Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess und **Dr. E. Selenka**

Prof. der Botanik Prof. der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2—4 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark. Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XV. Band. **1. September 1895.** **Nr. 17.**

Inhalt: **Wasmann**, Die ergatogynen Formen bei den Ameisen und ihre Erklärung (Schluss). — **Johannessen**, Einige Erfahrungen über subkutane Injektionen mit Kochsalzlösungen und antidiphtherischem Serum bei tuberkulösen und nichttuberkulösen Individuen. — Methoden zur Messung des respiratorischen Gaswechsels. — **Schenkling**, Nomenclator coleopterologicus. — **Schenk**, Physiologisches Praktikum. — Tagesordnung der 20. Versammlung des Deutschen Vereins für öffentliche Gesundheitspflege zu Stuttgart.

Die ergatogynen Formen bei den Ameisen und ihre Erklärung.

Von **E. Wasmann** S. J. in Exaeten bei Roermond.

(Schluss.)

Die bei *Polyergus* viel öfter als bei anderen Ameisen vorkommenden ergatoiden Weibchen dürften darauf zurückzuführen sein, dass die Hilfsameisen einzelnen Arbeiterinnenlarven von *Polyergus*, die schon über das Stadium hinaus sind, in welchem bei den weiblichen Larven die Flügelanlage sich zu entwickeln pflegt, besondere Pflege zuwenden. Daher können aus diesen Larven keine geflügelten Weibchen, sondern nur noch ergatoide hervorgehen; denn der einzige wesentliche zwischen beiden bestehende Unterschied ist in der Brustbildung; dieser wird aber durch die Flügelentwicklung bedingt. Wenn wir annehmen, dass in dem weiblichen, d. h. dem befruchteten Ei die Anlage zur Entwicklung der Weibchencharaktere wie der Arbeitercharaktere liege, deren Aktualisierung von den äußeren Entwicklungsreizen abhängt, so scheint diese Hypothese keine wesentliche Schwierigkeit zu enthalten. Wir müssen nur annehmen — besonders wegen des Vergleichs mit den Mikrogynen (Nr. 5) —, dass bei den Larven von *Polyergus* die aktuelle Differenzierung der Arbeiterinnen von den Weibchen, die durch die verschiedene Flügelentwicklung erfolgt, relativ früh eintrete; denn, dass die Hilfsameisen die Entwicklung der Flügelanlage bei den bereits größeren weiblichen Larven durch irgend ein

Mittel positiv zu hemmen vermögen, halte ich für zu unwahrscheinlich. Wir haben also bloß die Wahl zwischen zwei Möglichkeiten: entweder beruhen die ergatoiden Weibchen auf einer besonderen Mischung der Weibchen- und Arbeiteranlage schon in dem befruchteten Ei, die den übrigen Eiern fehlt, aus denen normale Weibchen und Arbeiterinnen von *Polyergus* werden, oder sie beruht auf einer durch den Züchtungsinstinkt der Arbeiterinnen veranlassten Modifikation der postembryonalen Entwicklung, die den Eindruck einer Exzessbildung der Arbeiterinnencharaktere macht und dadurch entsteht, dass einer Arbeiterinnenlarve, welche die weitere Entwicklung der Flügelbildung bereits verpasst hat, die Pflege einer Weibchenlarve zu Teil wird. Ich ziehe letztere Annahme als die wahrscheinlichere und der Analogie mit den gynaikoiden Arbeiterinnen entsprechendere vor. Dass die spezielle Pflege jener zu Ersatzweibchen bestimmten Arbeiterinnenlarven zu der bedeutenden Körpergröße und der starken Entwicklung der Ovarien der Ergatoiden den Anlass geben kann, ist auch durch die Analogie mit den Bienen völlig begründet, die ebenfalls aus noch jungen Arbeiterinnenlarven Ersatzköniginnen erziehen.

Man könnte jedoch gegen diese Züchtungshypothese der ergatoiden *Polyergus*-Königinnen folgende Schwierigkeit erheben. Es ist nicht dem Zufall zuzuschreiben, dass die ergatoiden Weibchen gerade bei *Polyergus* so häufig sind, im Gegenteil, dieselben scheinen, wie bereits oben gezeigt wurde, den bestimmten Zweck zu haben, eine Kompensation für die großen Schwierigkeiten zu bieten, die der Gründung neuer Kolonien von *Polyergus* entgegenstehen. Es fragt sich also: wie kommen die *fusca*, die doch in ihren selbständigen Kolonien fast nie ergatoide Weibchen erziehen, auf den Einfall, bei *Polyergus* es anders zu machen? Ein spezieller, nur bei den in gemischten Kolonien lebenden *fusca* vorhandener Instinkt ist sogar ganz unmöglich, weil der genetische Zusammenhang zwischen den Hilfsameisen verschiedener *Polyergus*-Kolonien fehlt, also keine Vererbung desselben stattfinden kann. Aber ich glaube, wir brauchen einen solchen speziellen Instinkt gar nicht. Die *fusca* haben nach meinen Beobachtungen meist mehrere Königinnen in ihrem Neste, oft sogar in sehr kleinen, kaum hundert Arbeiterinnen zählenden Kolonien. Daher können sie bei *Polyergus*, wo sie in zehnfacher Anzahl zusammenkommen, auch das Bestreben haben, außer einer schon vorhandenen *Polyergus*-Königin noch andere zu erhalten. Wenn sie nun nach dem Paarungsfluge der geflügelten Geschlechter von *Polyergus* keines der befruchteten Weibchen für ihre Kolonie gewinnen, weil dieselben zu weit verschlagen wurden[1]), so liegt es nahe, dass sie aus noch vorhandenen Larven

1) Bei der relativen Seltenheit der *Polyergus*-Kolonien ist die Wahrscheinlichkeit, dass die geflügelten Geschlechter weit von ihrer Heimat verschlagen werden, um so größer, weil gewöhnlich Geschlechtsindividuen aus verschie-

neue Weibchen zu erziehen suchen; sind das aber gerade nur solche, die ursprünglich zu Arbeiterinnen bestimmt waren und bereits die Entwicklung der Flügelanlage verpasst haben, so werden die *fusca* statt der normalen Weibchen diesmal ergatoide erziehen. So denke ich mir die Sache.

Wir müssen hier der Erklärung zu Nr. 5 (Mikrogynen) etwas vorgreifen. Bei *F. fusca* sind statt der ergatoiden die mikrogynen Weibchen besonders häufig und zwar in verschiedenen Größenstufen. Vielleicht ist es ein und derselbe Züchtungsinstinkt, der in den selbständigen *fusca*-Kolonien die mikrogynen *fusca*-Weibchen und in den *Polyergus-fusca*-Kolonien die ergatoiden *Polyergus*-Weibchen veranlasst? Wir brauchten nur anzunehmen, dass bei *F. fusca* die Differenzierung der Flügelanlage, die den Scheideweg zwischen der weiblichen und der ergatoiden Körperform bildet[1]), in einem späteren Stadium des Larvenlebens vor sich gehe; dann könnten hier auch ältere Arbeiterinnenlarven durch veränderte Ernährung noch zu echten, wenngleich kleineren Weibchen erzogen werden. Daraus würden sich auch die bei *fusca* vorhandenen Uebergänge der mikrogynen zu der makrogynen Form erklären, während die ergatoiden Weibchen keine Uebergänge, weder zu den Arbeiterinnen noch zu den Weibchen aufweisen; denn je früher die entscheidende Differenzierung zwischen der Entwicklung der Körperform von Arbeiterin und Weibchen eintritt, desto schärfer müssen sich die Unterschiede der ergatoiden Weibchen von den beiden anderen Formen ausprägen. Der tiefste Grund, weshalb bei *Polyergus* die ergatoiden Königinnen häufiger sind als bei anderen Arten, liegt also doch immer in der spezifischen Entwicklungsanlage von *Polyergus*, ohne welche der Züchtungsinstinkt der Hilfsameisen vielleicht eine andere Form von Ergatogynen, aber nicht eben diese erzielen würde.

Zu Nr. 2. — Ueber die gynaikoiden Arbeiterinnen, die nur gewöhnliche Arbeiterinnen mit etwas über das Normalmaß entwickelten Ovarien sind, brauche ich wohl nichts weiter zu bemerken. Dass sie zur Parthenogenesis besonders veranlagt sind und deshalb eventuell zu Ersatzweibchen herangefüttert werden, kann nicht befremden. Zwischen den ergatoiden Weibchen und den gynaikoiden Arbeiterinnen besteht nach meiner Ansicht dieser genetische Unterschied, dass erstere schon in einem bestimmten Stadium des Larvenlebens, letztere erst als Imagines zu jenem Zwecke herangezogen werden.

Zu Nr. 3. — Auf die Erklärung der makroergaten Form, insofern es sich dabei wirklich um einen Dimorphismus der Arbeiter-

denen Nestern derselben Art bei dem Paarungsfluge sich zusammenfinden (Vorteile der Kreuzung).

1) Ueber die verschiedene Entwicklung der Flügelanlage bei ♀ und ☿ der Ameisen vergl. Dewitz (Zeitschr. f. wiss. Zool., XXX, S. 78 ff.).

kaste handelt, kann ich hier nicht näher eingehen, da für dieselbe wiederum ganz andere Gesichtspunkte herbeigezogen werden müssten, und Emery gerade diese Frage in einer früheren Arbeit in dieser Zeitschrift bereits behandelt hat[1]). Vielleicht sind die von mir bei Nr. 3 erwähnten anormal großen Arbeiter aber überhaupt nichts als besonders kräftig entwickelte Individuen der normalen Arbeiterform, welche bei den fraglichen Arten überhaupt die einzige Arbeiterform ist.

Zu Nr. 4. — Wir kommen nun zu den pseudogynen Arbeiterinnen. Ich halte die Frage nicht für so einfach, dass auf sie von vornherein nur eine Antwort zulässig wäre. Bei der Erklärung dieser Form muss besonders auf folgende zwei Punkte Rücksicht genommen werden: 1. Auf ihren pathologischen Charakter, der sowohl in ihrer Gestalt wie in ihrem Benehmen zu Tage tritt. 2. Auf die große Zahl, in der sie manchmal in den Kolonien bestimmter *Formica*-Arten sich findet. Nach meiner Ansicht handelt es sich bei den Pseudogynen um eine Hemmungsbildung der ursprünglich weiblichen Entwicklungsrichtung, also um das gerade Gegenteil der ergatoiden Weibchen, bei denen es um eine Exzessbildung der ursprünglich ergatoiden Entwicklungsrichtung sich zu handeln scheint. Bevor ich darauf eingehe, will ich die verschiedenen Erklärungen, die man für die Pseudogynen versuchen könnte, übersichtlich zusammenstellen. Man könnte sie erklären:

I. Unmittelbar blastogen, und zwar entweder
  1. Pathologisch, und zwar entweder
    a. Positiv pathologisch, als aus einer fehlerhaften Mischung der Keimesanlagen entspringende positive Missbildungen (Krüppel), ähnlich wie die Zwitter und die Monstruositäten bei Ameisen.
    b. Privativ pathologisch, als aus einer äußerst schwächlichen Keimesanlage hervorgehend, bei welcher die normale Doppelanlage zur Differenzierung der Weibchen- und Arbeitercharaktere verwischt ist, also als Schwächlinge. Diese mangelhafte Ausbildung der Doppelanlage könnte wieder zurückgeführt werden entweder
      α) Auf eine Erschöpfung der individuellen Fruchtbarkeit der betreffenden Weibchen in Hervorbringung weiblicher Nachkommen.
      β) Auf eine pathologische Degeneration des Fortpflanzungsvermögens der Weibchen, die gerade bei jenen *Formica*-Arten besonders häufig aufträte.

1) Die Entstehung und Ausbildung des Arbeiterstandes bei den Ameisen. Bd. XIV, 1894, Nr. 1 u. 2.

2. Atavistisch. Als Rückschlag der normalen Doppelanlage des weiblichen Keimes in eine Mischanlage, die eine ehemalige phylogenetische Durchgangsstufe zu der heutigen Differenzierung darstellt.

II. Unmittelbar somatogen (nur mittelbar blastogen), also postembryonalen Ursprungs, und zwar wiederum entweder

1. Pathologisch, und zwar entweder

a. Einfach als Hungerformen oder verwandte mangelhafte Bildungen, die aus Arbeiterinnenlarven hervorgingen, bei denen die Arbeitercharaktere wegen ungünstiger äußerer Einflüsse nicht zur normalen Entwicklung gelangten.

b. Als Hemmungsbildungen der weiblichen Form, hervorgegangen aus ursprünglich zu Weibchen bestimmten Larven, die jedoch von einem bestimmten Zeitpunkt ihrer Entwicklung an, der bereits hinter der Differenzierung der Flügelanlage lag, zu Arbeiterinnen erzogen und deshalb zu krüppelhaften Mittelwesen wurden.

2. Atavistisch, als Rückschlag des normalen Entwicklungsganges der Arbeiterinnenlarven in irgend eine ehemalige phylogenetische Durchgangsstufe, veranlasst durch äußere Einflüsse (vielleicht durch ungünstige Ernährungs- oder Witterungsverhältnisse) während des Larvenstandes.

Adlerz (Myrmek. studier, II, p. 76) ist geneigt, die Pseudogynen atavistisch zu erklären; mir kommt jedoch diese Erklärung, mag man nun die unter I. 2. oder II. 2. gegebene berücksichtigen, nicht wahrscheinlich vor. Ich habe dies schon früher (Stett. Ent. Zeitg., 1890, S. 307) damit begründet, dass diese Form in Gestalt wie Benehmen einen verkümmerten, krüppelhaften Eindruck macht und deshalb für die Existenzfähigkeit der Ahnen ein zu schlechtes Zeugnis ablegen würde. Die beträchtliche Zahl, in der sie in manchen Kolonien auftritt, lässt sich auch auf anderem Wege erklären.

Die pathologische Erklärung dürfte demnach vorzuziehen sein; aber es fragt sich, welche. Prüfen wir zuerst die unter I. 1. aufgezählten Möglichkeiten, die auf den von Weismann[1]) und Forel[2]) sowie auch früher von mir[3]) angenommenen blastogenen Ursprung der Pseudogynen sich beziehen. Dass diese Mischform aus einer positiv pathologischen Keimesanlage hervorgehe, kann man (auch abgesehen von ihrer gesetzmäßigen lateralen Symmetrie) schon wegen

1) Aeußere Einflüsse als Entwicklungsreize, S. 77 ff.

2) Biolog. Centralbl., 1895, 3. Heft, S. 90 u. 91 und „Ueber Polymorphismus und Ergatomorphismus der Ameisen". (Verh. 66. Naturforschervers. Abt. f. Entomol., S. 142 ff.)

3) Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen, (1891), S. 224.

ihrer Häufigkeit kaum annehmen. Es wäre zu sonderbar, dass gerade bei bestimmten *Formica*-Arten eine derartige Krankheit der Keimesanlage so oft sich wiederholte, und zwar nicht bloß in einer Gegend, sondern in Holland, der Schweiz, Vorarlberg, Rheinland und Böhmen und sicher auch anderwärts. Die privativ pathologische Keimesanlage hat mehr für sich. Gegen eine pathologische Degeneration des Fortpflanzungsvermögens der Weibchen (I. 1. b. β.) sprechen dieselben Gründe wie gegen den vorhergehenden Erklärungsversuch; er unterscheidet sich von ihm bloß dadurch, dass er eine krankhafte Schwächung der weiblichen Keimesanlage bei jenen Arten annimmt statt einer krankhaften Mischung. Eine Schwächung der individuellen Fruchtbarkeit der betreffenden *Formica*-Weibchen, durch welche das Differenzierungsvermögen der normalen Doppelanlage der befruchteten Eier vermindert wird, bietet wohl mehr Wahrscheinlichkeit. Aber worin soll dieselbe bestehen? Sind die Spermatozoen in dem Receptaculum seminis erschöpft, so können überhaupt nur noch Männchen aus den Eiern hervorgehen; sind sie nicht erschöpft, so ist kein Grund für eine mangelhafte Differenzierung der Keimesanlage in den weiblichen Eiern vorhanden; dass das Befruchtungsvermögen der Spermatozoen mit dem Alter abnehme und Mischformen zwischen den beiden weiblichen Entwicklungsrichtungen veranlasse, scheint mir eine zu gewagte Hypothese.

Gehen wir nun zu den pathologischen postembryonalen Erklärungsversuchen über. Dass aus Arbeiterinnenlarven durch kümmerliche Ernährung oder andere störende Einflüsse weibchen-ähnliche Formen veranlasst werden können, will mir nicht einleuchten; denn bei der Voraussetzung, dass Weibchen und Arbeiterin aus gleichen Eiern hervorgehen, ist die Entwicklung der ergatoiden Charaktere in Bezug auf die erforderlichen Entwicklungsreize als ein minus, diejenige der gynaikoiden Charaktere als ein plus aufzufassen[1]); bei kümmerlicher Ernährung müssten also aus den Arbeiterinnenlarven kümmerlich kleine Arbeiterinnen, aber nicht weibchenähnliche Arbeiterinnen werden. Dies stimmt auch mit der von Blochmann konstatierten Thatsache, dass die erste Generation von Arbeiterinnen, die von einem befruchteten isolierten Weibchen herangezogen wird, das den Winter hindurch von seinem eigenen Fette leben und aus demselben Vorrat auch die ersten befruchteten Eier großziehen muss, stets aus kleinen, aber sonst ganz normalen Arbeiterindividuen besteht. Von den oben angegebenen Erklärungsversuchen bleibt somit nur noch einer (II. 1. b.) übrig, der mir auch mit dem ganzen Charakter der Pseudogynen am besten zu

1) Hiemit will ich keineswegs sagen, dass die Unterschiede zwischen Arbeiterin und Weibchen selbst bloß als minus und plus sich unterscheiden; im Gegenteil, ich halte diese Ansicht für irrtümlich, wie ich weiter unten zeigen werde.

stimmen scheint: es sind wahrscheinlich postembryonale Hemmungsbildungen der typisch weiblichen Form, hervorgegangen aus anfangs zu Weibchen bestimmten Larven, die bereits das Stadium der Flügelanlage überschritten hatten, dann aber zu Arbeiterinnen umgezüchtet wurden; in Folge der veränderten Ernährung in der letzten Periode ihres Wachstums werden die zuletzt sich entwickelnden d. h. die Fortpflanzungsorgane ergatoid, ebenso die Form und Sculptur des Hinterleibes, während der Vorderkörper, insbesondere die Brustbildung und die relative Kleinheit des Kopfes einem verkümmerten Weibchen entspricht; mit der Form des Kopfes stimmt auch der mehr gynaikoide Charakter ihres Instinktes, der durchaus von demjenigen der Arbeiterinnen abweicht. Die verschiedene Beimischung ergatoider Charaktere in der Brustbildung dürfte wohl hauptlich aus dem verschiedenen Alter, in dem die Larven umgezüchtet wurden, erklärlich sein: Pseudogynen mit mehr ergatoidem Rücken dürften aus relativ jüngeren Weibchenlarven, solche mit mehr gynaikoiden aus relativ älteren hervorgehen. Daraus begreift man auch, weshalb zwischen Pseudogynen und Arbeiterinnen Uebergänge vorkommen, aber nicht zwischen Pseudogynen und Weibchen; denn Weibchenlarven von beträchtlicher Größe und weit fortgeschrittener Entwicklung werden von den Ameisen wohl schwerlich zur Nachzucht von Arbeiterinnen verwandt werden. (Vergl. Nachtrag!)

Die ganze somatische und psychische Eigenart der Pseudogynen — die Verbindung eines verkümmert gynaikoiden Vorderkörpers mit einem ergatoidem Hinterleib sowie eines verkümmert gynaikoiden Hirns mit der ergatoiden Entwicklung der Ovarien — scheint mir so sehr mit der eben gegebenen Erklärung als postembryonale Hemmungsbildung der typisch weiblichen Entwicklungsrichtung zu stimmen, dass ich diesen Teil meiner Erklärung als sehr wahrscheinlich aufstellen möchte. Wenn wir jedoch nach der nächsten Ursache dieser Hemmungsbildung fragen, so begeben wir uns bereits auf ein mehr hypothetisches Gebiet. Allerdings glaube ich fast eben so sicher, dass die Entstehung derselben nicht einfach auf kümmerlichere Ernährung von weiblichen Larven in Folge zufälligen Nahrungsmangels zurückzuführen ist; denn sonst müssten wir regelmäßig allmähliche Uebergänge zwischen Pseudogynen und echten, wenngleich etwas kleineren Weibchen finden, die in Wirklichkeit fehlen. Es muss sich also um einen positiven Umzüchtungsversuch von ursprünglich für den Weibchenstand bestimmten Larven zu Arbeiterinnen handeln. Aber wodurch soll eine derartige Störung in dem normalen Brutpflegeinstinkt der Ameisen veranlasst werden? Man könnte vielleicht an ungünstige Witterungsverhältnisse denken, welche die Ernährung der Weibchenlarven, die eines reichlicheren Futters bedürfen, gerade in der entscheidenden Periode ihres eigentlichen Wachstums erschweren; dadurch könnten die Ameisen ver-

leitet werden, aus ihnen noch nachträglich Arbeiterinnen erziehen zu wollen, was weniger Nahrungsaufwand erfordert und zugleich die künftigen Arbeitskräfte für die Versorgung der Kolonie vermehrt. In einer solchen, durch ungünstige Verhältnisse veranlassten Abänderung des Brutpflegeinstinktes erblicke ich keine prinzipielle Schwierigkeit. Ich hielt auch diese Erklärung für die beste, bis mir die *Lomechusa*-Theorie einfiel, die ich trotz ihrer anscheinenden Kühnheit hier zur Erwägung vorlege.

Dass zwischen dem Auftreten der pseudogynen *sanguinea* und der Anwesenheit der *Lomechusa* (resp. ihrer Larven) in den betreffenden Kolonien ein geheimer Zusammenhang bestehe, wird durch die oben erwähnten Beobachtungen sehr nahe gelegt. Aber worin soll dieser Zusammenhang bestehen? Ich denke ihn mir folgendermaßen:

Die normale Paarungszeit von *Lomechusa strumosa* ist nach meinen Beobachtungen Mitte Mai bis Mitte Juni; gewöhnlich findet man erst nach dieser Zeit *Lomechusa*-Larven in den *sanguinea*-Nestern. (In dem ungewöhnlich warmen Frühling 1894 begann die Paarungszeit schon im April, weshalb ich in diesem Jahre schon im Mai erwachsene *Lomechusa*-Larven fand.) Um dieselbe Zeit, wo die *Lomechusa* Eier zu legen anfangen, beginnt in normalen Jahren die massenhafte Produktion der zu Arbeiterinnen bestimmten befruchteten Eier von *sanguinea*. Unter diesen sowie unter den jungen Larven der Arbeiterinnengeneration räumen nach meinen Beobachtungen die jungen *Lomechusa*-Larven in erschreckender Weise auf; ich habe beobachtet, dass ihre Nahrung oft fast ausschließlich in jenen Eiern und Larven besteht, und dass eine *Lomechusa*-Larve in wenigen Tagen eine große Anzahl derselben verzehren kann. Größere dieser Larven sah ich sogar noch eine Reihe bereits ca. 4—5 mm großer Ameisenlarven eine nach der anderen angreifen und zerkauen, obwohl in diesem Stadium die *Lomechusa*-Larven bereits vorwiegend durch Fütterung aus dem Munde der Ameisen ernährt werden. Da die Zahl der *Lomechusa*-Larven in einem Neste oft mehrere Dutzende erreicht, können sie innerhalb weniger Wochen einen großen Teil der ersten diesjährigen Arbeitergeneration vernichten, da sie ungeheuer gefräßig sind und durchschnittlich täglich fast um einen Millimeter an Länge wachsen; in 12 bis 13 Tagen (bei ziemlich niederen Temperaturverhältnissen in meinen Beobachtungsnestern) hatten sie ihre definitive Größe (11 mm) vom Ei bis zur erwachsenen Larve erreicht. — Dadurch entsteht ein sehr fühlbarer und plötzlicher Ausfall in der Entwicklung der Arbeitergeneration, und diesen Ausfall suchen die Ameisen dadurch zu ersetzen, dass sie alle noch disponiblen ursprünglich zu Weibchen bestimmten Larven der unmittelbar vorhergehenden Generation (welche regelmäßig zu den Geschlechtsindividuen erzogen zu werden pflegt), zu Arbeiterinnen umzüchten.

Ein zweites Moment, das jedoch nur sekundär ist im Vergleich zu dem obenerwähnten, unterstützt noch die Neigung der Ameisen zur Umzüchtung der weiblichen Larven zu Arbeiterinnen, nämlich das außerordentlich rasche Wachstum der *Lomechusa*-Larven. Durch die Wahrnehmung desselben wird die Hauptpflege, die sonst den Weibchenlarven zugewandt ist, auf die *Lomechusa*-Larven übertragen, die den Ameisen den Eindruck der allervorzüglichsten Pfleglinge machen, weshalb sie von der Erziehung jener abgelenkt werden. (Es ist das Seitenstück zur Pflege des jungen Kuckucks im Grasmückenneste!) Thatsächlich sind sie auch bei Störung des Nestes gewöhnlich an erster Stelle auf Rettung der *Lomechusa*-Larven bedacht. Ueberhaupt bewirkt nach meinen zum Teil schon früher[1]) mitgeteilten Beobachtungen schon die Anwesenheit der *Lomechusa* selbst oftmals eine Vernachlässigung der eigenen Brut, besonders der großen Weibchenlarven, wenn ich *Lomechusa* in fremde *sanguinea*-Nester setzte. Die eben mitgeteilten Beobachtungen habe ich bereits zu einer Zeit gemacht, wo ich von dem Zusammenhang der *Lomechusa* mit den Pseudogynen noch keine Ahnung hatte, also ganz unbeeinflusst durch irgend eine Theorie.

Analog wie die Pseudogynen von *sanguinea* erkläre ich auch jene von *rufa* und *pratensis* (vergl. oben). Bei *rufa* vertritt *Atemeles pubicollis* den Platz von *Lomechusa strumosa*. Die Zeit seines Ueberganges von den *Myrmica*-Arten zu *F. rufa* scheint nach meinen bisherigen, allerdings erst spärlichen Beobachtungen Anfang bis Mitte Mai zu sein oder etwas später [in dem sehr warmen Frühling 1894 schon Ende April][2]).

Die Hauptschwierigkeit gegen diese Erklärung der Pseudogynen dürfte daraus sich erheben lassen, dass dieselben bei *F. fusca* und *rufibarbis*, wenigstens nach den bisherigen Beobachtungen, fehlen, obwohl *F. fusca* den *Atemeles emarginatus*, *F. rufibarbis* den *Atemeles paradoxus* regelmäßig erzieht und die Zahl der *paradoxus*-Larven bei *rufibarbis* in einem und demselben Neste oft noch größer ist als jene der *Lomechusa*-Larven bei *sanguinea*. Zur Lösung dieser Schwierigkeit dürften folgende zwei Punkte zu berücksichtigen sein. Erstens fällt die normale Paarungszeit von *Atemeles paradoxus* und *emarginatus* durchschnittlich schon einen Monat früher als jene von *Lomechusa*. Die Larven von *paradoxus* fand ich ferner fast regelmäßig zwei bis drei Wochen früher als jene von *Lomechusa* (mit Ausnahme von 1894, wegen des heißen April). Um diese Zeit ist aber in den Nestern von *F. fusca* und *rufibarbis* noch nicht die junge Arbeitergeneration, sondern erst die junge Geschlechtsgeneration im Beginn ihrer

1) Beiträge zur Lebensweise der Gattungen *Atemeles* und *Lomechusa* (1888) S. 64 (308).

2) Vergl. Deutsche Entom. Zeitschr., 1894, II. Heft, S. 281 ff.

Entwicklung; letztere wird daher von den Larven dieser beiden *Atemeles* aufgefressen, nicht erstere[1]). Zweitens haben *F. fusca* und *rufibarbis* keine so hochgradige Neigung zur Vermehrung der Arbeiterzahl ihrer Kolonie wie *F. rufa*, *pratensis* und *sanguinea*. Bei *F. rufa* und *pratensis* wird diese Neigung durch die ungemein volkreichen Kolonien, bei *sanguinea* besonders noch durch den Raub von Arbeiterinnenpuppen fremder Arten bekundet. Daher ist zu bezweifeln, ob *F. fusca* und *rufibarbis* überhaupt zur Nachzucht neuer Arbeiterinnen aus Weibchenlarven durch den Ausfall der ersten jungen Arbeitergeneration veranlasst würden.

Ob meine „parasitische Hypothese" richtig ist, werden weitere Beobachtungen wohl erweisen. Ich halte sie einstweilen für die beste Erklärung der Pseudogynen. Doch identifiziere ich sie deshalb keineswegs einfachhin mit der Erklärung der Pseudogynen als Hemmungsbildungen der typisch weiblichen Form, veranlasst durch Umzüchtung von Weibchenlarven zu Arbeiterinnen. Die Wahrscheinlichkeit der letzteren Hypothese ist in sich unabhängig von der Bestätigung der ersteren, obwohl beide vorzüglich mit einander harmonieren. Weitere Beobachtungen werden auch feststellen, ob die Hemmungshypothese oder die Hypothese von den unmittelbar blastogenen Ursprung der Pseudogynen richtig ist. Ist die letztere richtig, so gehen die Pseudogynen aus der besonderen (pathologischen) Keimesbeschaffenheit bestimmter *Formica*-Weibchen hervor. Diese Ursache scheint mir aber eine konstant wirkende zu sein. Daher müsste, in der Voraussetzung, dass nur ein befruchtetes Weibchen in betreffender Kolonie sich befindet, die Zahl der Pseudogynen konstant zunehmen und keine normale Arbeiterinnen in derselben mehr hervorgebracht werden. Das Ende würde sein, dass die Kolonie schließlich fast nur noch aus Pseudogynen bestände, weil die alten normalen Arbeiterinnen allmählich sterben und nur noch pseudogyne nachkommen. Das stimmt aber durchaus nicht zu den Thatsachen, soweit sie bisher schon bekannt sind. Unter den zahlreichen betreffenden Kolonien von *sanguinea* und *rufa*, welche ich kenne, ist keine, in denen die Pseudogynen über ein Fünftel (20%) der Arbeiterbevölkerung betrugen, meist nur etwa ein Zwanzigstel (5%) oder sogar weniger. Ferner kann ich mich erinnern, wenigstens einigemal bei *sanguinea* mit den frisch entwickelten Pseudogynen auch einige frisch entwickelte normale Arbeiterinnen zu derselben Zeit gefunden zu haben, die vermutlich aus demselben Gelege hervorgegangen sind. Nach meiner Hypothese sind diese aus

1) Ueber die Entwicklung der Larven von *Atemeles* und *Lomechusa* vergl. Beiträge zur Lebensweise der Gattungen *Atemeles* und *Lomechusa*, Nachtrag S. 74 (318) ff.; Vergleichende Studien über Ameisengäste und Termitengäste (1891), Nachtrag I (S. 93 ff.) u. II (S. 262 ff.); Deutsche Ent. Zeitschrift, 1894, S. 281—283.

von Anfang an zu Arbeiterinnen bestimmten oder aus sehr früh umgezüchteten weiblichen Larven hervorgegangen. Ueber jene *rufa* vom Uetliberg, bei denen Forel pseudogyne und normale Arbeiterinnen zugleich frisch entwickelt antraf, vergl. oben. Auch das oben erwähnte *rufo-pratensis*-Nest vom Saminathal, in welchem auf Pseudogyne eine reine normale Arbeiterinnengeneration folgte, scheint mir mit dem unmittelbar blastogenen Ursprung der Pseudogynen nicht zu stimmen. Dagegen ist nach der parasitischen Theorie ein solcher Fall nicht bloß leicht zu erklären, sondern fast a priori zu erwarten; denn die erste junge Arbeiterinnengeneration eines Jahres hat unter dem vernichtenden Einfluss der Gastlarven am meisten zu leiden, die folgenden immer weniger oder gar nicht. Denn die Fortpflanzungszeit der einzelnen *Lomechusa* und *Atemeles* ist relativ kurz, und andererseits scheinen mehrere Generationen dieser Gäste in einem Jahre nach meinen Beobachtungen wenigstens eine Seltenheit zu sein, wenn sie überhaupt vorkommen; denn meist sind die aus der Frühlingsgeneration hervorgehenden *Lomechusa* identisch mit den im Herbst und Winter in den *sanguinea*-Nestern befindlichen Individuen. Auch ist es eine große Seltenheit, dass man, wie in jenem Nest im Saminathal, noch Anfang August in *Formica*-Nestern *Atemeles*-Larven findet. Damals entdeckte ich am 2. August noch zwei verspätete, zur Verpuppung reife Larven von *Atemeles pubicollis*, bereits in einem Winkel des Nestes zur Verwandlung isoliert. Da P. Klene S. J. in demselben Neste am 14. Mai den Käfer fand, müssen die meisten Larven Ende Mai und im Juni vorhanden gewesen sein; daher konnten sie auf die letzte, um Mitte August ausgeschlüpfte Arbeiterinnengeneration keinen merklichen Einfluss mehr gehabt haben; deswegen bestand diese aus normalen Arbeiterinnen.

Nach meiner Hemmungs-*Lomechusa*-Hypothese geht also die Hervorbringung normaler Arbeiterinnen in derselben Kolonie immer noch fort, ja muss durchschnittlich sogar bedeutend überwiegen: daher der mäßige Prozentsatz von Pseudogynen. Man könnte eher die entgegengesetzte Schwierigkeit erheben und sagen: Nach dieser Hypothese sind die Pseudogynen aus umgezüchteten Weibchenlarven hervorgegangen; daraus folgt aber erstens: man darf neben frischentwickelten Pseudogynen nicht frischentwickelte normale Weibchen in derselben Kolonie, oder höchstens nur sehr wenige, finden, da in der betreffenden Generation die Weibchenlarven so weit als immerhin möglich zu Arbeiterinnen umgezüchtet wurden; zweitens: die Zahl der Pseudogynen in einer Kolonie darf nicht die Zahl der normalen Weibchen übertreffen, welche sie vertreten. Ich zögere nicht, beide Folgerungen als berechtigt anzuerkennen. Die erste derselben ist, wenigstens nach meinen bisherigen Beobachtungen thatsächlich erfüllt, da ich mich nicht erinnern kann, jemals frischentwickelte

Weibchen mit frischentwickelten Pseudogynen zusammengetroffen zu haben. Die zweite Folgerung scheint auf den ersten Blick nicht zuzutreffen. Wie soll sich dieselbe mit einer Zahl von 20 Prozent in einem Neste vereinbaren lassen? Dagegen ist jedoch Folgendes zu berücksichtigen. Die gewöhnliche Prozentzahl der Pseudogynen überschreitet nicht die Prozentzahl der geflügelten Weibchen, die in einer Kolonie von *Formica sanguinea* oder *rufa* vorkommen können, und überschreitet wenigstens nicht das Maximum derselben, das in manchen *sanguinea*-Kolonien nach meinen Beobachtungen 5% erreichen kann. Nun verlassen aber die Pseudogynen nicht das Nest, sondern bleiben in demselben, während die normalen Weibchen es zum Paarungsfluge verlassen: es braucht sich also nur die Umzüchtung der weiblichen Larven zu Pseudogynen mehrere Generationen und mehrere Jahre hindurch zu wiederholen, und der Prozentsatz der Pseudogynen kann bis auf 20% steigen. Hierzu ist zu bemerken, dass es hauptsächlich immer dieselben Kolonien sind, in denen man *Lomechusa* oder *Atemeles* findet, obwohl nur erstere einwirtig sind, d. h. auch als Käfer bei derselben Ameisenart leben, bei der sie ihre Entwicklung durchmachen, während letztere doppelwirtig sind, d. h. als Käfer und als Larven Wirte von zwei ganz verschiedenen Ameisengattungen *(Myrmica* und *Formica)* haben.

Nach alledem glaube ich, dass diese Hemmungs-*Lomechusa*-Hypothese, wie man dieselbe brachyologisch nennen kann, kein „abenteuerlicher Erklärungsversuch“ ist, trotz ihrer anfangs etwas befremdenden Kühnheit.

Zu Nr. 5. — Die Mikrogynen dürften wohl nicht sämtlich auf ein und dieselbe Weise zu erklären sein. Für die kleinen Weibchen von *F. fusca*, die mit der normalen makrogynen Form durch eine Reihe von Uebergängen verbunden sind, liegt es nahe, sie auf kümmerliche Ernährung weiblicher Larven oder auf Umzüchtung von anfangs zu Arbeiterinnen bestimmten Larven zurückzuführen. Wie schon oben (bei den ergatoiden Weibchen) bemerkt wurde, ist für letztere Annahme höchstens erforderlich, dass die entscheidende Differenzierung von Weibchen und Arbeiterin, d. h. die Entwicklung der Flügelanlage, auf einen relativ späteren Zeitpunkt fällt als z. B. bei den Larven von *Polyergus*; dadurch würde es bei *F. fusca* möglich, dass anfängliche Arbeiterinnenlarven noch zu geflügelten, wenngleich kleineren Weibchen erzogen werden können, während gleichalterige Larven bei anderen Arten vielleicht ergatoide Weibchen ergeben würden. Wir brauchen also auch hier nicht eigens veranlagte Eier von spezieller Mischung der „Iden“, die von derjenigen anderer befruchteter Eier abwiche, anzunehmen, sondern die spezifische Eigenart der Doppelanlage des befruchteten Eies von *F. fusca* genügt. Ohne diese Doppelanlage als Hauptursache wird allerdings auch diese Zwischenform un-

erklärlich sein trotz aller auf das Soma der Larven ausgeübten Entwicklungsreize; durch letztere wird jedoch bestimmt, welche der verschiedenen Entwicklungsrichtungen, die nach der Anlage des Keimplasmas möglich sind, thatsächlich eintritt.

Einen anderen Eindruck als die Mikrogynen von *Formica fusca* machen jene von *Myrmica laevinodis*, indem hier ein bedeutender, durch keine Uebergänge vermittelter Größenunterschied die kleine Weibchenform von der großen trennt. Entwicklungstheoretisch könnte man sich die Frage vorlegen: ist diese Species im Begriffe kleine Weibchen zu bekommen, oder ist sie im Begriffe dieselben zu verlieren? In letzterem Falle wären die Mikrogynen atavistisch zu erklären, in ersterem Fall als aus neuen Variationen des Keimplasmas von *Myrmica laevinodis* entstanden. Wollte man vom Standpunkt der Selektionstheorie aus diese Frage erörtern, so käme man kaum an ein Ende, da sich pro et contra viele Gründe bringen ließen, aber am Ende wüsste man doch kaum mehr als am Anfang; deshalb gehe ich darauf gar nicht ein und bleibe bei der Ontogenese. Also welchen ontogenetischen Ursachen sind die Mikrogynen von *M. laevinodis* wohl zuzuschreiben? Sind sie unmittelbar blastogen zu erklären oder bloß mittelbar wie die übrigen bisher behandelten Ergatogynen, und welche äußere Einflüsse veranlassen in letzterem Falle ihre Entstehung? Genügt die gewöhnliche Doppelanlage des Keimplasmas, oder müssen wir für die Eier, aus denen sie hervorgehen, eine geringere Zahl oder eine andere Mischung der Iden annehmen? Ich glaube, dass auch hier die gewöhnliche spezifische Keimesanlage von *Myrmica laevinodis* ausreicht. Die kleinen Weibchen scheinen mir aus kümmerlich ernährten weiblichen Larven hervorgegangen zu sein, vielleicht auch aus solchen, die von einem bestimmten Zeitpunkt ihrer Entwicklung an Arbeiterinnennahrung erhielten; letzteres wird durch die konstante Größendifferenz, die zwischen Mikrogynen und Makrogynen dieser Ameise besteht, nahe gelegt; wahrscheinlich liegt dieser Zeitpunkt gegen das Ende des Larvenlebens hier, da die Flügelanlage vollkommen zur Entwicklung kommt und nur die geringe Körpergröße und die Kleinheit des Hinterleibes mit den schwächer entwickelten Ovarien an die Arbeiterinnen erinnert. Damit bleibt jedoch auch diese Zwischenform noch mittelbar blastogen, da dieselben äußeren Entwicklungsreize bei Arten der Gattung *Formica* wahrscheinlich zu anderen Zwischenformen, vielleicht sogar zu pseudogynen Krüppeln Anlass geben würden.

Zu Nr. 5 und 6. — Was für *Myrmica laevinodis* gesagt wurde, gilt größtenteils auch für die Mikrogynen von *Leptothorax acervorum*, nur mit folgendem Unterschiede. Je ähnlicher sich die normalen Weibchen und Arbeiterinnen einer Art in der Größe sind, desto geringer wird auch die Differenzierung der Doppelanlage in dem befruchteten

Ei sein, desto leichter werden also auch durch äußere Entwicklungsreize Mischungen beider Entwicklungsrichtungen veranlasst werden. Als äußerer Entwicklungsreiz dürfte auch hier die Ernährung dienen, zumal die größeren Arbeiterinnen bei *Leptothorax acervorum* und bei *Formicoxenus nitidulus* ohnehin bereits der dunklen weiblichen Färbung sich nähern, auch wenn ihre Brustbildung völlig ergatoid ist; es bleibt also nur noch die Flügelanlage übrig. Daher glaube ich, dass weibliche Larven, die nach dem Zeitpunkt, wo diese sich entscheidet, spärlichere Nahrung erhalten, zu den kleineren und helleren, aber völlig geflügelten Weibchen werden, während anfangs ergatoid erzogene Larven, die später reichlicher gefüttert werden, zu den unter Nr. 6 beschriebenen Mischformen Veranlassung geben, die übrigens weder häufig noch scharf ausgeprägt sind.

Dies sind einige Gedanken zur kausalen Erklärung der Ergatogynen. Ich hatte anfangs vor, nur eine Zusammenstellung des betreffenden thatsächlichen Materials zu geben; da sich jene Reflexionen aber dabei von selber einstellten[1]), habe ich sie beigefügt, jedenfalls ohne Voreingenommenheit für irgend eine Theorie. Ich bin keineswegs ein Anhänger der Spencer'schen Fütterungstheorie, insofern dieselbe die Erwerbung neuer Eigenschaften den äußeren Einflüssen zuschreibt, sondern teile eher Weismann's Ansicht, dass diese Einflüsse nur als „Entwicklungsreize" zu betrachten sind und dass die eigentliche Ursache für jede Modifikation der organischen wie der psychischen Entwicklung im Innern des Organismus selbst, für die organische Entwicklung speziell in der Keimesanlage zu suchen ist. Gerade insofern die Weismann'sche Theorie eine Präformationstheorie ist, welche die inneren Ursachen der Entwicklung betont, scheint sie mir in philosophischer Beziehung einen großen Vorzug vor den ihr entgegenstehenden zu haben. Besonders die Differenzierung der Stände bei den staatenbildenden Insekten und die entsprechende Differenzierung der Instinkte ist nur auf Grund innerer Entwicklungsgesetze möglich, nicht aber durch die Vererbung erworbener Eigenschaften, wie ich dies auch schon in meinem Werke „Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen" wiederholt (besonders S. 221 und 236 ff.) betont habe. Was ferner eine Instinkttheorie anbelangt, die, wie jene von Eimer, auf die Vererbung individuell erworbener Eigenschaften sich gründet und die Instinkte als „gewohnheitsgemäß gewordene, ver-

1) Die erste Anregung zur Auffassung der ergatoiden Weibchen als Exzessbildungen der typisch ergatoiden Entwicklungsrichtung, der pseudogynen Arbeiterinnen als Hemmungsbildungen der typisch weiblichen Entwicklungsrichtung gab mir merkwürdigerweise das Studium einer anthropologischen Arbeit, nämlich des vortrefflichen Werkes von J. Ranke „Der Mensch".

ständige oder selbst vernünftige Thätigkeiten" erklärt, so finde ich es kaum begreiflich, wie man sie im Ernst aufstellen konnte [1]).

In einem Punkte kann ich jedoch Weismann nicht beistimmen, nämlich darin, dass die Richtung der Variationen des Keimplasmas lediglich durch die natürliche Zuchtwahl normiert werde. Dieser Faktor erweist sich nur zu oft als ohnmächtig statt als allmächtig, wie auch Weismann selbst in seiner interessanten Schrift „Die Allmacht der Naturzüchtung" (S. 27, 34 etc.) angedeutet hat. Ich könnte manche Beispiele anführen, an denen die natürliche Zuchtwahl bis zu einem gewissen Grade als gutes Erklärungsprinzip sich erweist, z. B. für die Differenzierung der Arten innerhalb der Gattung *Dinarda* [2]). Zahlreicher jedoch sind die Beispiele, in denen das Selektionsprinzip einem Pferde gleicht, das man ebenso bequem am Schwanze wie am Kopfe aufzäumen kann; d. h. aus ein und demselben Prinzip kann man ungefähr gleich viele Argumente für diametral entgegengesetzte Erklärungen einer und derselben Thatsache schöpfen. Bezüglich der ergatoiden Männchen von *Formicoxenus* und der ergatoiden Weibchen anderer Ameisen habe ich dies bereits früher eingehend gezeigt [3]). Ferner habe ich nachgewiesen [4]), dass der Instinkt bestimmter Ameisenarten, Sklaven zu halten, durch die natürliche Zuchtwahl nicht entstanden sein kann; derselbe muss vielmehr einer aus innern Ursachen hervorgegangenen Variation der Keimesanlage entsprungen sein und bis zu jenem Stadium sich weiterentwickelt haben, in welchen die natürliche Zuchtwahl ihn als eine merklich nützliche Eigenschaft dadurch zum Gegenstand ihrer Auslese machen konnte, dass sie diejenigen befruchteten Weibchen, in deren Keimplasma die Anlage zur Entwicklung dieses Instinktes bei den Arbeiterinnen der betreffenden Kolonie lag, vor den übrigen bevorzugte, die diese Anlage nicht besaßen und daher minder existenzfähige Kolonien gründeten. An diesem wie an vielen anderen Beispielen lässt sich klar nachweisen, dass die Thätigkeit der Naturzüchtung gegenstandslos wird, wenn man nicht bereits bestimmt gerichtete Variationen der Keimesanlage voraussetzt; diese abermals durch Naturzüchtung zu erklären, scheint mir eine petitio principii. Auch durch Amphimixis lässt sich die Entstehung eines neuen Instinktes, wie desjenigen des Sklavenhaltens, nicht erklären, falls man nicht bereits voraussetzen will, was zu beweisen war, nämlich dass bereits eines der beiden Eltern die Keimesanlage zur Entwicklung jenes Instinktes besessen habe.

---

1) Vergl. Die Psychologie in Eimer's „Entstehung der Arten" (Natur u. Offenbarung, 35. Bd., S. 284 ff.).

2) Vergl. Deutsch. Entom. Zeitschr., 1894, Heft II, S. 279.

3) Die zusammengesetzten Nester, S. 226 ff.

4) Die zusammengesetzten Nester, S. 233 ff.

Es scheint mir ferner, dass durch die Anerkennung äußerer Einflüsse als „Entwicklungsreize“ bereits die Allmacht der natürlichen Zuchtwahl aufgegeben wird; denn jene Reize veranlassen Modifikationen der thatsächlichen Entwicklungsrichtung, die vorher nur in potentia da waren, und die ewig in potentia geblieben wären, wenn jene Reize nicht stattgefunden hätten; ob man diese Reize nun als wirkliche Ursachen (als causae secundariae) oder als bloße Bedingungen der thatsächlichen Variation auffasst, ist für den Philosophen zwar von Wichtigkeit, für die thatsächliche Entwicklung aber ohne Unterschied. Dadurch, dass man annimmt, das lebende Plasma vermöge nach bestimmten innern Entwicklungsgesetzen auf äußere Reize zweckmäßig zu reagieren, verfällt man weder in die harmonia praestabilita von Leibnitz noch in den Occasionalismus des Malebranche, die allerdings heutzutage nicht selten mit der teleologischen Naturauffassung fälschlicher Weise identifiziert werden. Mechanik und Teleologie sind keine sich widersprechende, sondern vielmehr sich gegenseitig ergänzende Elemente der Naturerklärung.

In der Annahme, dass in dem Ei der Ameisen außer der primären Doppelanlage zu Männchen und Weibchen, deren letztere durch die Befruchtung des Eies ausgelöst wird, noch eine sekundäre Doppelanlage (resp. Tripelanlage bei den Arten mit Soldatenkaste) sich finde, stimme ich mit Weismann überein; ohne diese Voraussetzung werden alle Fütterungshypothesen und Züchtungsinstinkte gegenstandslos; denn die „kaleidoskopische Umbildung“ des Gehirns und der Instinkte, durch welche die Arbeiterinnen von dem Weibchen sich unterscheiden, kann in dem spärlicheren Futter ihre Ursache nicht haben[1]). Aus derselben sekundären Doppelanlage, mit Herbeiziehung verschiedener Entwicklungsreize, erkläre ich auch die verschiedenen Formen der Ergatogynen bei den Ameisen. Die Verschiedenheit der letzteren bei verschiedenen Ameisenarten beruht primär auf der verschiedenen Keimesanlage der betreffenden Arten, sekundär auf der Verschiedenheit der Entwicklungsreize. Früher glaubte ich, wie Weismann und Forel jetzt noch, wenigstens die Pseudogynen unmittelbar aus einer besonderen von jener der normalen Individuen derselben Art abweichenden Mischung der Keimesanlage erklären zu müssen, also unmittelbar blastogen wie die Hermaphroditen[2]). In der vorliegenden Arbeit wurde ich jedoch durch eingehendere Prüfung der Thatsachen zur Annahme geführt, dass wir eine derartige besondere Anlage zur Erklärung der Pseudogynen nicht nötig haben, und dass diese letztere auch zu Folgerungen führt, die mit den Beobachtungsthatsachen nicht stimmen. Wenn wir aber durch modifizierte äußere Entwicklungsreize diese

1) Vergl. hierüber auch „Die zusammengesetzten Nester“ S. 221, wo ich dies bereits dargelegt habe.

2) l. c. S. 224.

Thatsachen besser erklären können, dürfen wir nicht zu speziellen Modifikationen des Keimplasmas unsere Zuflucht nehmen; das wäre gegen die Regeln einer richtigen Naturerklärung. Damit bleiben die Eigentümlichkeiten der verschiedenen Ergatogynen immer noch mittelbar und in ihrer eigentlichen tiefsten Ursache blastogen, ebenso wie die normalen Differenzen von Weibchen und Arbeiterin bei den betreffenden Arten. Unmittelbar und in Anbetracht des Entwicklungsstadiums, in welchem sie durch die äußeren Reize veranlasst oder „ausgelöst" werden, sind sie somatogen zu nennen. Es muss jedoch bemerkt werden, dass der Begriff „somatogen" hier nicht in demselben Sinne gebraucht wird wie bei Variationen, die bei der Imago durch äußere Einflüsse veranlasst würden; denn das Larvenleben ist, namentlich bei den Insekten mit vollkommener Metamorphose, gleichsam als eine freilebende Fortsetzung des Embryonallebens zu betrachten mit Rücksicht auf die zu entwickelnden Eigenschaften der Imago, welche allein das definitive Vollendungsstadium darstellt.

Die Annahme, dass die Arbeiterinnen der Ameisen (analog auch bei den Termiten) einen je nach den Gattungen und Arten oftmals verschiedenen Züchtungsinstinkt besitzen, durch welchen die Differenzierung der Keimesanlagen in dem befruchteten Ei zur aktuellen Differenzierung von Weibchen, Arbeiterin (und Soldaten) wird, ist nur eine logische Folgerung aus der Annahme, dass bei den Ameisen wie bei den Bienen Weibchen und Arbeiterin aus gleichartigen Eiern hervorgehen, welche — abgesehen von individuellen Verschiedenheiten — dieselbe Mischung der Keimesanlagen besitzen. Diesen von Emery[1]) näher ausgeführten Züchtungsinstinkt nehme ich ebenfalls an, wie aus der Applikation desselben auf die Erklärung der Pseudogynen hervorgeht. In der Entwicklung eines solchen Instinktes sehe ich keine größere Schwierigkeit als in der Entwicklung der anderen Abeiterinnenintinkte bei den Ameisen. Dieselbe muss mit den Variationen des Keimplasmas, durch welche die blastogene Grundlage für die Differenzierung der Kasten gegeben wurde, Hand in Hand gegangen sein. Ich glaube übrigens, dass in der spezifischen Eigenart des Materials, d. h. in der spezifischen Keimesanlage des befruchteten Eies, welches die Ameisen erziehen, das Hauptmoment für die Verschiedenheit der Kasten bei verschiedenen Ameisenarten liegt, und dass die Verschiedenheit der betreffenden Züchtungsinstinkte dabei nicht bloß eine sekundäre Rolle in ursachlicher Beziehung spielt, sondern dass sie auch in sich betrachtet weit geringer ist als die organische Verschiedenheit des Materials bei den verschiedenen Arten. Dasselbe habe ich oben bereits in Bezug auf die Züchtung der Pseudogynen bemerkt und verweise deshalb auf jene Darstellung.

1) Zur Entstehung und Ausbildung des Arbeiterstandes bei den Ameisen. Biol. Centralbl., 1894, Nr. 2.

Wenn meine Erklärung der ergatoiden Weibchen als Exzessbildung der typisch ergatoiden Entwicklungsrichtung in Folge eines Züchtungswechsels, ferner die Erklärung der pseudogynen Arbeiterinnen als Hemmungsbildung der typisch weiblichen Entwicklungsrichtung, veranlasst durch den gerade entgegengesetzten Züchtungswechsel, richtig ist, könnte es vielleicht Manchem scheinen, als ob dadurch den Ameisen ein hoher Grad individueller Intelligenz zuerkannt würde, indem sie je nach Maßgabe verschiedener äußerer Umstände ihren normalen Brutpflegeinstinkt willkürlich abändern. Ich bin jedoch keineswegs dieser Ansicht; denn dieselbe beruht auf der falschen Voraussetzung, dass jede Modifikation eines ererbten Instinktes, welche durch die sinnliche Wahrnehmung veränderter äußerer Umstände veranlasst wird, als „intelligente Handlung" aufzufassen sei [1]). Hierin befinde ich mich allerdings im Widerspruch mit vielen modernen Psychologen, welche jede neue, durch die sinnliche Erfahrung des Tieres veranlasste Verbindung von sinnlichen Vorstellungen ohne weiteres als intelligente bezeichnen. Dafür habe ich jedoch psychologische Autoritäten wie W. Wundt (Menschen- und Tierseele 2. Aufl.) auf meiner Seite.

Bei dieser Gelegenheit will ich in möglichster Kürze auf Einiges antworten, was man meiner psychologischen Auffassung des Tieres entgegengehalten hat.

Der einzige, der wirklich auf eine Kritik des hauptsächlichen Differenzpunktes eingegangen, ist Emery [2]), und man muss die Objektivität seiner Darstellung anerkennen, die auch einer gegnerischen Ansicht gerecht zu werden bestrebt ist. Meine Argumentation hatte gelautet: nur das Abstraktionsvermögen ist Intelligenz im eigentlichen Sinne; nun zeigen aber die Tiere kein Abstraktionsvermögen; also dürfen wir ihnen keine Intelligenz zuschreiben. Emery's Einwand hiergegen lässt sich, wenn ich ihn richtig verstanden habe, folgendermaßen zusammenfassen: „auch in den Erkenntnisprozessen der Tiere

1) Ich könnte noch hinzufügen: wenn meine *Lomechusa*-Hypothese richtig ist und die Anwesenheit dieser Gäste die Schuld daran trägt, dass in so vielen Kolonien von *sanguinea* so oft eine Menge Krüppel aufgezogen wird, dann müssten die Ameisen, falls sie ein wirkliches, wenn auch noch so geringes Abstraktionsvermögen besitzen, mit dieser Kanaille längst aufgeräumt und ihr gekündigt haben. Dies bliebe selbst wahr für den Fall, dass die *Lomechusa* an den Pseudogynen unschuldig sind; denn dass ihre Larven die betreffenden Kolonien ihrer Wirte durch Auffressen der Eier und jungen Larven schwer schädigen, ist eine davon unabhängige Beobachtungsthatsache. Die „allmächtige" natürliche Zuchtwahl hätte diesen Unfug ebenfalls nicht dulden dürfen, sondern ihm steuern müssen durch Bevorzugung jener Weibchen, welche die Keimesanlage zur Nichtduldung jener Gäste von Seite der Arbeiterinnen besaßen.

2) Intelligenz und Instinkt der Tiere. Biol. Centralbl, 1893, Nr. 4 u. 5.

sind implicite Urteile, Syllogismen enthalten. Die betreffenden Vorstellungen werden aber zu Abstraktionen erst durch den sprachlichen Ausdruck. Dieser Unterschied ist aber ein rein formeller. Darin, dass den Tieren eine eigentliche Sprache fehlt, liegt auch der Grund, weshalb sie kein eigentliches Abstraktionsvermögen besitzen. — Ich erwiedere hierauf erstens: der von Emery zugestandene Unterschied ist kein bloß formeller, sondern deutet hin auf eine wesentliche Verschiedenheit zwischen menschlichem und tierischem Erkenntnisvermögen. Zweitens: die Sprache ist nicht die Ursache des Abstraktionsvermögens, sondern das Abstraktionsvermögen ist die Ursache der Sprache; wenn also die Tiere keine eigentliche Sprache besitzen, ist das der beste Beweis dafür, dass sie kein Abstraktionsvermögen besitzen. Zur näheren Erklärung bemerke ich Folgendes: Ich gebe gerne zu, dass jede Assoziation sinnlicher Vorstellungen implicite ein Urteil oder einen Syllogismus enthält. Dies gilt jedoch für die ererbten Vorstellungsassoziationen, welche auch Emery trotzdem nur als instinktiv, nicht als intelligent bezeichnet, ebenso gut wie für jene, welche durch die sinnliche Erfahrung des Tieres vermittelt werden. Ich muss also in Anbetracht des judicium implicitum entweder beide als intelligent bezeichnen oder keine von beiden. Ich wähle letzteres. Das judicium implicitum oder materiale ist nämlich gar kein judicium im eigentlichen, sondern nur in analogem Sinne. Es heißt judicium nur deshalb, weil ich es in ein wirkliches Judicium durch meinen menschlichen Verstand auflösen kann. Dieses Auflösungsvermögen aber ist es gerade, was Intelligenz bedeutet, nämlich die Einsicht in die Relation zweier Begriffe. Diese Einsicht schließt in sich ein Abstraktionsvermögen, durch welches allgemeine Begriffe gebildet, und ein Reflexionsvermögen, durch welches sie in ihrer Beziehung zu einander und zum erkennenden Subjekte erkannt werden. Auf dem Abstraktionsvermögen und Reflexionsvermögen beruht die Möglichkeit der Sprache, des geistigen Fortschritts, der Wissenschaft. Dass das tierische Erkenntnisvermögen zur Abstraktion und Reflexion nicht befähigt ist, bedeutet keinen bloß formellen Unterschied, sondern einen in dem tiefsten Wesen der Tierseele begründeten: sie besitzt bloß eine sinnliche Erkenntnisfähigkeit, keine geistige, während der Mensch beide, allerdings in ihrer Bethätigung auf das innigste mit einander verbundene Fähigkeiten besitzt.

Nun zum Verhältnis von Abstraktionsvermögen und Sprache. Ich gebe gerne zu, dass die Entwicklung des Abstrakitonsvermögens beim Menschen durch die Sprache bedeutend gefördert werde. Aber ihre tiefste ursächliche Beziehung zu einander scheint mir gerade die umgekehrte zu sein [1]). Denn die Sprache ist der logische Ausdruck des

1) Vergl. auch Preyer, Die Seele des Kindes, S. 295: „In Wahrheit ist es

Gedankens, und in jedem Satze ist das Prädikat ein allgemeiner Begriff, also ein Produkt des Abstraktionsvermögens. Letzteres ist somit die logische Voraussetzung der Sprache. Es ist ferner auch die psychologische Voraussetzung für dieselbe, weil ohne Abstraktionsvermögen kein Bedürfnis zur Bildung einer Sprache vorliegt. Ich sage deshalb: Hätten die Tiere ein wirkliches Abstraktionsvermögen, so hätten sie auch längst eine eigentliche Sprache; daraus dass sie letztere entbehren, schließe ich somit, dass sie auch keine Intelligenz im eigentlichen Sinne haben.

Wenn Emery glaubt, ich sei einfachhin gegen jede Entwicklung der Arten und der Instinkte, so beruht dies auf einem Missverständnis[1]). Ich hielt es jedoch für nützlich darauf aufmerksam zu machen, wie schwach die Gründe sind, die speziell bei den Instinkten der Ameisengesellschaften für die Thatsächlichkeit einer solchen Entwicklung sprechen. Wenigstens mit dem Eocen oder Miocen scheinen manche komplizierte Instinkte keine Aenderung mehr erfahren zu haben. An der bis in die Details übereinstimmenden Form des Sklavereinstinktes der europäischen und der nordamerikanischen Amazonenameise (*Polyergus rufescens* und *P. lucidus*) habe ich dies nachgewiesen[2]). Im übrigen ist die Entwicklungstheorie, gleichviel in welcher Gestalt, für mich eine Hypothese, auf deren Standpunkt ich mich jedoch bei keiner Untersuchung a priori stelle. Diese Zurückhaltung kann der Objektivität einer wissenschaftlichen Studie keinen Schaden bringen.

Auch mein Freund Forel hat in einem auf der letztjährigen (66.) Naturforscherversammlung zu Wien gehaltenen Vortrage „Gehirn und Seele“ meine „Psychologie der Ameisengesellschaften“[3]) einigen kritischen Bemerkungen unterzogen. Forel äußert daselbst die Befürchtung, mein „Scharfsinn“ habe mich verlassen, weil ich die Intelligenz der Ameisen mit derjenigen des Menschen, nicht mit derjenigen anderer Tiere verglichen. Es wäre mir nun interessant gewesen zu erfahren, mit welchen Tieren ich die sozialen Gesellschaftseinrichtungen der Ameisenstaaten, die auch von Lubbock[4]) den menschlichen Gesellschaftseinrichtungen zunächst gestellt worden waren, hätte vergleichen sollen. Davon sagt jedoch Forel nichts. Dafür spricht er von „plastischen Neurocymthätigkeiten“, die auch schon bei Insekten, aber in viel höherem Grade bei Wirbeltieren vorkommen. Dieser neue Name, mit welchem Forel jene Thätigkeiten bezeichnet, die man früher „intelligente“ genannt, gefällt auch mir recht gut. Ist aber

---

nicht die Sprache, welche den Verstand erzeugte, sondern der Verstand ist es, welcher einst die Sprache erfand“.

1) Vergl. Die zusammengesetzten Nester, S. 214.

2) l. c. S. 250.

3) Dieselbe bildet das vorletzte Kapitel der „Zusammengesetzten Nester“.

4) Ameisen, Bienen und Wespen (Leipzig 1883) S. 1.

durch diesen neuen Namen schon bewiesen, dass jene Thätigkeiten ein eigentliches Abstraktionsvermögen einschließen und wesentlich gleichartig sind mit dem menschlichen Denken? Ohne eine petitio principii jedenfalls nicht. Forel hat also hier gegen mich nichts bewiesen; er ist nicht auf den Kernpunkt der Frage eingegangen, indem er sagt: „Um die Ameisenintelligenz zu negieren, fordert Wasmann von diesen Insekten menschenähnliche Raisonnements, die sie natürlich nicht machen können.“ Was ich auch von einer Ameisenintelligenz fordere, falls der Name „Intelligenz“ nicht ein Missbrauch des Wortes sein soll, habe ich hinreichend auseinandergesetzt, und auch Andere, wie Emery, haben es richtig aufgefasst.

Forel vergleicht ferner die Zähmbarkeit höherer Tiere mit der Kulturentwicklung niederer Menschenrassen. Ich glaube, dass dieser Vergleich zu Schlussfolgerungen führt, die denjenigen Forel's entgegengesetzt sind. Kulturentwicklung, mag sie noch so langsam sein, bleibt doch immer Kulturentwicklung, aus der Zähmbarkeit wird jedoch nie Kulturentwicklung, selbst nicht bei jenen höheren Tieren, die schon seit Jahrtausenden unter dem bildenden Einflusse der menschlichen Intelligenz stehen. Selbst der kluge Pudel Van, der den Unterricht eines Lubbock genoss, brachte es nicht bis zum selbstständigen Vergleich von Begriffen, d. h. bis zum Abstrahieren oder Denken [1]). Dass gerade zwischen den Seelenthätigkeiten der höheren Tiere und denen des Menschen trotz der Aehnlichkeit der Gehirnbildung und der Sinnesorgane eine unüberbrückbare Kluft besteht, ist ferner auch ein Beweis dafür, dass die geistigen Thätigkeiten des Menschen nicht bloß Gehirnprozesse sind. Fritz Schultze, dem Forel schwerlich wird vorwerfen können, dass er „durch Voreingenommenheit geblendet“ sei, hat dies im ersten Band seiner vergleichenden Seelenkunde vortrefflich nachgewiesen.

Noch auf eine Seite der Rede Forel's muss ich mit ein paar Worten eingehen. Er hat daselbst den monistischen Gottesbegriff dem theistischen gegenübergestellt und letzteren als „Deus ex machina“ und überhaupt als unhaltbar bezeichnet. Forel scheint den Theismus mit dem Okkasionalismus zu verwechseln und ebensowenig wie Haeckel eine genauere Kenntnis von der Gottesidee zu haben, wie sie in der christlichen Philosophie und Theologie entwickelt wird. Nur hieraus sind die Entstellungen des Begriffs der „Persönlichkeit“ u. s. w. zu erklären, durch die man gar nichts zu Gunsten des Monismus beweist. Forel hat ferner wie Haeckel übersehen, dass dasjenige, was im monistischen Gottesbegriff brauchbares sich findet, z. B. Gottes Unermesslichkeit und seine „innerste“ Gegenwart in allen Dingen, aus der theistischen Gottesidee entlehnt ist, während dasjenige, was den Mo-

1) Vergl. Lubbock, On the senses, instincts and intelligence of animals (London 1889), Chapt. XIV.

nismus vom Theismus wirklich trennt, nämlich die Annahme der substantiellen Einheit aller Wesen, der innern und äußern Erfahrung widerspricht. Ich will übrigens die Gottesbegriffe von Forel und Haeckel keineswegs einfachhin identifizieren. Letzterer, welcher nackt lautet „die Summe aller Atomkräfte und aller Aetherschwingungen im Universum“ [1]) hat einen erborgten Mantel wie „Gottes Geist in allen Dingen“ [2]) besonders nötig, um noch den Schein eines Gottesbegriffs zu retten. Selbst auf die Gefahr hin, von Herrn Haeckel deshalb aus seiner Liste der „denkenden Naturforscher“ gestrichen zu werden, glaubte ich hierüber meine Ansicht aussprechen zu müssen. Wer sich näher über Monismus und Theismus orientieren will, dem möchte ich das Studium des zweiten Bandes des Werkes „Die großen Welträtsel“ [3]) von Tilmann Pesch sehr empfehlen.

Nachtrag.

Da diese Arbeit schon Anfang März eingesandt wurde, sind durch meine seitherigen Beobachtungen einige nachträgliche Bemerkungen nötig geworden. Aus der bisher 173 *sanguinea*-Kolonien (bei Exaeten) umfassenden Statistik hebe ich Folgendes heraus:

1) Die *Lomechusa*-Bezirke und Pseudogynen-Bezirke fallen thatsächlich zusammen; d. h. die 18 Pseudogynen-haltigen und die 20 *Lomechusa*-haltigen Kolonien sind teils identisch, teils benachbart.

2) In keiner einzigen jener 18 Kolonien wurden 1895 statt der normalen ☿ nur Pseudogyne aufgezogen, sondern überall beide, nur in 2 derselben zugleich auch vereinzelte normale ♀.

3) In einer jener 18 Kolonien sind, abweichend von den übrigen, alle nur möglichen Uebergänge zwischen ☿, Ps. und ♀ vorhanden außer den normalen ☿ und ♀, ja sogar eine an die Ps. sich anschließende Exzessbildung der ♀ (große, breitrückige, geflügelte ♀).

Einen eingehenderen Bericht über jene Statistik werde ich an einer anderen Stelle geben. **E. Wasmann.**

---

1) Haeckel, Monismus, S. 33.
2) Ibid. S. 33.
3) Zweite Auflage, Freiburg, Herder, 1892.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1895

Band/Volume: 15

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

Artikel/Article: Die ergatogynen Formen bei den Ameisen und ihre Erklärung. 625-646