserer europäischen Waldameisen *Formica rufa* L. und *pratensis* Deg. lebt bekanntlich eine kleine, glänzende, sehr friedliche Myrmicide, *Formicoxenus nitidulus* Nyl. oder „die glänzende Gastameise“ genannt, die durch ihre von Adlerz zuerst entdeckten, völlig flügellosen, arbeiterähnlichen Männchen besonders ausgezeichnet ist. Über ihre Beziehungen zu den Wirten ist seit 1891 nichts wesentlich Neues zu berichten. Was damals darüber bekannt war, findet sich in meinem Buche „Die zusammengesetzten Nester etc.“ (S. 31—41) zusammengestellt. Seither fand Ch. Janet*) diese kleine Gastameise auch bei Beauvais in Frankreich und

*) Rapports des animaux myrmécophiles avec les fourmis. Limoges 1897, p. 54 und 55.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

bestätigt die früheren Beobachtungen von Adlerz, Forel und mir über deren Verhältnis zu den Waldameisen.

Emery beschrieb seither*) ein neues ♀ von *Formicoxenus* aus Corsica, dessen Wirt unbekannt ist, als *F. corsicus*; ferner berichtete André über den Fund eines neuen ♀ von *Formicoxenus*, das er als *F. Ravouxi* beschrieb, in einem Neste von *Leptothorax unifasciatus* im französischen Departement Drome**). Emery hält auch eine algerische Ameise, *Phacota Nouaihieri* Em., die bei Biskra in einem Nest von *Monomorium Salomonis var. subnitidum* entdeckt worden ist, für eine wahrscheinliche Gastameise***). Er erwähnt auch†) Exemplare von *Formicoxenus nitidulus* aus dem Felsengebirge in Nordamerika, die im Wiener Hofmuseum sich befinden. Wheeler††) bezweifelt jedoch, daß es sich hier um *Formicoxenus* handle; er glaubt, daß eine Verwechslung mit *Leptothorax Emersoni* Wheel. vorliege. Es ist daher noch zweifelhaft, ob *Formicoxenus nitidulus* auch in Nordamerika zu Hause ist.

Während *Formicoxenus* nur insofern eine „Gastameise" ist, als sie stets in den Haufen der Waldameisen lebt, außerhalb derselben nicht vorkommt, und in denselben als indifferent geduldeter Einmieter†††) sich mit Kind und Kegel in einem eigenen kleinen Neste aufhält, hat Wheeler*†) neuerdings eine Gastameise aus Nordamerika bekannt gemacht, welche zu den echten Gästen (Symphilen) ihrer Wirte gehört, indem sie aus dem Munde derselben sich füttern läßt. Obwohl sie ein von dem Neste der letzteren durch Erdwände getrenntes Nest für gewöhnlich bewohnt und daselbst auch ihre Brut, getrennt von derjenigen der Wirte erzieht, somit keine gemischte Kolonie mit denselben bildet, so stellen doch die echten Gastbeziehungen, die zwischen ihr und den Wirten bestehen, einen gewissen Übergang zwischen den zusammengesetzten Nestern und den gemischten Kolonien der Ameisen dar.

Die neue Gastameise heißt *Leptothorax Emersoni* Wheel. Sie wurde von ihm bei Colebrook im Staate Connecticut im August 1900 in den Nestern von *Myrmica brevinodis* Em. entdeckt. Ich gebe hier einen kurzen Auszug der diesbezüglichen Beobachtungen Wheelers. Er hatte ein zusammengesetztes Nest beider Arten ausgehoben und in ein Lubbock'sches Beobachtungsnest gesetzt. Bald hatten die *Myrmica* in der Erde des neuen Nestes Gänge gegraben, und die viel kleineren *Leptothorax* begaben sich ebenfalls in dieselben. Erstere fanden bald etwas mit Wasser verdünnten Syrup, den

*) Mem. Acad. Bologna (5) V. 1897, p. 59–75.

**) Bull. Soc. Ent. France 1896, p. 367.

***) Mem. Acad. Bologna (5) V. 1897, p. 59–75.

†) Beiträge z. Nordam. Ameisenfauna. (Zool. Jahrb., Abt. f. Syst., 1895), p. 271.

††) The compound and mixed nests of American ants. Part II. (American Naturalist No. 415, Juli 1901), p. 537.

†††) Ihr Verhältnis zu den Wirten ist daher als bloße Synoekie zu bezeichnen, nicht als Symphilie Diese beiden biologischen Verhältnisse bilden mit der Synechthrie und dem eigentlichen Parasitismus die Unterabteilungen der Myrmekophilie im weiteren Sinne. Die Synoekie habe ich niemals für gleichbedeutend mit der Myrmekophilie erklärt, wie Forel (la Parabiose chez les fourmis, p. 383) anzunehmen scheint.

*†) The compound and mixed nests of American Ants Part I. Americ. Naturalist, No. 414, Juni 1901, p. 431–448.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wheeler in das Nest gethan hatte. Eine *Leptothorax* - ♀ stieg nun auf den Rücken einer gerade beim Syrup beschäftigten *Myrmica* - ♀ und begann die Oberseite des Kopfes und das Kopfschild derselben eifrig zu belecken, während sie mit großer Lebhaftigkeit mit ihren Fühlern auf den Kopf der Ameise schlug. Dieser schien das Benehmen der kleinen Reiterin zu behagen. Nachdem die *Leptothorax* - ♀ den Kopf der *Myrmica* genug eingeseift hatte, bewegte sie endlich ihren Kopf auf die Seite und begann die Wangen, die Oberkiefer und die Unterlippe der *Myrmica* zu belecken. „Diese brennenden Küsse (!) wurden nicht umsonst ausgeteilt, denn für eine Minute erschien ein Flüssigkeitstropfen — offenbar von dem aufgeleckten Zuckerwasser — auf der Unterlippe der *Myrmica* und wurde von der *Leptothorax* - ♀ eifrig aufgeleckt.“ Dann stieg die letztere ab und machte sich auf dieselbe Weise an eine andere *Myrmica*, stieg auf deren Rücken und führte auch dort ihre Bettelei mit demselben glücklichen Erfolge durch. Auch fast alle übrigen *Leptothorax* - ♀ waren zu jener Zeit auf ähnliche Weise um die *Myrmica* beschäftigt. Durch diese und analoge, oft wiederholte Beobachtungen hält Wheeler es für sicher, daß die kleinen *Leptothorax* von den viel größeren *Myrmica* als Bettler sich füttern lassen. Hierin gleichen sie manchen echten Gästen (Symphilen) aus der Ordnung der Coleopteren, *Atemeles, Xenodusa, Lomechusa, Claviger, Amphotis* etc., welche ebenfalls aus dem Munde ihrer Wirte sich füttern lassen. Während jedoch diese Käfer geraden Wegs a priori auf ihr Ziel losgehen, indem sie ihre Wirte von vorne anbetteln durch zudringliche Fühlerschläge und Beleckung der Mundgegend der Ameise — bei *Atemeles* überdies auch nach echter Ameisensitte durch lebhaftes Streicheln der Wangen der Ameise mittelst der erhobenen Vorderfüße des Gastes — geht *Leptothorax Emersoni* a posteriori, d. h. vom Rücken der Ameise her, vor, um zu demselben Ziele zu gelangen. Etwas höflicher ist sie hierin allerdings als die myrmekophilen Milben der Gattung *Antennophorus* (*A. Uhlmanni* Hall, *pubescens* Wasm. und *Foreli* Wasm.*), die sich trotz des Widerstrebens der Ameise auf der Unterseite des Kopfes ihres Wirtes festklammern und dort durch den mechanischen Reiz, den sie mittelst der Bewegungen ihrer fühlerartigen Vorderfüße auf die Kopfseiten und die Lippe der Ameise ausüben, dieselbe zur reflektorischen Fütterung des ungebetenen Gastes zwingen.

Weiterhin beobachtete Wheeler, daß die kleinen *Leptothorax* neben dem *Myrmica*-Nest ein eigenes kleines Nest bauten, das sie ringsum mit Erdwällen umgaben, um es gegen ersteres abzuschließen; dort lebten sie mit ihren Larven und Puppen, wenn sie nicht bei ihren Nachbarn auf die oben beschriebene Weise fouragierten Wiederholt kam es vor, daß eine oder mehrere *Myrmica* die Wände des *Leptothorax*-Nestes durchbrachen und in dasselbe hineingingen. Dort wurden sie, statt feindlich empfangen zu werden, „mit Küssen überhäuft“, d. h. sie wurden sofort von den *Leptothorax* umgeben und in freundschaftlichster Weise so energisch beleckt, daß sie sich in eingeseiftem Zustande völlig befriedigt zurückzogen und nach Hause gingen; nebenbei kam es auch vor, daß die *Leptothorax* manchmal an den Beinen einer *Myrmica* zogen, als ob sie dieselben aus dem Neste herausschaffen wollten.

Aus diesen hübschen Beobachtungen Wheelers über das Verhältnis von *Leptothorax Emersoni* zu *Myrmica brevinodis* ergiebt sich, daß beide

*) Vergl. meine Abhandlung „Zur Kenntnis der myrmecophilen *Antennophorus* etc.“ (Zool. Anzeig., XXV. 1902, No. 661, S 66 ff.).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.biologiezentrum.at

Ameisenarten zwar in einem „zusammengesetzten Neste“ nebeneinander leben, aber doch in positiven Freundschaftsbeziehungen zu einander stehen. Den Vorteil davon haben die *Leptothorax* als Gastameisen; denn sie scheinen für gewöhnlich ihr eigenes Futter wie dasjenige ihrer Larven dadurch zu erhalten, daß sie ihre Gastgeber in der oben beschriebenen Weise „über den Löffel barbieren“ und sich dann aus ihrem Munde füttern lassen. Es sei noch bemerkt, daß *Myrmica brevinodis* auch häufig ohne jene Gastart sich findet, letztere dagegen nie ohne die Wirtsart.

Daß *Leptothorax (Dichothorax) Pergandei* Em., welche von Pergande in einem Neste von *Monomorium minimum* Buckl. bei Washington zuerst entdeckt worden war, eine Gastameise sei, ist nach Forels Beobachtungen*) nicht anzunehmen; denn er fand in Nordcarolina mehrere selbständige Kolonien von *Dichothorax Pergandei* und *floridanus*, deren Nester unter Moos oder in der Erde sich befanden. Das Vorkommen von *D. Pergandei* in einem *Monomorium*-Neste scheint somit ein blos zufälliges gewesen zu sein. Hiernach sind auch unsere obigen Mitteilungen (Kap. VI) zu berichtigen.

In Guatemala lebt eine winzig kleine, mit *Formicoxenus* verwandte Myrmicide, *Xenomyrmex Stolli* For. in den Gallennestern von *Camponotus abscissus* Rog., worüber wir bereits in den „Zusammengesetzten Nestern etc.“ 1891 S. 41 berichteten. Seither ist nichts Neues über diese Gastameise bekannt geworden, als daß Pergande eine Kolonie derselben in Florida in einem Zweige von *Xyderoxylon masticodendron* allein wohnend fand**). Es bleibt daher noch zweifelhaft, ob *Xenomyrmex* eine gesetzmäßige Gastameise ist.

Noch einige zufällige Formen zusammengesetzter Nester seien hier erwähnt, da dieselben gleichsam biologische Vorstufen der gesetzmäßigen Gastverhältnisse von *Formicoxenus nitidulus* und *Leptothorax Emersoni* darstellen. Unsere mitteleuropäischen *Leptothorax acervorum, muscorum* und *tuberum* sind sehr friedfertige Tiere, und dieser Umstand ermöglicht es ihnen häufig, ihre Nester im Nestbezirke anderer grösserer Ameisenarten anzulegen, ohne daß sie von ihren Nachbarn behelligt werden. *Leptothorax acervorum* wurde von Forel und mir oftmals in zusammengesetzten Nestern mit anderen Ameisenarten angetroffen; ebenso auch *Leptothorax muscorum* von Adlerz in Schweden, wo diese Art besonders gern bei *F. rufa* lebt. Diese Verhältnisse waren schon 1891 bekannt. Neuerdings fand Wheeler***) bei Cudahy in Wisconsin ein zusammengesetztes Nest von *Leptothorax canadensis* Prov. (der nordamerikanischen Form von *Lept. acervorum*) mit *Cremastogaster lineolata* Say, wo ebenfalls zwischen den nebeneinander wohnenden Ameisenarten völlig friedliche Beziehungen bestanden. Ferner sah er bei Colebrook in Connecticut eine Anzahl Arbeiterinnen von *Leptothorax canadensis* auf Steinen umherlaufen, die ein Nest von *Formica rufa* subsp. *difficilis* Em. bedeckten. Dieser Fund erinnert an die zusammengesetzten Nester, welche *Leptothorax acervorum* und *muscorum* in Europa mit *F. rufa* gelegentlich bilden.

(Fortsetzung folgt.)

*) Fourmis termitophages, Lestobiose. (Ann. Soc. Ent. Belg. XLV. 1901), p. 394.

**) Vergl. Emery, Beiträge z. Nordam. Ameisenfauna. II. Tl. S. 276.

***) The compound and mixed nests of American ants, Part III, p. 804 bis 805.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Allgemeine Zeitschrift für Entomologie

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: 7

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

Artikel/Article: Neues über die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen. 235-240