

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik

Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vergl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einzusenden zu wollen.

XXV. Bd.

1. Mai 1905.

N^o 9.

Inhalt: Wasmann, Ursprung und Entwicklung der Sklaverei bei den Ameisen (Schluss). — Kienitz-Gertloff, Anti-Reinke II. — Carlgren, über die Bedeutung der Flimmerbewegung für den Nahrungstransport bei den Actinarien und Madreporarien. — Zacharias, Die moderne Hydrobiologie und ihr Verhältnis zur Fischzucht und Fischerei. — Reinke, Philosophie der Botanik.

Ursprung und Entwicklung der Sklaverei bei den Ameisen.

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

(146. Beitrag zur Kenntnis der Myrmekophilen.)

(Schluss.)

Die Fälle 15 und 16 entsprechen dem Stadium 4 der *truncicola*-Kolonien, indem die *consocians*-Kolonie bereits keine *incerta*-Arbeiterinnen mehr besaß. Im Falle 15 war das Nest, das eine *consocians*-Königin mit etwa 200 Arbeiterinnen und einigen Arbeiterkokons enthielt, noch von reinem *incerta*-Ban. Im Falle 16 dagegen zeigte das Nest der etwa 300 *consocians*-Arbeiterinnen umfassenden Kolonie bereits den typischen *consocians*-Stil; nur unter einem Teile des Steines, der das Nest bedeckte, waren noch die völlig verlassenen Gänge des *incerta*-Nestes erkennbar.

Der Fall 17 bezieht sich auf mehrere starke, vollwüchsige *consocians*-Kolonien mit typischem *consocians*-Nest unter einem Haufen von Steinen, an dessen Rändern die Ameisen Pflanzenabfälle aufgehäuft hatten.

Aus den Fällen 1—7 geht hervor, dass die *consocians*-Königin zur Gründung ihrer Kolonie in eine kleine *incerta*-Kolonie eindringt und zwar, wie Wheeler (p. 353) hervorhebt, entweder in eine

ganz junge oder in eine alte, im Aussterben begriffene. Ersteres schließt er aus der Kleinheit der *incerta*-Arbeiterinnen in einigen jener gemischten Kolonien. Dass die *consocians*-Königin nicht immer freundschaftlich aufgenommen wird, zeigte der Fall 1. Aber dies war ja auch der einzige unter allen Fällen, wo noch eine *incerta*-Königin in dem Neste tatsächlich vorhanden war; in allen übrigen Fällen fehlte sie. Wie ist dies Verschwinden der *incerta*-Königin zu erklären?

Am einfachsten wäre die Annahme, dass die *consocians*-Königin — ebenso wie ich es für die *truncicola*-Königin bei *fusca* annahm — in einer bereits weisellos gewordenen *incerta*-Kolonie aufgenommen wird. Wheeler's Fall 1 beweist zwar, dass die fremde Königin manchmal auch in einer solchen Hilfsameisenkolonie Aufnahme sucht, welche noch ihre eigene Königin hat. Sie wurde jedoch daselbst feindlich umhergezerrt, und es blieb in diesem Falle fraglich, ob sie wirklich aufgenommen worden ist. Ferner berichtet Wheeler (p. 357), dass er bei seinen Untersuchungen der *incerta*-Nester nicht wenige reine Kolonien angetroffen habe, welche keine Königin mehr besaßen und daher für die Aufnahme einer *consocians*-Königin besonders geeignet waren. Der gewöhnliche Weg für die Bildung der Adoptionskolonie *consocians-incerta* scheint daher die Aufnahme der *consocians*-Königin in einer weisellosen *incerta*-Kolonie zu sein.

Andererseits spricht jedoch der von Wheeler beobachtete Fall 8 dafür, dass manchmal die *consocians*-Königin auch in einer solchen *incerta*-Kolonie angenommen wird, die noch ihre eigene Königin besitzt. Bei der Auffindung dieser gemischten Kolonie waren in derselben außer zehn kleinen *incerta*-Arbeiterinnen und einer *consocians*-Königin mit einer kleinen *consocians*-Arbeiterin auch eine Anzahl Arbeiterkokons vorhanden, deren Aufzucht teils *incerta*, teils *consocians* lieferte. Diese Kokons beider Arten waren somit gleichaltrig, und wir müssen hieraus schließen, dass auch die *incerta*-Kokons aus Eiern stammten, welche gelegt wurden zur Zeit, als die *consocians*-Königin in dem *incerta*-Neste bereits aufgenommen war: also lebte damals auch noch eine *incerta*-Königin in jenem Neste. Dies wird auch dadurch bestätigt, dass die *incerta*-Arbeiterinnen ziemlich klein waren und somit einer jungen Kolonie angehörten. Ob die *incerta*-Königin durch die *consocians*-Königin getötet wurde, oder ob sie durch mangelhafte Pflege von Seite der *incerta*-Arbeiterinnen einging, welche die fremde Königin bevorzugten, bleibt noch dahingestellt; ich neige zur letzteren Ansicht.

Wheeler stellte noch mehrere Versuche an über die Aufnahme von *consocians*- und *incerta*-Königinnen in Kolonien beider Arten. Die Ergebnisse seien hier kurz mitgeteilt (p. 356):

„1. Eine *consocians*-Königin, die bereits mit *incerta*-Arbeiterinnen gelebt hat, wird in fremden *incerta*-Kolonien bereitwillig aufgenommen.

2. Eine *consocians*-Königin wird von *incerta*-Arbeiterinnen nicht aufgenommen, wenn sie vorher mit Arbeiterinnen ihrer eigenen Art gelebt hat, ausgenommen vielleicht, wenn sie eine sehr junge Königin ist, welche soeben das Heimatnest verlassen hat.

3. Eine *consocians*-Königin, die mit *incerta*-Arbeiterinnen gelebt hat, wird heftig angegriffen von einer starken Kolonie ihrer eigenen Art.

4. Kolonien von *incerta* erweisen sich viel weniger gastlich gegen *incerta*-Königinnen aus fremden Kolonien als gegen *consocians*-Königinnen, die mit fremden *incerta*-Arbeiterinnen gelebt haben.“

Diese Ergebnisse sind jedenfalls nicht ungünstig für die Aufnahme einer jungen *consocians*-Königin in einer *incerta*-Kolonie, selbst wenn letztere ihre eigene Königin noch besitzt. Die unter 2 von Wheeler hervorgehobene Erscheinung, dass eine *consocians*-Königin, die bisher mit Arbeiterinnen der eigenen Art gelebt hat, von den *incerta*-Arbeiterinnen nicht aufgenommen wird, findet hier keine Anwendung, da die junge *consocians*-Königin nach dem Paarungsfluge meist noch lange umherirrt und in verschiedenen Erdlöchern „Quarantäne hält“, bevor sie in einer *incerta*-Kolonie Aufnahme sucht. Eine vom vorjährigen Paarungsfluge stammende *incerta*-Königin hat sicher längst schon den ihr früher anhaftenden *consocians*-Koloniegeruch verloren, wenn sie im nächsten Frühling ihren Schlupfwinkel in der Erde verlässt und ein *incerta*-Nest aufsucht. Für die Weibchen der *Formica*-Arten scheint es aber die gewöhnliche Regel zu sein, dass sie erst in dem auf den Paarungsflug folgenden Frühling des nächsten Jahres ihre neuen Kolonien gründen. Weitere Beobachtungen hierüber wären allerdings noch sehr erwünscht, sowohl in Europa als auch in Nordamerika.

Ferner erörtert Wheeler die Frage (p. 357), wie die *consocians-incerta*-Kolonien zu einfachen *consocians*-Kolonien werden. Dass die *consocians* ihre ehemaligen Hilfsameisen später töten, halte ich mit Wheeler für völlig unannehmbar. Die zweite Möglichkeit ist die, dass die *incerta*-Arbeiterinnen, weil sie keine eigene Königin mehr haben und daher auf ihre individuelle Lebensdauer beschränkt sind, von selber aussterben. Dies ist nach meiner Ansicht die einzig richtige Erklärung. Da nach meinen Versuchen an den verschiedensten europäischen *Formica* das Alter der einzelnen Arbeiterin drei Jahre nicht zu überschreiten pflegt, wird eine dreijährige *consocians*- oder *truncicola*-Kolonie ganz von selber eine einfach gemischte Kolonie. Bis dahin ist sie aber gewöhnlich noch nicht so volkreich geworden, dass ihr der Nestbau von *incerta* (bezw. *fusca*) unter Hinzufügung des eigenen Baustiles von *consocians* (bezw.

truncicola) nicht völlig genügen sollte. Die dritte von Wheeler vorgeschlagene Möglichkeit, dass nämlich die *consocians*-Kolonie schließlich „durch Auswanderung sich reinigt“, indem sie von den *incerta* sich trennt, halte ich daher für wenig wahrscheinlich oder doch wenigstens für einen seltenen Ausnahmefall. Eine bereits selbständig gewordene *consocians*- oder *truncicola*-Kolonie dürfte allerdings später gelegentlich auswandern und einen neuen Nestplatz suchen. Dass sie es aber tut, so lange sie noch gemischt ist, dürfte selten vorkommen, und auch in diesem Falle bleibt noch zu beweisen, dass die Hilfsameisen nicht mitziehen, sondern im alten Neste bleiben.

Wheeler beruft sich für letztere Vermutung auf die von mir 1902 in der Allgem. Zeitschr. f. Entomol. erwähnte Adoptionskolonie *sanguinea-fusca-pratensis*, in welcher eine *pratensis*-Königin aufgenommen worden war, was schließlich zur Trennung der *sanguinea* von den *pratensis* führte¹⁾. Aber hier lagen ganz andere Gründe für jene Trennung vor. Hier wanderten nicht die *pratensis* aus, welche die Königin besaßen und den neuentwickelten Teil der gemischten Kolonie darstellten, sondern die *sanguinea* wanderten aus, und zwar aus dem einfachen Grunde, weil sie alljährlich um dieselbe Zeit ihr Winternest zu beziehen pflegten. Im nächsten Frühjahr kamen sie dann zu dem alten Nestplatz zurück und alliierten sich wieder mit den *pratensis* zu einer gemischten Kolonie, die dann durch Aussterben der *sanguinea* schließlich wieder zu einer einfachen Kolonie wurde. Diese Beobachtung bietet somit keine Stütze für die Auswanderungshypothese, weil nicht die neuen Komponenten, nämlich *pratensis*, der auswandernde Teil waren.

Zu den nordamerikanischen Ameisen, deren Königinnen gleich *Formica consocians* regelmäßig Adoptionskolonien mit Arbeiterinnen fremder Arten gründen, gehört nach Wheeler (p. 360) auch *F. microgyna* Wheel. in Colorado; diese Art hat noch kleinere Weibchen als *consocians* und zwar oft in großer Zahl in einem Neste. Wheeler fand in der Umgebung des Pike Peak dreimal kleine gemischte Kolonien, die aus Arbeiterinnen von *F. microgyna* var. *rasilis* und von *F. fusca* var. *argentata* bestanden.

Auch *F. microgyna* var. *nevadensis* Wheel. und *F. montigena* Wheel., die er im Anhang derselben Arbeit beschreibt, besitzen sehr kleine Weibchen und gründen ihre neuen Kolonien mit Hilfe von Arbeiterinnen fremder Arten. *F. montigena* ist mit *dakotensis* Em. nahe verwandt und lebt auf höheren Bergen in Colorado. Außer mehreren starken ungemischten Kolonien von *montigena* traf Wheeler auch zwei kleine, anscheinend ganz junge Kolonien dieser Ameisen, welche mit Arbeiterinnen von *F. incerta* gemischt

1) Siehe oben S. 258 ff.

waren und wahrscheinlich Adoptionskolonien darstellten, durch Aufnahme einer *montigena*-Königin in einer *incerta*-Kolonie entstanden.

Eine nordamerikanische Myrmecine, *Stenamamma* (*Alphaenogaster*) *tenesseense* Mayr hat ebenfalls sehr kleine, glatte Weibchen, die von denjenigen der verwandten Arten auffallend abweichen (p. 362). Nun hat aber P. Jerome Schmitt O. S. B. schon vor mehreren Jahren in Pennsylvanien eine gemischte Kolonie von *Stenamamma tenesseense* mit *Stenamamma fulvum* var. *piceum* gefunden, und zwar mit einer Königin der ersteren Art. Die gemischte Kolonie war unter einem Steine, obwohl *tenesseense* sonst nur in altem Holz nistet. Später fand auch Wheeler selbst in Illinois zwei gemischte Kolonien von *Stenamamma tenesseense* mit *St. fulvum* var. *rude*. Auch hier war die Königin zu *tenesseense* gehörig und die Zahl der Arbeiterinnen dieser Art überwog; auch frischentwickelte Arbeiterinnen und Puppen von *tenesseense* waren in einer dieser Kolonien vorhanden. Dass die *tenesseense*-Kolonie später, nach dem Aussterben der *fulvum*-Arbeiterinnen ihren Nestplatz wechselt und in einen alten Stamm zieht, ist kaum zu bezweifeln; ob sie es aber schon früher tut und dabei die *fulvum*-Arbeiterinnen im alten Nest unter dem Steine zurücklässt, müsste erst durch Beobachtung entschieden werden.

Weiterhin (p. 363 ff.) erörtert Wheeler die Frage, ob auch bei solchen nordamerikanischen Ameisenarten, welche keine auffallend kleinen Weibchen besitzen, solche vorkommen, welche in temporär gemischten Adoptionskolonien mit den Arbeiterinnen anderer Arten leben. An erster Stelle ist hier *Formica dakotensis* var. *Wasmanni* For. zu berücksichtigen¹). Ich muss jedoch ausdrücklich bemerken, dass diese *Formica*, deren Arbeiterinnen sehr denjenigen von *exsectoides* gleichen, verhältnismäßig kleine, glatte und in der Färbung sehr variable Weibchen hat; sie schließt sich daher an die von Wheeler erwähnten Arten mit ausgeprägt mikrogynen Weibchenform unmittelbar an und gehört nicht zu den Arten mit normalen großen Weibchen. Schon dieser Umstand spricht dafür, dass ihre mit *F. fusca* var. *subsericea* gemischten Kolonien in der Jugend Adoptionskolonien sind; damit ist aber keineswegs ausgeschlossen, dass sie später zu Raubkolonien werden. Wir wollen die Tatsachen hier kurz vorführen.

Meine Korrespondenten P. H. Wolff und H. Muckermann S. J., welche bei Prairie du Chien (Wisconsin) diese Ameise entdeckten und

1) Vergl. W a s m a n n, Neues über die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien (Allg. Zeitschr. für Entom. 1902, Nr. 1 S. 1 ff. Sep. S. 6 ff.) Die Ameisenart war mir damals von Emery als *dakotensis* Em. bestimmt worden. Später (Ann. Soc. Ent. Belg. XLVIII, 1904, p. 153) beschrieb sie Forel wegen der von *dakotensis* etwas abweichenden Eigentümlichkeiten als var. *Wasmanni*. Auf *Wasmanni* beziehen sich somit alle über *dakotensis* daselbst gegebenen biologischen Mitteilungen, sowie die Beschreibung der geflügelten Geschlechter.

mir das Material samt ihren Beobachtungen zusandten, trafen Kolonien von *Wasmanni* mit und ohne Hilfsameisen (*subsericea*). Auf der linken Seite des Mississippi fand Muckermann im ganzen sieben Kolonien, deren Nester weit voneinander entlegen waren und neben *Wasmanni* sämtlich auch *subsericea* enthielten¹⁾; auf der rechten Seite des Mississippi dagegen fand er drei bis vier Kolonien mit zusammen etwa zwanzig nahe beisammen liegenden Nestern, in denen *subsericea* fehlte. Die Königinnen in den Nestern waren stets *Wasmanni*, nie *subsericea*. Die Nester waren unter Steinen, aber, namentlich bei den letzterwähnten, stärkeren Kolonien, häufig mit einem Oberbau aus trockenem Pflanzenmaterial verbunden.

Wie sollen wir nun die Symbiose von *F. dokotensis* var. *Wasmanni* mit *fusca* var. *subsericea* deuten? Dass es sich hier um gesetzmäßige Formen gemischter Kolonien handelt, steht durch die Beobachtungen von Wolff und Muckermann außer Zweifel; die Frage kann nur sein, ob es sich bloß um primärgemischte Adoptionskolonien oder überdies auch um sekundär gemischte Raubkolonien handelt. Dass diese gemischten Kolonien stets ursprünglich entstehen durch die Adoption eines *Wasmanni*-Weibchens in einer *subsericea*-Kolonie, die ihre Königin verloren hat oder infolge der Adoption der fremden Königin verliert, ist nicht zu bezweifeln, obwohl ganz junge Kolonien (vom Stadium 1 und 2 der *truncicola-fusca*-Kolonien) noch nicht gefunden worden sind. Vielleicht gehört hierher eine Beobachtung von Muckermann, der nahe bei einem *Wasmanni*-Nest, das seit zehn Tagen in Auswanderung begriffen war, unter einem Steine zwei Königinnen von *Wasmanni* mit einigen frischentwickelten Arbeiterinnen derselben Art und einer Königin von *subsericea* mit einer alten Arbeiterin der letzteren Art beisammen fand. Entscheidend ist diese Beobachtung nicht, weil jene Ameisen bei der Auswanderung der *Wasmanni*-Kolonie vorübergehend unter dem Stein Zuflucht gesucht haben können, unter welchem eine *subsericea*-Königin saß; die Anwesenheit frischentwickelter *Wasmanni*-Arbeiterinnen spricht allerdings dafür, dass bereits eine Adoptionskolonie oder Allianzkolonie vorlag.

Darin bin ich also mit Wheeler ganz einverstanden, dass die gemischten Kolonien *Wasmanni-subsericea* als Adoptionskolonien zustande kommen. Aber eine andere Frage ist, ob alle am linken Ufer des Mississippi gelegene sieben Kolonien dieser Art noch primär gemischt waren, oder ob sich unter ihnen nicht bereits auch solche befanden, die bereits durch Raub von *subsericea*-Puppen

1) Das Zahlenverhältnis der Herren zu den Hilfsameisen war ungefähr 8:1 bis 24:1, nicht 7:3 oder 7:4, wie Wheeler (l. c. p. 365) angibt. Letztere Angabe beruht auf einer Verwechslung der Sklavenzahl mit der Zahl der sklavenshaltigen Kolonien, die sich zu den sklavenslosen wie 7:3 oder 7:4 verhielten.

sekundär gemischt waren, also echte Raubkolonien, nicht mehr bloße Adoptionskolonien. Einige dieser gemischten Kolonien besaßen bereits eine erhebliche Stärke; eine darunter, die von Wolff zuerst entdeckt wurde, beschrieb er mir als eine sehr volkreiche Kolonie, die ein großes Nest bewohnte, aber nur sehr wenige *subsericea*-Sklaven hatte. Da die Arbeiterinnen von *subsericea* nur drei Jahre alt werden, diese Kolonie aber wahrscheinlich schon ein höheres Alter besitzen musste von mindestens vier bis fünf Jahren, so scheint mir der Schluss naheliegend, dass es auch Fälle gibt, in denen die ursprüngliche Adoptionskolonie *Wasmanni-subsericea* später zu einer Raubkolonie *Wasmanni-subsericea* wird, gerade so wie es mit unseren *sanguinea-fusca*-Kolonien regelmäßig sich ereignet. Die drei oder vier noch stärkeren *Wasmanni*-Kolonien auf dem rechten Ufer des Mississippi müssen, obwohl dort nach Muckermann's Angaben *subsericea*-Nester viel seltener sind, ursprünglich auch Adoptionskolonien *Wasmanni-subsericea* gewesen sein, dann vielleicht sogar einige Jahre lang Raubkolonien, bis endlich die Kolonien so volkreich an eigenen Arbeiterinnen wurden, dass sie keiner Hilfsameisen mehr bedurften. Bei den stärksten *sanguinea*-Kolonien in Europa finden wir ja auch, obwohl viel seltener, die Erscheinung, dass sie völlig sklavenlos werden¹⁾.

Hiernach scheint es mir, dass *F. dakotensis* var. *Wasmanni* eine biologische Mittelstellung einnimmt zwischen den *truncicola*-Kolonien, welche nach dem Aussterben ihrer primären Hilfsameisen gewöhnlich keine neuen durch Raub sich verschaffen — und den *sanguinea*-Kolonien, welche, solange die Kolonie noch nicht sehr stark ist, Sklaven eben derselben Hilfsameisenart rauben und erziehen, mit deren Hilfe ihre Kolonie ursprünglich gegründet wurde. Wir dürfen somit die gemischten Kolonien von *Wasmanni-subsericea* als ein neues Glied in der Kette der Entwicklung des Sklavereinstinktes ansehen, das von den zeitweilig gemischten Adoptionskolonien zu den dauernd gemischten Raubkolonien überleitet.

Es gibt in Nordamerika eine häufige große *Formica*-Art, *excetoïdes* For., McCooks moundmaking ant of the Alleghanies, deren vollwüchsige Kolonien oft sehr volkreich sind, riesige Haufenmester bauen und oft auch weitverzweigte Kolonieverbände von vielen Nestern bilden. Diese Ameise hat große Königinnen, die denjenigen unserer *Formica rufa* nicht nachstehen. Trotzdem gebe ich Wheeler völlig recht, wenn er (p. 363ff.) auf Grund der Beobachtungen August Forel's, des leider schon verstorbenen P. Jerome Schmitt O. S. B. und seiner eigenen annimmt, dass die neuen jungen Kolonien von *excetoïdes* als Adoptionskolonien

1) Siehe oben S. 119, 202 und 208, Nr. 4.

mit Hilfe von *subsericea*-Arbeiterinnen entstehen. Forel fand eine kleine gemischte Kolonie *exsectoides-subsericea* bei Hartford in Connecticut. P. Schmitt berichtete brieflich an Wheeler, dass er bei St. Vincent in Pennsylvanien zu verschiedenen Zeiten fünf dieser gemischten Kolonien gefunden habe; alle waren sehr schwach und enthielten stets als Königin nur das *exsectoides*-Weibchen. Auch Wheeler selbst entdeckte bei Colebrook in Connecticut zwei solcher Kolonien. Es kann daher wohl als sehr wahrscheinlich gelten, dass die neuen Kolonien von *exsectoides* regelmäßig Adoptionskolonien *exsectoides-fusca* sind. Bei der späteren Entwicklung der selbständig gewordenen Kolonie wird bei *exsectoides* ebenso wie bei unserer *rufa* die Fortpflanzung des Stammes hauptsächlich durch Bildung von Zweigkolonien erfolgen, indem neue befruchtete Weibchen mit Arbeiterinnen derselben Kolonie ein neues Nest gründen.

Auf Wheeler's Vermutungen bezüglich der europäischen *Formica*-Arten *rufa*, *pratensis* und *exsecta* brauche ich hier nicht einzugehen, da ich den Gegenstand bereits oben ausführlich behandelt habe (S. 194—200). Für *Formica rufa* insbesondere habe ich gezeigt, dass und weshalb bei ihr die Gründung neuer Kolonien mit Hilfe von *fusca*-Arbeiterinnen einen relativ seltenen Fall darstellt.

8. Schlussergebnisse.

Ich will nun die Resultate der vorliegenden Studie in einigen Sätzen kurz zusammenfassen:

1. Es gibt *Formica*-Arten, deren Königinnen nach dem Paarungsfluge selbständig und allein neue Kolonien gründen. Typus: *F. fusca* und *rufibarbis*.

2. Es gibt *Formica*-Arten, deren Königinnen nach dem Paarungsfluge zwar nicht selbständig und allein ihre neuen Niederlassungen¹⁾ gründen, aber trotzdem für gewöhnlich nicht mit Hilfe von Arbeiterinnen fremder Arten, sondern mit Arbeiterinnen der eigenen Kolonie, der eigenen Rasse oder einer nahe verwandten Rasse derselben Art. Typus: *F. rufa* und *pratensis*. Am häufigsten erfolgt hier die Gründung neuer Niederlassungen mit Arbeiterinnen derselben Kolonie, also durch Bildung von Zweigkolonien, nicht von neuen Kolonien. Dies gilt größtenteils auch für *F. sanguinea*²⁾.

3. Es gibt *Formica*-Arten, welche, ohne Sklavenhalter zu sein, zeitweilig gemischte Kolonien bilden, indem die Königinnen dieser Arten nach dem Paarungsfluge ihre neuen Kolonien regel-

1) Ich sage „neue Niederlassungen“, nicht „neue Kolonien“, weil hier Zweigkoloniebildung die häufigste Form der Fortpflanzung des Stammes darstellt.

2) Vgl. die Anmerkung 1 auf S. 282.

mäßig als „Adoptionskolonien“ mit Hilfe von Arbeiterinnen einer fremden Art gründen. Nach dem Aussterben dieser ursprünglichen Hilfsameisen wird die Kolonie dann dauernd eine einfache, ungemischte Kolonie. Typus für Europa: *F. truncicola* und ihre gemischten Kolonien mit Arbeiterinnen von *fusca*. Für Nordamerika: *F. consocians* und ihre gemischten Kolonien mit Arbeiterinnen von *incerta*.

4. Die unter Nr. 3 erwähnten *Formica*-Arten behalten nach meinen Versuchen an *truncicola*, wenigstens solange in der Kolonie noch Arbeiterinnen leben, welche von den bereits ausgestorbenen Hilfsameisen erzogen wurden, die Neigung bei, Arbeiterpuppen eben jener fremden Ameisenart sich zu verschaffen und zu erziehen, mit deren Hilfe die betreffende Kolonie ursprünglich gegründet wurde. Dadurch erklärt sich der ontogenetische und phylogenetische Ursprung des Sklavereinstinktes bei den folgenden Gruppen (5 und 6); aus den Adoptionskolonien gehen die Raubkolonien hervor.

5. Es gibt *Formica*-Arten, welche schon Sklavenhalter sind, trotzdem aber nur zeitweilig gemischte Kolonien bilden, indem sie erstens eine primär gemischte Adoptionskolonie mit Arbeiterinnen einer fremden Art bilden (wie unter Nr. 3), zweitens aber nach dem Aussterben der primären Hilfsameisen noch eine Zeitlang Sklaven derselben Art rauben, mit deren Hilfe ihre Kolonie gegründet wurde, und zwar so lange, bis ihre Kolonien die eigene normale Volkszahl erreicht haben; dann lassen sie die Hilfsameisen in denselben wieder aussterben. Als Typus dieser Klasse gemischter Kolonien, welche zwar nur zeitweilig gemischt aber dennoch schon Adoptionskolonien und Raubkolonien sind, sehe ich die Kolonien von *F. Wasmanni* mit ihren *subsericea*-Sklaven an (Nordamerika).

6. Es gibt *Formica*-Arten, welche in dauernd gemischten Kolonien mit Arbeiterinnen fremder Arten leben. Diese Kolonien sind in der Jugend stets Adoptionskolonien (wie unter Nr. 4), werden aber durch die Sitte dieser Ameisen, neue Arbeiterpuppen ihrer Hilfsameisenart regelmäßig zu rauben, zu dauernd gemischten Raubkolonien. Sklavenlose Kolonien sind hier eine seltene Ausnahme und finden sich nur unter den allerstärksten Kolonien, die gar kein Bedürfnis nach fremden Arbeitskräften mehr haben. Typus: *Formica sanguinea*¹⁾ und ihre normal gemischten Kolonien mit *fusca* oder *rufibarbis* in Europa²⁾.

1) Dass bei *sanguinea* auch häufig Zweigkoloniebildung vorkommt, die nicht zur Entstehung neuer Kolonien, sondern neuer Nester derselben Kolonie mit neuen befruchteten Weibchen führt, wurde bereits oben bemerkt (unter Nr. 2).

2) Für die nordamerikanischen Rassen von *sanguinea* sind weitere Beobach-

7. Mit *F. sanguinea* ist der Höhepunkt des Sklavereinstinktes bei den *Formica*-Arten erreicht. Hier ist die Neigung, fremde *Formica*-Puppen zu rauben und zu erziehen, so hoch entwickelt, dass manchmal auch andere Hilfsameisenarten erzogen werden als jene, mit deren Hilfe die junge Adoptionskolonie gegründet wurde. Namentlich gilt dies für die dreifach gemischten Kolonien, welche zwei normale Sklavenarten (*fusca* und *rufibarbis*) zugleich enthalten. Auch die anormal gemischten *sanguinea*-Kolonien, welche neben oder statt der normalen Sklavenart *pratensis* oder *rufa* als Hilfsameisen haben, erklären sich meist aus derselben Quelle wie die normalen, indem junge Adoptionskolonien *pratensis-fusca* oder *rufa-fusca* beraubt wurden¹⁾. Es gibt aber auch anormal gemischte Adoptions- oder Allianzkolonien von *sanguinea* mit *pratensis* (bezw. *rufa*), welche ebenfalls aus den normal gemischten hervorgehen²⁾.

8. Den Höhepunkt der Entwicklung des Sklavereinstinktes bei den Formicinen stellt *Polyergus* dar. Die körperliche und psychische Anpassung an die Sitte des Sklavenhaltens ist hier bereits eine so hochgradige, dass sie einseitig wird und den Wendepunkt zur Degeneration des Sklavereinstinktes in der Richtung zum sozialen Parasitismus bildet. Unter den Myrmicinen stehen *Strongylognathus Christophi*³⁾ und *Huberi* noch auf einer ähnlichen Stufe der Entwicklung des Sklavereinstinktes wie *Polyergus*, während *Strong. testaceus* dem sozialen Parasitismus nahe kommt, auf dessen tiefster Degenerationsstufe *Anergates* bereits angekommen ist.

9. Die einseitige Überentwicklung des Sklavereinstinktes bei *Polyergus rufescens* und dessen nordamerikanischen Rassen, sowie bei *Strongylognathus Christophi* und *Huberi*, bei denen die Erziehung der Brut ebenfalls durch die Hilfsameisen besorgt wird, bedingt bei diesen Sklavenhaltern wiederum eine Einschränkung des Sklavereinstinktes auf jene Art von Hilfsameisen, mit denen die Kolonie ursprünglich gegründet wurde. Bei *Polyergus* kommen noch (sehr selten) zwei Arten von Sklaven zugleich vor, bei den *Strongylognathus* stets nur eine.

10. Sämtliche dauernd gemischten Kolonien der sklavenhaltenden Ameisen aus den Gattungen *Formica*, *Polyergus* und *Strongylognathus* (*Christophi* und *Huberi*) sind in der Jugend Adoptionskolonien und werden später Raubkolonien. Nur bei *Tomognathus* scheint bereits die Bildung der neuen gemischten

tungen von Wheeler in Aussicht. Dabei wird sich auch zeigen, ob Forel's Rasse *aserva*, welche *sanguinea* ohne Sklaven darstellt, sich bestätigt.

1) Vgl. hierüber oben S. 261.

2) Vgl. oben die *sanguinea-fusca-pratensis*-Kolonie Nr. 247 (S. 258).

3) Über einen Raubzug von *Str. Christophi* hat Forel kürzlich berichtet. (Revue Suisse de Zoologie XII, 1904, S. 1ff. [Separat]).

Kolonien eher in Form einer Raubkolonie zu erfolgen, indem *Tomognathus*-Weibchen in ein Nest der Sklavenart (*Leptothorax*) eindringen und die Arbeiterpuppen der letzteren beschlagnahmen, während sie in dem fremden Neste sich niederlassen. Hier gehen somit die Adoptionskolonien, Allianzkolonien und Raubkolonien schon bei dem Ursprung der gemischten Kolonie ineinander über.

11. Indem bei der weiteren Degeneration des Sklavereinstinktes der Myrmicinen in der *Strongylognathus*-Gruppe die Fähigkeit der „Herren“ verloren ging, ihre Hilfsameisen als „Sklaven“ zu rauben, kehrten die Raubkolonien wiederum zu dem ursprünglichen Stadium der Adoptions- oder Allianzkolonien zurück. Bei *Strongylognathus testaceus* finden wir bereits dauernde Allianzkolonien zwischen der Herren- und der Sklavenart (*Tetramorium*). Bei *Anergates* endlich, der auf der tiefsten Stufe des sozialen Parasitismus steht und sogar die eigene Arbeiterform gänzlich verloren hat, während die Männchen flügellos, puppenähnlich und morphologisch rückgebildet sind, treffen wir dauernde Adoptionskolonien mit der Hilfsameisenart (*Tetramorium*).

12. Die allmähliche parasitische Degeneration des Sklavereinstinktes, die von *Strongylognathus Christophi* und *Huberi* zu *Str. testaceus* und von diesem schließlich zu *Anergates* führt, stellt somit morphologisch und biologisch eine rückschreitende Entwicklung dar. Wie ich insbesondere für *Strongylognathus testaceus* gezeigt, hängt diese rückschreitende Entwicklung der Sklavenhalter bis zum sozialen Parasitismus mit dem Vordringen von *Strongylognathus* in ein nördliches Klima zusammen¹⁾.

13. Im allgemeinen können wir demnach sagen: Ontogenetisch wie phylogenetisch gehen die Raubkolonien der sklavenhaltenden Ameisen aus Adoptionskolonien (bezw. aus Allianzkolonien) hervor bis zur höchsten Entwicklungsstufe der Sklaverei. Dann kehren sie mit der fortschreitenden Entartung der Sklaverei wieder zu den ursprünglichen Formen der Allianzkolonien oder Adoptionskolonien zurück.

14. Die Entwicklung des Sklavereinstinktes hat in den Unterfamilien der Formicinen (Camponotinen) und der Myrmicinen zu verschiedenen Zeiten begonnen, und innerhalb dieser Unterfamilien wieder bei verschiedenen Gattungen und Arten völlig unabhängig voneinander und zu verschiedenen Zeiten.

Im allgemeinen scheint die Entwicklung des Sklavereinstinktes

1) Neues über die zusammengesetzten Nester etc. V. (Allgemeine Zeitschrift für Entomologie 1902, Nr. 7—8, S. 138—139, Separat S. 29—30).

bei den Formicinen phylogenetisch weit jüngeren Datums zu sein als bei den Myrmicinen. Denn bei ersteren finden wir sowohl im paläarktischen wie im nearktischen Gebiet gegenwärtig noch viele vorbereitende, niedere und höhere Entwicklungsformen jenes Instinktes gleichzeitig vor bei verschiedenen Gruppen, und die Entwicklung des Instinktes ist hier in der ältesten Gruppe erst bis zu seinem glänzenden Kulminationspunkt in der Gattung *Polyergus* gelangt. Bei den Myrmicinen dagegen begegnen uns im europäischen Faunengebiet vorwiegend bereits rückschreitende Stufen der Sklaverei, die am Kulminationspunkt angelangt wieder abwärts führen (bei verschiedenen *Strongylognathus*-Arten in verschiedenem Grade) oder sogar schon bei dem tiefsten sozialen Parasitismus angelangt sind (*Anergates*). Aus Nordamerika sind außer der auch in Europa vorkommenden Gattung *Tomognathus* überhaupt keine Sklavenhalter unter den Myrmicinen bekannt, sondern bloß soziale Parasiten¹⁾.

Zum Schluss sei noch bemerkt, dass man in dem oben unter Nr. 13 erwähnten Resultate eine auffallende Bestätigung des biogenetischen Grundgesetzes auf biologischem Gebiete sehen könnte, nach welchem die Ontogenese nur eine abgekürzte Rekapitulation der Phylogenese darstellen soll. Da bei Besprechung meines Buches „Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie“ (Freiburg i. B. 1904) verschiedene Rezensenten es

1) Unter den nordamerikanischen Myrmicinen, welche als soziale Parasiten mit fremden Arten in gemischten Kolonien leben, sind von *Epoecus Pergandeii* Em., *Sympheidole elecebra* Wheel. und *Epipheidole inquilina* Wheel. ähnlich wie bei unserem *Anergates* nur Männchen und Weibchen bekannt, keine Arbeiterinnen. Übrigens sind die Männchen dieser amerikanischen Gattungen nicht morphologisch rückgebildet, wie jene von *Anergates*, sondern normal, und die befruchteten Weibchen erreichen keine so kolossale Physogastrie wie die *Anergates*-Königinnen. Die parasitische Degeneration ist bei jenen drei Gattungen demnach, trotz des Verlustes der Arbeiterinnen-Form, eine viel geringere als bei *Anergates*. Mir scheint die Möglichkeit naheliegend, dass jene drei nordamerikanischen Gattungen gar nicht aus ehemals sklavenraubenden Arten hervorgegangen sind, sondern aus ehemaligen Gastameisen, deren Kolonien anfangs in zusammengesetzten Nestern, später in gemischten Allianzkolonien mit ihren Wirten lebten, worauf sie dann schließlich die eigene Arbeiterform verloren. Bei *Sympheidole* und *Epipheidole* sind bisher keine Königinnen der betreffenden Wirtsarten (*Pheidole*) in den gemischten Kolonien getroffen worden. Wheeler spricht daher die Vermutung aus, dass *Sympheidole* und *Epipheidole* gleich unseren *Anergates* Adoptionskolonien bilden, in denen die Königin der parasitischen Art jene der Wirtsart ersetzt. (Siehe Wheeler, The new genera of inquiline ants from Utah and Colorado pag. 17 in: Bull. Amer. Mus. of Nat. Hist. XX, art. I, pag. 1—17 Jan. 1904). Trotzdem können die *Sympheidole-Pheidole* und die *Epipheidole-Pheidole*-Adoptionskolonien in ganz anderer Weise zustande gekommen sein als jene von *Anergates-Tetramorium*, welche wahrscheinlich eine parasitische Degeneration von ehemals sklavenhaltenden *Strongylognathus-Tetramorium*-Kolonien darstellen.

befremdlich gefunden haben, dass ich gegen jenes „Grundgesetz“ im allgemeinen mich ablehnend verhalte, obwohl ich ebendort¹⁾ bei der Entwicklung der *Termitoxeniidae* eine neue tatsächliche Bestätigung für dasselbe erbrachte, so sei hier folgendes zur Erklärung jenes scheinbaren Widerspruchs beigelegt.

Die Entwicklung, die ontogenetische wie die phylogenetische, setzt sich aus drei verschiedenen Faktoren zusammen: erstens aus den allgemeinen organischen Gesetzen des Wachstums und der Vermehrung der Zellen und der Differenzierung der Gewebe; zweitens aus den Bahnen, welche dem Entwicklungsprozess durch Anpassung unter der Wechselwirkung der verschiedensten inneren und äußeren Ursachen angewiesen werden; drittens aus den Bahnen, welche dem Entwicklungsprozess durch Vererbung jener ursprünglichen Anpassungen vorgezeichnet werden. Diese drei Faktoren greifen in sehr mannigfacher und wechselvoller Weise ineinander, so dass bald der eine, bald der andere mehr in den Vordergrund tritt. Das „biogenetische Grundgesetz“ bringt aber nur den dritten Faktor zum Ausdruck, und deshalb halte ich es nicht für das biogenetische Grundgesetz, sondern nur für ein biogenetisches Teilgesetz, das sich bloß dort bewähren kann, wo die „Cänogenese“ gegenüber der „Palingenese“ zurücktritt. Ich gebe gerne zu, dass dies manchmal zutrifft und dass man nicht selten aus der Ontogenese wichtige Aufschlüsse über die Phylogenese einer Spezies erhalten kann. Einen solchen Fall haben wir in der Entwicklung der Thorakalanhänge der Dipterengattung *Termitoxenia*, wo diese Gebilde im Jugendzustand noch ein Stadium der Flügeladerung durchlaufen. Einen ähnlichen Fall haben wir auch in der Geschichte des Sklavereinstinktes der Ameisen, wo die ontogenetische Entwicklung von Adoptionskolonien zu späteren Raubkolonien uns einen deutlichen Fingerzeig gibt, wie wir uns die phylogenetische Entstehung und Entwicklung des Sklavereinstinktes vorzustellen haben; hier decken sich in der Tat beide Erscheinungsreihen so auffallend, dass wir sagen dürfen: die ontogenetische Entwicklung einer Raubameisenkolonie von *F. sanguinea* ist die abgekürzte Wiederholung der Stammesgeschichte, durch welche die dauernd gemischten Raubkolonien dieser Ameise aus ursprünglich nur zeitweilig gemischten Adoptionskolonien, wie *F. truncicola* sie heute noch zeigt, hervorgegangen sind.

Hieraus auf die „Allgemeingültigkeit“ des biogenetischen Grundgesetzes schließen zu wollen, wäre unlogisch. Der Erklärungswert desselben versagt bereits, wenn wir die Entstehung der ersten Raubkolonie in der Stammesgeschichte von *F. sanguinea* oder

1) 9. Kap., 10. Abschnitt, S. 266 ff. Siehe auch: Die Thorakalanhänge der Termitoxeniidae, ihr Bau, ihre Entwicklung und phylogenetische Bedeutung (Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. 1903, S. 113—120 und Tafel I und II).

Wasmanni erforschen wollen. Die erste Raubkolonie konnte noch keine Stammesgeschichte wiederholen, die sie noch nicht gehabt hatte. Sie musste daher durch ihre eigene ontogenetische Entwicklung aus einer bisherigen Adoptionskolonie zur Raubkolonie werden, indem der Instinkt der Arbeiterinnen, die ausgestorbenen Hilfsameisen durch Sklavenraub von Puppen derselben Art zu ersetzen, sich betätigte. Der Instinkt der Arbeiterinnen war bereits als erbliche Anlage vorhanden durch folgende zwei Faktoren: 1. Durch die Neigung vieler Ameisen, die Puppen fremder Nester gelegentlich als Beute zu rauben. 2. Durch die Neigung der Ameisen, Puppen der eigenen oder einer mit ihnen zu einer Kolonie assoziierten fremden Art zu adoptieren und zu erziehen. Es brauchte also nur noch eine Kombination jener beiden Elemente einzutreten, veranlasst durch die äußeren Verhältnisse jener Kolonie; dann konnte der erste Sklavenraubzug erfolgen und infolge der angenehmen Erfahrungen, welche die nunmehrigen Raubameisen durch den Besitz ihrer neuen Hilfsameisen machten, zur regelmäßigen Wiederholung dieser Sklavenexpeditionen führen. Damit war zwar die erste Raubkolonie fertig, aber noch nicht der erbliche Instinkt der betreffenden *Formica*-Art, ihre Adoptionskolonien regelmäßig in Raubkolonien zu verwandeln. Dieser konnte nur vermittelt werden durch die Keimesanlage der Königinnen; wir müssen daher annehmen, dass bei den Weibchen der betreffenden Kolonien damals eine neue günstige Keimesvariation eintrat, welche die beiden bisher gesonderten instinktiven Anlagen der Arbeiterinnen, Puppen zu rauben und zu erziehen, gesetzmäßig kombinierte. Diese Kombination war um so leichter möglich, da die Königinnen dieser Arten (z. B. *truncicola*) ja schon den Instinkt besaßen, zur Gründung ihrer neuen Kolonie stets Nester einer Hilfsameisenart aufzusuchen und mit den Arbeiterinnen derselben eine Adoptionskolonie zu bilden; diese Instinktanlage brauchte sich bloß auf die Arbeiterinnen, die von jener Königin stammten, in einer dem Arbeitercharakter entsprechenden Form durch Vererbung zu übertragen, und der Sklavereinstinkt war gegeben. Dann konnte auch die Naturzüchtung eingreifen und die neue Sitte, die ausgestorbenen primären Hilfsameisen durch Sklavenraub zu ersetzen, befestigen und zu ihrer weiteren Entwicklung mitwirken. In letzter Instanz müssen wir daher auch hier zur Erklärung des Sklavereinstinkts auf die inneren organisch-psychischen Entwicklungsgesetze der Arten zurückgreifen, als deren materielle Träger wir wahrscheinlich die Chromatinelemente der Keimzellkerne anzusehen haben¹⁾.

1) Vgl. hierüber auch meine Ausführungen in dem Buche „Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie“, 6. Kap. S. 144 ff.

Nachdem wir den Ursprung des Sklavereinstinktes zurückgeführt haben auf den Instinkt der Königinnen bestimmter Ameisenarten, sich mit den Arbeiterinnen fremder Arten zur Gründung neuer Kolonien zu verbinden, kommen wir schließlich zur Frage nach dem phylogenetischen Ursprung dieses Assoziationsinstinktes der Königinnen. In der 2. Aufl. des Buches „Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen“ soll dieselbe näher behandelt werden. Hier mögen folgende kurze Andeutungen genügen.

Anknüpfend an die biologische Tatsache, dass es unter den europäischen und den nordamerikanischen *Formica* gerade Arten der *rufa*-Gruppe sind, welche in temporär gemischten Adoptionskolonien mit Arbeiterinnen fremder *Formica*-Arten leben, können wir uns die phylogenetische Entstehung dieser Form der Symbiose, welche die Grundlage für die Entwicklung des Sklavereinstinktes bei *Formica* und *Polyergus* bildet, folgendermaßen hypothetisch zurechtlegen:

1. Ursprünglich gründeten sämtliche *Formica* ihre neuen Kolonien selbständig durch einzelne befruchtete Weibchen, gleich den übrigen Ameisen.

2. Bei den Arten und Rassen der *rufa*-Gruppe ging diese Form der Koloniegründung allmählich verloren. Da dieselben nämlich durch ihren Haufenbau (Ameisenhaufen aus pflanzlichem Material) eine höhere und gleichmäßigere Nesttemperatur für die Entwicklung ihrer Brut erhielten und somit dem arktischen Klima am besten angepasst waren, entwickelten sich ihre Kolonien am günstigsten und erreichten eine immer größere Volksstärke. Je volkreicher ihre Kolonien aber wurden, um so größer wurde der Nestbezirk, den jede Kolonie durch Zweigkoloniebildung beherrschte. Um so geringer wurde dagegen für die Königinnen der betreffenden Arten oder Rassen die Notwendigkeit, zur Erhaltung ihres Stammes selbständig neue Kolonien zu gründen nach der Paarung. Daher ging bei ihnen die Fähigkeit, ohne Hilfe von Arbeiterinnen neue Kolonien zu gründen, allmählich (durch Panmixie?) verloren.

3. Indem nun einzelne Arten oder Rassen der *rufa*-Gruppe von den übrigen im Konkurrenzkampfe zurückgedrängt wurden, dadurch seltener wurden und sporadischer auftraten, ergab sich für die befruchteten Weibchen derselben die Notwendigkeit, mit Arbeiterinnen häufiger fremder *Formica*-Arbeiterinnen zur Koloniegründung sich zu assoziieren; denn die Fähigkeit zur selbständigen Bildung neuer Kolonien hatten sie bereits stammesgeschichtlich verloren, und Arbeiterinnen der eigenen Kolonie, Rasse oder Art standen ihnen nicht mehr zu Gebote. Dadurch kam es bei ihnen immer häufiger zur Bildung temporär gemischter Adoptionskolonien mit Arbeiterinnen fremder *Formica*-Arten.

Das sind allerdings nur die äußeren Umrisse der hypothetischen Entstehung der gesetzmäßigen Formen temporär gemischter Kolonien, wie wir sie bei *F. truncicola* und *consocians* heute vorfinden. Auf die tieferen Entwicklungsursachen kann hier nicht weiter eingegangen werden.

Wir können nun noch die Frage stellen: warum sind einige der gesetzmäßig in temporär gemischten Kolonien lebenden *Formica*-Arten, z. B. *F. truncicola* und *consocians*, auf dieser Entwicklungsstufe stehen geblieben und nicht zur Bildung dauernd gemischter Kolonien, wie *F. sanguinea*, fortgeschritten? Wenigstens einer der Hauptgründe hierfür scheint mir in folgendem Momente zu liegen:

4. Unter den in zeitweilig gemischten Kolonien lebenden *Formica*-Arten fanden sich die günstigsten Bedingungen, um zur Entwicklung eines wirklichen Sklavereinstinktes überzugehen, bei jenen, welche vorzugsweise vom Raube fremder Ameisenpuppen lebten wie *F. sanguinea*. Dadurch wurde die äußere Veranlassung geboten, durch welchen aus den Adoptionskolonien die Raubkolonien der sklavenhaltenden Ameisen entstehen konnten. Unter den aus Beutelust geraubten Arbeiterpuppen wurden nämlich nur diejenigen aufgezogen, welche zur normalen Hilfsameisenart gehörten, mittelst derer die Kolonie ursprünglich gegründet und die ersten Arbeitergenerationen derselben aufgezogen worden waren. So konnte ontogenetisch und phylogenetisch ein bestimmt gerichteter Sklavereinstinkt sich entwickeln.

9. Nachtrag.

Die vorliegende Arbeit war bereits in November 1904 fertig an die Redaktion des Biologischen Centralblattes eingesandt worden. Nur die letzten anderthalb Seiten sind später während der Korrektur beigefügt. Gleichzeitig mit der Veröffentlichung des ersten Teiles dieser Arbeit (Heft 4, 15. Februar 1905) erschien eine neue Arbeit von Wheeler, An interpretation of the slave-making instincts in ants¹⁾, welche dasselbe Thema auf 16 Seiten behandelt, vorwiegend unter polemischem Gesichtspunkte gegenüber meinen Ausführungen von 1891²⁾ und 1902³⁾.

Es freut mich, vor allem konstatieren zu können, dass Wheeler's — allerdings in etwas erregtem Ton gehaltene — Polemik insofern großenteils gegenstandslos ist, als unsere gegenwärtigen Anschauungen über Ursprung und Entwicklung der Sklaverei bei den Ameisen sachlich sehr nahe verwandt sind. Auch Wheeler

1) Bull. Am. Mus. Nat. Hist. XXI, Art. I, p. 1—16, Febr. 14, 1905.

2) Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien, 1. Aufl.

3) Neues über die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien. Allg. Zeitschr. f. Entomol. 1901—1902.

legt der Gründungsweise der gemischten Kolonien eine hypothetische Bedeutung für die Erklärung des Sklavereinstinktes von *Formica sanguinea* bei (p. 4ff.). Er unterscheidet ferner (p. 15) drei instinktive Elemente, aus deren Kombination der Sklavereinstinkt dieser Ameise hervorgegangen ist.

1. Die bestimmten (diskriminativen) parasitischen Instinkte der Königin, d. h. ihre Neigung, mit Arbeiterinnen bestimmter fremder Arten ihre neuen Kolonien zu gründen.

2. Die bestimmten Raubinstinkte der Arbeiterinnen.

3. Die Erziehungsinstinkte der Arbeiterinnen, die sich auf die Puppen bestimmter Sklavenarten beziehen.

Wie diese drei Elemente untereinander zusammenhängen und sich zur Entwicklung eines echten Sklavereinstinktes verbinden, ist von mir in vorliegender Arbeit eingehend gezeigt worden (vgl. S. 124, 168, 200, 281, 286).

Ferner legt Wheeler jetzt der natürlichen Zuchtwahl dieselbe Bedeutung bei, die ich ihr stets beigelegt habe, nämlich die eines rein negativen regulatorischen Prinzips. Er akzeptiert (p. 8) den Satz von de Vries (Die Mutationstheorie, Bd. 2, p. 667): „Die natürliche Auslese ist ein Sieb, sie schafft nichts, wie es oft fälschlich dargestellt wird, sondern sichtet nur. Sie erhält nur, was die Variabilität ihr bietet. Wie das, was sie siebt, entsteht, sollte eigentlich außerhalb der Selektionslehre liegen.“ Das ist auch meine Ansicht, und deshalb legte ich schon 1891 und 1902 ein besonderes Gewicht auf die — uns leider noch sehr unvollkommen bekannten — inneren Entwicklungsursachen, welche das zu siebende Material schaffen. Wheeler dagegen erklärt in seiner neuesten Arbeit (p. 16) diese Annahme von gesetzmäßig wirkenden inneren Ursachen für „merely scholastic formulae“; ich bin allerdings der Ansicht, dass wir ohne bestimmt gerichtete Variationen in der Deszendenztheorie nicht auskommen, halte dieselben aber nicht für etwas „Scholastisches“. Wheeler wendet sich ferner (p. 8) gegen meine frühere Kritik seiner Erklärung des Sklavereinstinktes von *F. sanguinea*¹⁾ und sagt: „Wasmann, in commenting my paper, misses the whole point of the discussion and runs full tilt at sundry wind-mills of his own construction.“ Ob dies der Fall ist oder nicht, darüber kann ich ruhig das Urteil anderen überlassen.

Wenn Wheeler auch jetzt noch an der Möglichkeit einer rein zufälligen Entstehung des Sklavereinstinktes festhält, so lege ich diesem Umstande keine allzugroße Bedeutung bei; denn er spricht sich ja andererseits für den Zusammenhang der dauernd gemischten Kolonien mit den temporären Formen aus: dieser Zusammenhang

1) Neues über die zusammengesetzten Nester S. 235 (S. 39 Sep.); vgl. auch oben S. 119.

ist aber als ein gesetzmäßiger zu bezeichnen. Für die Möglichkeit einer zufälligen Aufzucht fremder Sklaven beruft sich Wheeler (p. 14) auf die interessanten Versuche von Miss Adele Fielde¹⁾, welche „eine Flut von Licht auf die Bildung gemischter Kolonien im allgemeinen und sklavenhaltender Kolonien im besonderen werfen.“ Ähnliche Versuche sind schon lange vorher von Forel und von mir angestellt worden (künstlich gemischte Allianzkolonien) mit ähnlichem Erfolge. Miss Adele Fielde ist es geglückt, dieselben auch auf Ameisen verschiedener Gattungen und verschiedener Unterfamilien auszudehnen. Aus jenen Versuchen geht hervor, dass man auf künstlichem Wege und unter unnatürlichen Verhältnissen die Ameisen dazu bewegen kann, junge Arbeiterinnen ganz fremder Arten oder selbst Gattungen als Nestgenossen anzunehmen. Eine Ausdehnung der Schlussfolgerungen auf Nester in freier Natur oder auch auf Beobachtungsnester, die man unter möglichst natürlichen Verhältnissen im Zimmer hält, wäre jedoch durchaus verfehlt. Man vergleiche hierzu meine Versuche im ersten Teil der vorliegenden Arbeit (S. 117—125). Die Angabe Wheeler's (p. 10), dass auch „viele Ameisen außer *sanguinea* gelegentlich einen Teil der fremden Jungen vernachlässigen, denselben erlauben sich zu entwickeln und Mitglieder der Kolonie zu werden“, beruht nicht auf Tatsachen, soweit es sich um die definitive Aufnahme fremder Hilfsameisen unter natürlichen Verhältnissen handelt. Die Ameisen unterscheiden genau zwischen den Jungen der fremden Arten und den eigenen Angehörigen und töten erstere schließlich, wenn nicht ganz besondere instinktive Ursachen für ihre Aufnahme vorliegen, z. B. für die Aufnahme von *fusca*-Sklaven in der oben erwähnten *truncicola*-Kolonie (vgl. S. 167—168).

Auf Punkte von untergeordneter Bedeutung gehe ich hier nicht weiter ein. Dass z. B. sämtliche „anormal gemischte Kolonien“ in freier Natur auf temporärem Parasitismus beruhen, wie Wheeler (p. 15) annimmt, ist nach den oben im 5. Teil meiner Arbeit („anormal gemischte Kolonien von *F. sanguinea*“) mitgeteilten Beobachtungen nicht zutreffend.

Von besonderem Interesse war mir der von Wheeler (p. 6) allerdings erst ganz kurz erbrachte Nachweis, dass der Sklavereinstinkt der nordamerikanischen Formen von *F. sanguinea* nicht so weit fortgeschritten zu sein scheint, wie derjenige der europäischen *sanguinea* i. sp. Er bestätigt, dass es wirklich eine sklavenlose Rasse (*aserva* For.) dieser Ameise in Nordamerika gebe. Nichts liegt mir ferner, als meine Erfahrungen an den europäischen Raubameisen auf deren amerikanische Verwandte schlechtlin zu übertragen. Als ich 1902 jene sklavenlose Rasse als noch der

1) Artificial mixed nests of ants (Biol. Bull. V, Nr. 6, Nov. 1903, p. 320—325).

weiteren Bestätigung bedürftig bezeichnete, habe ich keineswegs „eine zu hastige und flüchtige Verallgemeinerung“ gemacht, wie Wheeler mir vorwirft, sondern im Gegenteil vor einer solchen gewarnt. Wenn die nordamerikanischen Formen von *Formica sanguinea* und *Polyergus rufescens* wirklich auf anderen Entwicklungsstufen der Sklaverei stehen als ihre europäischen Verwandten, so kann ich den Nachweis dieser interessanten Verhältnisse nur mit Freuden begrüßen; denn ich vertrete ja ebenfalls die Entwicklungstheorie — soweit sie tatsächlich nachweisbar ist. Aus einer ruhigen und sachgemäßen Erörterung derartiger Fragen wird die Wissenschaft nur Nutzen ziehen können.

Nachtrag zum 2. Kapitel (*F. truncicola*).

Am 22. März 1905 traf ich bei Luxemburg eine junge *truncicola*-Kolonie vom Stadium 4, etwa 200 Arbeiterinnen stark, von 4—6,7 mm Größe. Das Nest war noch ein reines *fusca*-Nest unter einem Steine, aber keine einzige *fusca* mehr am Leben. Nach der Körpergröße der Arbeiterinnen handelte es sich um eine 3- bis 4-jährige Kolonie, die soeben erst ungemischt geworden war. Am 15. April war der größte Teil der Kolonie ausgewandert und hatte 2 m weiter ein echtes *truncicola*-Nest unter trockenem Laub am Fuße eines Strauches gegründet. — Diese Kolonie entspricht somit den Fällen 15 bis 16 der von Wheeler beobachteten *consocians*-Kolonien. (s. oben S. 273).

Inhaltsübersicht.

	Seite
1. Ist eine zufällige Entstehung des Sklavereinstinktes möglich?	117—125
<i>Lasius fuliginosus</i> als Raubameise (S. 117). Entstehung des Sklavereinstinktes nach Darwin (S. 118). Versuche über die Aufzucht fremder <i>Formica</i> -Kokons in einem Beobachtungsneste von <i>Polyergus rufibarbis</i> (S. 121).	
2. Gründung und Entwicklung der Kolonien von <i>Formica truncicola</i>	125—127, 129—144, 161—168
Nestbau von <i>truncicola</i> (S. 125). Zeitweilig gemischte Adoptionskolonien <i>truncicola-fusca</i> und die verschiedenen Entwicklungsstadien der <i>truncicola</i> -Kolonien (S. 126). Beobachtungen und Versuche über eine <i>truncicola-fusca</i> -Kolonie vom Stadium 1—4 (S. 131). Die einfach gewordene <i>truncicola</i> -Kolonie behielt die Neigung bei, <i>fusca</i> als Hilfsameisen zu erziehen (S. 167).	
3. Gründung neuer Kolonien bei verschiedenen <i>Formica</i> -Arten	168—169, 193—200
<i>F. fusca</i> und <i>rufibarbis</i> (S. 193). <i>F. rufa</i> und <i>pratensis</i> (S. 194); <i>excsecta</i> (S. 200).	
4. Raub- und Adoptionskolonien von <i>F. sanguinea</i>	200—210
Zweigkolonien (S. 201). Gründung neuer Kolonien (S. 201). Beispiele für primär oder sekundär gemischte <i>sanguinea-fusca</i> -Kolonien (S. 202). Übersicht (S. 208). <i>Sanguinea-rufibarbis</i> -Kolonien (S. 209).	

	Seite
5. Anormal gemischte <i>sanguinea</i> -Kolonien	210—216, 256—263
Künstlich mit <i>rufa</i> gemischte Kolonien in freier Natur (S. 210). Natürliche anormal gemischte Kolonien mit <i>pratensis</i> oder <i>rufa</i> neben oder statt <i>fusca</i> (S. 213). Kolonie Nr. 247 und ihre Ent- wicklung aus einer Raubkolonie zu einer sekundären Adoptions- kolonie (S. 258). Gemeinsames Band zwischen den normal und den anormal gemischten <i>sanguinea</i> -Kolonien (S. 261).	
6. Die Raub- und Adoptionskolonien von <i>Polyergus</i>	263—266
7. Zeitweilig gemischte Ameisenkolonien in Nordamerika	266—280
Die Adoptionskolonien von <i>F. consocians</i> und <i>incerta</i> (S. 267). Andere Adoptionskolonien nordamerikanischer Ameisen (S. 276). Die Kolonien <i>F. Wasmanni-subsericea</i> als Adoptions- und Raub- kolonien (S. 277). <i>F. exsectoides</i> (S. 279).	
8. Schlussergebnisse	280—288
9. Nachtrag	288—291

Anti-Reinke II.

Von F. Kienitz-Gerloff.

Motto: Das Wahre, Gute und Vortreffliche ist einfach und sich immer gleich, wie es auch erscheine. Das Irren aber, das den Tadel hervorruft, ist höchst mannigfaltig, in sich selbst verschieden; und nicht allein gegen das Gute und Wahre, sondern auch gegen sich selbst kämpfend, mit sich selbst in Widerspruch.

Goethe in „Maximen und Reflexionen.“

Seiner „Einleitung in die theoretische Biologie“ und seinem in diesen Blättern veröffentlichten Vortrage über den Neovitalismus und die Finalität in der Biologie¹⁾ hat J. Reinke eine „Philosophie der Botanik“ folgen lassen. Da ich mich vor kurzem an dieser Stelle über Reinke's Ansichten habe vernehmen lassen²⁾, das neue Buch aber, welches offenbar vor dem Erscheinen meines Aufsatzes gedruckt ist, dieselben Ansichten verfiicht und dabei auch auf einige von mir berührte Punkte eingeht, so sei es mir gestattet, noch einmal meine Stimme zu erheben, obwohl das Werk hier von anderer Seite im Auftrage der Redaktion besprochen werden soll.

Sein Schwerpunkt liegt vor allem in zwei Kapiteln, dem dritten, welches „Kausalität und Finalität“, und dem vierten, welches „die Kräfte“ überschrieben ist, weil von den hierin verkündeten Grundanschauungen des Verfassers alles übrige abhängt. Sie mögen deshalb auch vorzugsweise der Kritik unterzogen werden.

Ziemlich im Anfang des erstgenannten³⁾ billigt Reinke den Standpunkt von Helmholtz, welchem zufolge das Prinzip der

1) Bd. XXIV, Nr. 18, 19. 15. Sept. 1904

2) Bd. XXV, Nr. 2. 15. Jan. 1905.

3) A. a. O. S. 25.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: [25](#)

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

Artikel/Article: [Ursprung und Entwicklung der Sklaverei bei den Ameisen. 273-292](#)