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

wurz- nicht die Fähigkeit, an der Berührungsstelle mit den Wurzeln der Wirtspflanze Saugscheiben zu bilden, so könnte sie keinen Tag leben.

Sobald die Botaniker angefangen haben, sich mit der theoretischen Begründung derjenigen Regeln, die sie beim Aufsuchen der Verwandtschaften befolgen, zu beschäftigen, mussten sie auf diese anscheinend ganz ungereimte Regel aufmerksam werden. Und wie die theoretisierende Systematik sich zunächst genötigt sah, die Heilkräfte, die Genießbarkeit und andere für den Menschen nützliche Eigenschaften der Pflanzen von den Kriterien der Verwandtschaft auszuschließen, da sie „als bloße Akzidentien", das Wesen der Pflanzen und ihrer Verwandtschaft nicht berühren (Caesalpin), so sah sich die Theorie des Systems auf einer höheren Entwickelungsstufe veranlasst, selbst diejenigen Merkmale aufzugeben, die für die Pflanze selbst von höchstem Nutzen sind; die indifferenten morphologischen Merkmale erlangten dagegen die größte Bedeutung für die natürliche Klassifikation. Diese Diskordanz zwischen dem Nutzen eines Merkmales und seinem klassifikatorischen Wert, ein Ergebnis rein vergleichender Forschung, vermochte nur die Deszendenztheorie zu erklären. (Fortsetzung folgt.)

Zur Koloniegründung der parasitischen Ameisen.

Von H. Viehmeyer, Dresden.

Erst seit kurzem wissen wir mit Sicherheit, dass die befruchteten Weibchen der verschiedenen Ameisenarten bei der Gründung ihrer Kolonien nicht immer nach demselben Schema verfahren, sondern dass sie in dieser Beziehung stark voneinander abweichen. Wir können alle hierbei in Frage kommenden Erscheinungen in zwei Gruppen bringen, je nachdem die Weibchen in der Lage sind, ihre Jungen vollkommen selbständig großzuziehen oder aber in der Erziehung ihrer ersten Nachkommenschaft auf fremde Hilfe angewiesen sind. Die erste Art, die verbreitetste und sicher auch ursprüngliche, ist durch eine Reihe von Beobachtungen und Versuche für eine ganze Anzahl von Ameisenarten sicher verbürgt. Sie stellt an die Gründerinnen der Kolonien gewaltige Anforderungen; denn die Weibchen müssen ihre Brut, ohne selber Nahrung zu sich zu nehmen, mit Sekreten ihrer Speicheldrüsen und den Säften ihrer eigenen Eier und Larven, also ganz auf Kosten ihres Körpers ernähren. Sie sind daher alle relativ groß, und ihr Körper enthält besonders im Abdomen reiche Fettmassen. Die Resorption dieser sowie der unnötig gewordenen Flügelmuskulatur scheint tatsächlich die einzige Nahrungsquelle dieser jungen Mütter zu bilden, wenigstens bis zu dem Augenblicke, wo die erste kleine Arbeitergeneration die Sorge für die Ernährung der Kolonie übernimmt.

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

Wie lange ein solches Weib imstande ist, ohne jede Nahrung zu leben, dafür nur ein Beispiel. Am 27. Juni 1906 beobachtete ich den Hochzeitsflug von *Camp. ligniperdus* Ltr.[1]). Ein Weibchen, das sich der Flügel schon entledigt hatte, wurde separiert und zog, nachdem die erste Brut durch Austrocknung des Nestes umgekommen war, eine zweite auf und brachte bis Ende März 1907 drei Larven zur Einbettung, die aber leider nach 8 Tagen wieder aufgefressen wurden. Das Weibchen, welches nur Wasser erhielt, legte wieder einige Eier, die es aber ganz vernachlässigte. Es lebt noch heute (28. X. 1907) und ist über $1^1/_4$ Jahre ohne jede Nahrung. Da sein Aufenthalt von Anfang an ein kleines Gipsnest war, so ist es auch vollkommen ausgeschlossen, dass es etwa durch Auslaugung der umgebenden Erde geringe Nahrungsmengen erhalten konnte. Das Wasser war das hiesige Leitungswasser, das von organischen Substanzen so gut wie frei ist.

Wenn die Weibchen der pilzzüchtenden *Attini* in ihrer Infrabukkaltasche ein wenig Pilzmasse aus dem heimatlichen Neste mit auf den Hochzeitsflug nehmen und in der selbstgegrabenen, kleinen Nesthöhle mittels zerdrückter Eier und ihrer Exkremente daraus die Anfänge eines Pilzgartens züchten, so brauchen wir diese Art der Koloniegründung wohl nicht als eine besondere anzusehen, sondern können sie als eine Unterart der ersten Hauptgruppe auffassen.

Innerhalb der zweiten Gruppe müssen wir zwei Unterabteilungen machen, je nachdem die Weibchen zur Aufzucht ihrer Jungen Arbeiter der eigenen oder einer fremden Art verwenden.

Die zu der ersten Unterabteilung gehörenden Arten zeichnen sich durch die Neigung zur Bildung von Zweigkolonien aus. Dadurch, dass die Arbeiter dieser Kolonien eine verhältnismäßig große Bodenfläche, die durch belebte Ameisenstraßen in den verschiedensten Richtungen durchkreuzt wird, ständig durchstreifen, wird es ihnen möglich, einige der beim Hochzeitsfluge in der Nähe des heimat-

1) Es war nach langer Regenzeit der erste warme Sommertag. Eine ungeheure Menge von Geschlechtstieren erfüllte die Luft. Eine Schwarmbildung wurde aber nicht beobachtet. Die Weibchen flogen einzeln, etwa mannshoch über dem Erdboden, in kreisenden Bahnen und fielen nach kurzem, schwerfälligem Fluge wieder zur Erde. Hier erkletterten sie Grashalme, um sich von dort aus wieder in die Luft zu erheben. Über eine Stunde weit ging ich ständig unter den schwärmenden Tieren, und als die Dunkelheit anbrach, war die Landstraße buchstäblich mit Hunderten von Weibchen bedeckt, die nur zum kleineren Teile die Flügel abgeworfen hatten. Die Männchen waren in außerordentlich geringer Zahl vorhanden. Die mitgenommenen befruchteten Weibchen legten mehrere Tage später die ersten Eier, eins aber erst nach einigen Wochen. Auch in der freien Natur scheint die Eiablage der *Camponotus*-Weibchen nicht immer sofort nach dem Hochzeitsfluge zu geschehen, denn im März fand ich neben Kolonien mit Puppen sowohl solche mit schon ausgeschlüpften Arbeitern, als auch solche, deren Larven nicht einmal halb erwachsen waren.

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

lichen Nestes zur Erde fallenden befruchteten Weibchen aufzugreifen und in das Hauptnest oder eine der Zweigniederlassungen zurückzuführen. Wenn bei solchen Arten, wie beobachtet worden ist, die Kopula gelegentlich in oder auf dem Neste stattfindet, so ist der Vorgang noch einfacher; die Weibchen brauchen nur in der alten Kolonie zurückgehalten zu werden. Diese neu aufgenommenen Weibchen garantieren der Ameisengesellschaft nicht nur eine weit über das Lebensalter einer Königin hinausgehende Dauer, sondern können auch als Königinnen eines Zweignestes Selbständigkeit erlangen (Koloniegründung durch Abspaltung). Die Gewohnheit verschiedener Arten, neue Kolonien durch Abspaltung zu bilden, blieb aber nicht ohne Einfluss auf die Königinnen dieser Ameisengesellschaften. Alle die Momente, die sie zur selbständigen Koloniegründung befähigten, wie Körpergröße, Nahrungsreserven u. s. w., wurden überflüssig und verschwanden mehr und mehr, und an die Stelle der mit einer selbständigen Koloniegründung verbundenen Instinkte trat die Neigung, zum elterlichen Neste zurückzukehren. Wenn nun solche befruchteten Weibchen beim Hochzeitsfluge so weit von ihrem Neste verschlagen werden, dass sie dahin nicht zurückkehren können, so lässt sie die Unfähigkeit, ihre Brut selbst aufziehen zu können, Aufnahme in fremden Nestern suchen, sei es bei der eigenen oder einer verwandten Rasse. Hier werden sie verhältnismäßig leicht angenommen, wohl weil bei diesen die gleiche Gewohnheit, die jungen Königinnen der Kolonie zu adoptieren herrscht und diese Neigung leicht auf befruchtete Weibchen der nahe verwandten Rasse übertragen wird.

Zur zweiten Unterabteilung gehören die sogen. parasitischen Ameisen[2]), gleichviel ob sie nur vorübergehend oder dauernd parasitär sind.

Die Weibchen der ersteren, die sich oft schon durch ihre relative Kleinheit als unfähig dokumentieren, ihre Kolonien selbständig zu gründen, suchen in königinnenlosen Nestern oder bei versprengten Arbeiterhaufen verwandter Arten Aufnahme zu erringen und überlassen den fremden Arbeitern ihre Eier zur Erziehung. Nach 3—4 Jahren sind die Ammen der Königinnenbrut gestorben, und die Kolonie geht aus dem Stadium des vorübergehenden sozialen Parasitismus zur Selbständigkeit über[3]).

---

2) Ich verstehe unter parasitischen Ameisen alle diejenigen Arten, die entweder vorübergehend oder ständig in gemischten Kolonien leben.

3) Eine ganz sonderbare Koloniegründung beobachtete Santschi kürzlich bei *Bothriomyrmex atlantis* For. Das Weibchen dieser zu den *Dolichoderini* gehörenden Art dringt in Nester von *Tapinoma erraticum* var. *nigerrimum* Nyl. ein. Hier wird es von den Arbeitern mit Misshandlungen empfangen. Es befreit sich durch liebkosende Berührungen mit den Fühlern und sucht sich der Königin zu nähern, erklettert ihren Rücken und versucht sie zu töten. Tagelang bleibt es hier, und

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

Die dauernd parasitischen Arten gründen ihre Kolonien wieder auf recht verschiedene Weise.

Die eigentlichen Sklavenkolonien[4]) glaubte man bisher wie die temporär parasitischen auf die Adoption ihrer Weibchen durch Arbeiter verwandter Arten zurückführen zu können. Durch fortgesetzte Raubzüge der Herrenart in die Kolonien ihrer Ammen wird die Zahl der Hilfsameisen ständig erhalten und vermehrt. Wie wir später aber sehen werden, trifft diese Annahme nur für einen Teil der sklavenhaltenden Arten zu; die übrigen gründen ihre Kolonien von vornherein durch Raub von Arbeiterpuppen, aus denen sie sich die zur Erziehung ihrer ersten Brut notwendigen Hilfsameisen vollkommen selbständig erziehen.

Andere parasitische Arten, die durch ihre Lebensweise schon so weit degeneriert sind, dass sie ihre Hilfsarbeiter nicht mehr rauben können, gründen ihre Kolonien jedenfalls durch Allianz ihrer Weibchen mit Königinnen ihrer Hilfsameisen. Diese letzteren erziehen nicht nur die Brut der dazu unfähigen Parasiten, sondern sorgen auch für fortgesetzte Produktion von Hilfsarbeitern. Die in diesen Kolonien überflüssig werdende Arbeiterkaste der Parasiten lässt durch ihre im Verhältnis zu den Geschlechtstieren außerordentlich geringe Zahl ihrer Angehörigen erkennen, dass sie im Aussterben begriffen ist.

Über die Koloniegründung der auf der tiefsten Degenerationsstufe angelangten arbeiterlosen Ameisenarten wissen wir bis jetzt nur durch Santschi's Beobachtungen an *Wheeleria Santschii* For. sicheres. Das Weibchen dieser in Tunesien lebenden Ameise dringt in ein Nest von *Monomorium Salomonis* L. ein und erreicht hier schließlich vollkommene Aufnahme. Merkwürdigerweise töten hierauf die *Monomorium*-Arbeiterinnen ihre eigene Mutter, um lediglich die Brut der parasitischen Königin aufzuziehen. Es ist nicht ausgeschlossen, dass bei unseren *Anergates* die Verhältnisse ebenso liegen; wenigstens ist in den mit *Tetramorium* gemischten Kolonien bis jetzt weder eine Königin noch die Brut der Wirtsart aufgefunden. Es ist aber ebensowohl möglich, dass die befruchteten Weibchen der Parasiten von weisellosen Kolonien der Rasenameisen adoptiert werden. Mag nun das eine oder das andere der Fall sein, jedenfalls ist derartigen Kolonien eine recht begrenzte Lebens-

---

muss es infolge der heftigen Abwehr der *Tapinoma*-Königin diesen Platz verlassen, so gesellt es sich zu dem Eierhaufen der Kolonie. So lange es sich in engster Gemeinschaft mit der Königin oder der *Tapinoma*-Brut befindet, wird es von den Arbeitern nicht belästigt. Auch nach dem Tode der Königin bleibt es hier noch, bis die Misshandlungen immer schwächer werden und endlich mit der vollkommenen Adoption ihr Ende erreichen.

4) Ich meine damit diejenigen Arten, welche Raubzüge in die Nester ihrer Hilfsameisen unternehmen, hier Puppen rauben und aus diesen Sklaven oder Hilfsarbeiter erziehen.

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

dauer beschieden, da sie mit dem Aussterben der Wirtsarbeiterinnen erlöschen müssen.

Überblicken wir noch einmal die verschiedenen Arten der Koloniegründung, so gelangen wir zu folgendem Schema:

I. Selbständige Koloniegründung.

II. Unselbständige Koloniegründung:

A. Mit Hilfe von Arbeitern der eigenen Art (Abspaltung) oder der eng verwandten Rasse oder Varietät (Übergang zum temporären sozialen Parasitismus);

B. mit Hilfe von Arbeitern einer fremden Art:

1. Die temporär parasitischen Arten gründen ihre Kolonien durch Adoption (*Bothriomyrmex?*),

2. die dauernd parasitischen gründen ihre Kolonien:

a) durch Raub,

b) durch Adoption,

c) durch Allianz.

Wie überall, so sind aber auch hier keine scharfen Grenzen. *Formica pratensis* d. G. gründet ihre Kolonien durch Abspaltung von Zweignestern oder durch Adoption ihrer Königinnen von Arbeitern einer nahe verwandten Rasse oder Varietät. Der Fund von kleinen mit *fusca* gemischten *pratensis*-Kolonien weist aber darauf hin, dass die Koloniegründung ebensowohl durch Adoption der *pratensis*-Weibchen von fremden Arbeitern geschehen kann (temporärer Parasitismus). Das gleiche gilt für *F. rufa* L., *exsecta* Nyl. und *exsectoides* For. Auch bezüglich der anderen Gruppen dürften bei weiterem Fortschreiten unserer Beobachtungen sich mancherlei Übergangsstadien herausstellen.

Kürzlich hat nun Wheeler eine umfangreiche Arbeit[5]) veröffentlicht, die den Zweck hat, die Koloniegründung namentlich der parasitischen Arten experimentell festzustellen. Seine Versuche bestätigen zunächst die von ihm und Wasmann früher bekannt gegebenen Ansichten und Beobachtungen über die Koloniegründung der temporär-parasitischen Arten; bezüglich der sklavenhaltenden Ameisen aber ergeben seine Experimente, wie schon angedeutet, die bisher unbekannte Tatsache, dass *Formica sanguinea rubicunda* Em. ihre Kolonien unzweifelhaft durch den Raub von Arbeiterpuppen der *F. subsericea* Say, einer Varietät unserer *fusca*, gründet. Er sagt:

„Im Gegensatze zu der fast gleichzeitig von Wasmann und mir aufgestellten Hypothese glaube ich jetzt, dass die Sklaverei keinen direkten ontogenetischen oder phylogenetischen Zusammen-

---

5) On the Founding of Colonies by Queen Ants, with Special Reference to the Parasitic and Slave-Making Species. Bull. Am. Mus. of Nat. Hist., New-York 1906, Vol. XXII, Art. IV, pp. 33—105.

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

hang mit den Verhältnissen hat, welche ich temporären sozialen Parasitismus genannt habe. Obgleich nur eine von den Formen, mit welchen ich experimentierte, nämlich *F. sanguinea rubicunda*, positive und unzweideutige (clean-cut) Resultate ergab, war das Verhalten der anderen: *F. sanguinea aserva* und *subintegra* und *Polyergus lucidus*, obschon viel weniger befriedigend, doch nicht gerade den von *rubicunda* herrührenden Ergebnissen entgegengesetzt, sondern eher unzureichend. Dass *aserva*, *subintegra* und *Polyergus* bei der Gründung ihrer Kolonien Verhältnisse bieten mögen, die zwischen jenen von *rubicunda* und *consocians* die Mitte halten, ist natürlich möglich. Ich habe die Gründe angegeben, welche mich glauben lassen, dass unter natürlichen Bedingungen das kürzlich befruchtete Weibchen von *F. rubicunda* eindringt in irgendeine kleine Kolonie von *subsericea*, eine Art, mit welcher es durch sein ganzes Leben vor der Hochzeit im elterlichen Neste vertraut ist, die Arbeiter tötet, wenn sie es angreifen, sich der Larven und Puppen bemächtigt, über ihnen wacht und ihnen beim Ausschlüpfen hilft. Diese Arbeiter übernehmen dann dieselbe Tätigkeit, wie so viele treue Ammen, indem sie die Königin füttern und ihre Jungen aufziehen, sobald sie hervorgebracht worden sind. Wenn die letzteren die Reife erlangt haben, zeigt sich bei ihnen der Raubinstinkt ihrer Mutter in einer veränderten und oft gesteigerten Form, indem sie verabredete Raubzüge auf benachbarte *subsericea*-Kolonien unternehmen, deren Brut stehlen und dadurch die Kolonie als eine gemischte erhalten.

Während die beginnende Sklavenkolonie allem Anscheine nach einer temporär parasitischen wie *F. consocians* sehr ähnlich ist, besteht in bezug auf das Alter der Kolonieangehörigen in beiden Fällen ein wesentlicher Unterschied. In den jungen Sklavenkolonien sind die Arbeiter alle jünger als die Königin, während in der jungen *consocians*-Kolonie einige oder alle Arbeiter älter als die Königin sind. Bei *rubicunda* befinden sich die von der Königin als Puppen geraubten Arbeiter in voller Lebenskraft und können 3 oder 4 Jahre leben und bilden so für die Ausbildung der ersten *rubicunda*-Brut ein äußerst tüchtiges Hofgesinde. In einer Kolonie mit temporärem Parasitismus sind die Bedingungen nach der Adoption weniger günstig, aber hier ist ein ausgleichender Umstand in der verhältnismäßigen Leichtigkeit vorhanden, mit welcher die Adoption vor sich gehen mag. Die *rubicunda*-Königin ist genötigt, ihre große Gestalt, ihre Kraft und Streitlust zurückzuhalten. Sie mag versöhnlich oder indifferent gegen die *subsericea* sein, bis sie angegriffen wird, aber dann kommt ihr feuriges Temperament, welches für ihre Art so charakteristisch ist, zur Geltung, und sie macht mit den feindlichen Arbeitern kurzen Prozess. In den obigen Experimenten ist die Reihenfolge der Handlungen so konstant, bestimmt und ziel-

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

bewusst (constant, precise, and purposeful), dass sie eine vollkommen normale Episode in dem Leben eines *rubicunda*-Weibchens darstellen muss, wenn es dem eigenen Triebe gegenüber einer kleinen Kolonie von feindlichen *subsericea*-Arbeitern mit ihrer Brut preisgegeben ist" (pp. 96/97).

Einer Anregung Wheeler's folgend, habe ich mit einigen unserer parasitischen Arten ähnliche Experimente angestellt. Sie folgen hier:

1. *Formica truncicola* Nyl.

Zu den Versuchen standen mir nur künstlich entflügelte Weibchen zur Verfügung. Nach Wheeler reagieren solche genau wie befruchtete. (Über den Einwand Wasmann's in: Die moderne Biologie und die Entwickelungstheorie, Aufl. III, siehe weiter unten.) Beim Eindringen in die kleinen *fusca*-Nester (30—40 Arb. u. Puppen) zeigten die Weibchen keinerlei feindliche Haltung. Die *fusca* waren nicht sonderlich furchtsam, flüchteten nicht mit ihren Puppen, sondern griffen die *truncicola* sofort an. Auf ihre Misshandlungen (Ziehen an Beinen und Fühlern und Giftspritzen) antworteten die Weibchen mit beschwichtigenden Fühlerschlägen. Schon bei den ersten Angriffen wurden die Weibchen gewöhnlich durch frisch geschlüpfte *fusca* beleckt. Am zweiten Tage waren die Misshandlungen weniger heftig und andauernd. Als ich bei dem ersten Versuche die Ameisen in ein kleineres Nest übersiedelte, folgte das *truncicola*-Weib, als alle *fusca* hinübergegangen waren, freiwillig. Am dritten Tage wurden gewöhnlich schon andauernde und öftere Beleckungen, trotzdem aber immer noch Misshandlungen durch die *fusca* beobachtet, welche die Weibchen bis auf die Fühlerbewegungen stets vollkommen passiv über sich ergehen ließen. Mit dem vierten Tage schien die Aufnahme der *truncicola*-Weibchen meist vollzogen zu sein. Sie wurden nicht mehr misshandelt, oft beleckt, saßen auf dem Puppenhaufen, mitten unter den *fusca* und zeigten eine gegen die frühere Dulderrolle auffallende Beweglichkeit. Bei Annäherung von Ameisen bewegten sie lebhaft die Fühler, öffneten bei von außen kommenden Störungen drohend die Kiefern, hatten aber absolut kein Interesse für die *fusca*-Puppen. Eine Fütterung wurde zwar nicht beobachtet, ich glaube aber sicher, dass sie erfolgte. 8—10 Tage nach dem Einsetzen starben die *truncicola*-Weibchen, jedenfalls an den Folgen der Misshandlungen. Die Aufnahme erschien mir um so leichter vor sich zu gehen, je geringer die Zahl der *fusca*-Arbeiter war oder je mehr frisch ausgeschlüpfte Tiere sich unter diesen befanden.

2. *Formica sanguinea* Ltr.

Befruchtete Weibchen wurden zu 20—40 *fusca*-Arbeitern mit Puppen gesetzt. Das Benehmen aller sieben Königinnen war voll-

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

kommen übereinstimmend. Sofort nach dem Eindringen ergriffen die *fusca* jede eine Puppe und flüchteten damit in das Nebennest. Das *sanguinea*-Weibchen rannte lebhaft in dem Neste umher, vertrieb die letzten Arbeiter, trug die Puppen auf einen Haufen und suchte dann den geflohenen *fusca*-Arbeitern die Puppen abzujagen. Hierbei zeigte es keine besondere Feindlichkeit; es hatte zwar die Kiefer geöffnet, begnügte sich aber damit, den Schwarzen die Kokons einfach zu entreißen. Während der Nacht aber fanden regelmäßig ernstliche Kämpfe statt, ob durch Versuche der *fusca*, ihre Brut wiederzugewinnen oder nur durch die Verteidigung der einzelnen in das Nebennest geretteten Puppen veranlasst, kann ich nicht entscheiden. Genug, am folgenden Morgen waren die *fusca*-Arbeiter stets tot und ihre Leiber im Nebenneste auf einen Haufen zusammengetragen. Nicht selten schleppte die *sanguinea*-Königin an Bein oder Fühler noch den abgebissenen Kopf oder den getöteten Körper einer Schwarzen herum. An demselben Tage zogen die Königinnen manchmal schon eine *fusca* aus der Puppe. In einem Falle legte das Weibchen am achten Tage, nachdem etwa ein Dutzend Arbeiter die Nymphe verlassen hatten, 12 Eier, die allerdings in den nächsten Tagen wieder aufgefressen wurden. Die kleine Kolonie war außerordentlich primitiv untergebracht (kleines Präparatenglas) und wohl auch nicht genügend mit Nahrung versehen.

Ein im Freien angestellter Versuch zeigte in seinem ersten Teile dasselbe Bild. Ich hatte die *sanguinea*-Königin in das Nestloch einer mäßig starken *fusca*-Kolonie laufen lassen. Eine halbe Stunde später sah ich eine Anzahl der schwarzen Arbeiter mit ihren Puppen zwischen den Kiefern an den Zweigen des Heidekrautes hängen. Als ich zwei Tage darauf das Nest untersuchte, fand ich unter dem kleinen Steine, der es bedeckte, nur zahlreiche *fusca*-Arbeiter mit ihren Puppen. Vielleicht war die Königin getötet (ihre Leiche war aber nirgends zu finden), oder sie hatte die Kolonie wieder verlassen.

3. *Polyergus rufescens* Ltr.

Die Amazonenameise ist hier in Sachsen bisher nur einmal aufgefunden worden (Linke: Grimma), ich bekam aber eine Kolonie durch die Freundlichkeit des Herrn cand. phil. Dorn, Leipzig, aus Oberfranken. Sie enthielt reichlich Geschlechtstiere: Männchen, normale und ergatoide Weibchen. Ein Teil der normalen Weibchen war entflügelt. Ein ergatoides diesjähriges Weibchen vertrat die Königin und legte auch Eier. Als Hilfsameisen dienten *F. rufibarbis* For. (die Stammart) und ihre Var. *fusco-rufibarbis* For. 14 Tage, nachdem die Kolonie in meinen Besitz gekommen war, entledigten sich die *Polyergus* und *F. rufibarbis* der überzähligen Weibchen,

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

indem sie dieselben töteten. Zu den Versuchen dienten normale flügellose und ergatoide Weibchen und 20—50 Arbeiter von *F. fusco-rufibarbis* und *fusca* mit Puppen. Nach dem Befunde der *Polyergus*-Kolonie scheint die Befruchtung der Amazonenweibchen nicht selten im Neste vor sich zu gehen, ich wüsste mir sonst wenigstens nicht die Flügellosigkeit einer ganzen Anzahl Weibchen zu erklären. Merkwürdig bleibt immerhin, dass die Kolonie keines dieser befruchteten normalen Weibchen, sondern ein ergatoides zur Königin erwählte. Ob es auch befruchtet ist, muss sich erst herausstellen. Vielleicht liegt aber überhaupt bei den *Polyergus* die instinktive Neigung vor, solche Zwischenformen nicht nur zu züchten, sondern auch den normalen Weibchen vorzuziehen, so dass die Amazonen dem Ziele zustrebten, das *Tomognathus* und andere schon erreicht haben, nämlich dem vollkommenen Ersatze der geflügelten Weibchen durch solche im Arbeitergewande.

Normale und ergatoide Weibchen reagierten vollkommen gleichmäßig. Im ganzen ähnelte ihr Verhalten dem der *truncicola*-Weibchen. Niemals zeigten sie sich angreifend. Nur bei einem einzigen Versuche tötete das *Polyergus*-Weib zwei seiner Peiniger, indem es ihnen mit seinen furchtbaren Mandibeln den Kopf durchbohrte. Nachdem das Weib die Säbelkiefer angesetzt hatte, zögerte es noch eine Zeitlang und schloss sie erst, als die Angreiferinnen nicht abließen. In allen anderen Fällen ertrugen die *Polyergus* aber die größten Quälereien, ohne auch nur einen Versuch zur Verteidigung zu machen. Beim ersten Angriffe ließen sie sich gewöhnlich auf die Seite fallen und zogen die Beine an. Die Aufnahme geschah ziemlich schnell, am zweiten oder dritten Tage. Die Fütterung durch die *fusco-rufibarbis* wurde häufig beobachtet und die Beleckung schon vom ersten Tage an. Für die Puppen hatten die Weibchen kein Interesse. Sie starben gewöhnlich schon im Zeitraume einer Woche. Überhaupt schienen die *Polyergus*-Weibchen recht hinfällig zu sein, da eine 24stündige Separierung regelmäßig ihren Tod herbeiführte.

Die Versuche mit *fusca* (50 Arb.) ergaben dasselbe Resultat; nur starben die Weibchen, ehe die vollkommene Aufnahme (Fütterung) erreicht war, wenigstens wurde keine solche beobachtet.

Zu einem von *fusco-rufibarbis*-Arbeitern adoptierten *Polyergus*-Weibe wurde ein zweites hinzugefügt. Es wurde sofort von den Arbeitern feindlich angegriffen, und die Misshandlungen übertrugen sich auch auf das schon vollkommen angenommene, mehrfach gefütterte und eifrig beleckte erste Weib. Nur waren sie hier nicht ganz so heftig und wurden durch Beleckungen und Fütterungen unterbrochen. Nichtsdestoweniger führten sie aber den Tod des Weibchens noch vor dem zweiten herbei.

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

4. *Tomognathus sublaevis* Nyl.

Von dieser interessanten Ameise fand ich dieses Jahr hier sieben Kolonien, zwei etwa $^3/_4$ Stunden von dem vorjährigen Fundorte entfernt[6]). Eine derselben war eine frisch gegründete. Sie bestand aus einem ergatoiden *Tomognathus*-Weibe, zwei Arbeitern von *Leptothorax acervorum* F., einigen Larven und Puppen derselben und einer kleinen Anzahl Eier, von denen ich vermute, dass sie von dem ergatoiden Weibe frisch gelegt waren. Ich separierte das *Tomognathus*-Weibchen einige Zeit und ließ es darauf in eine Kolonie *Lept. acervorum* (ca. 30 Arb., 2 Weibchen und viele Larven und Puppen) eindringen. Der Versuch ergab dieselben Resultate wie die Experimente mit *F. sanguinea*. Das den *Leptothorax* an Größe weit überlegene Weibchen sprang aufgeregt in dem Neste umher, und die *Leptothorax* flohen mit den Puppen und Larven. Hin und wieder griffen die letzteren das Weib an, aber es siegte stets in dem Kampfe, und innerhalb eines Tages waren sämtliche *Leptothorax* getötet. Einige von ihnen waren vollkommen zerbissen. Die Puppen und Larven trug das Weibchen auf einen Haufen, aber es zeigte lange nicht das Geschick und den Eifer wie die *sanguinea*-Königinnen.

Auf Grund dieses Versuches muss ich meine früher ausgesprochene Ansicht, dass die *Tomognathus*-Weibchen immer zu mehreren vereint auf Koloniegründung ausziehen, korrigieren. *Tomognathus* scheint vielmehr sehr wohl imstande zu sein, dies auch ohne Unterstützung tun zu können.

5. *Strongylognathus testacens* Schenck.

Der Hochzeitsflug dieser parasitischen Art fand hier Ende Juli statt. Leider versäumte ich es, mich mit lebenden Geschlechtstieren zu versorgen, und später fand ich weit ab von der Gegend der *Strongylognathus*-Nester nur zufällig ein einzelnes entflügeltes Weibchen unter einem Steine. Ich setzte dasselbe in den Futterraum einer kleinen *Tetramorium*-Kolonie, die aus einer Königin, einigen 20 Arbeitern, Larven und Eiern bestand. Es lief lange Zeit in dem Futterneste umher, fand endlich den engen Eingang zum Hauptneste und betrat diesen zögernd. Sowie es aber den Innenraum des Nestes erreicht hatte, machte es kehrt und floh. Da es gar keine Neigung zeigte, in das Nest einzudringen, überführte ich es dorthin mit der Pinzette. Es versuchte wieder zu fliehen, wurde aber ergriffen und in wenigen Minuten getötet.

Der Versuch zeigt, dass das Weibchen von *Strongylognathus testacens* weder geneigt ist, in einer *Tetramorium*-Kolonie Aufnahme

6) Über den Fund von vier Kolonien dieser nordischen Ameise bei Dresden, deren eine vier geflügelte normale Weibchen enthielt, vgl. meine: Beiträge zur Ameisenfauna des Königreiches Sachsen. Abh. d. naturw. Ges. Isis in Dresden, 1906, Heft II, pp. 56—68 u. Taf. III.

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

zu suchen, noch dort, selbst wenn sie nur wenige Arbeiter enthält, solche finden kann. Wir können ihn daher vielleicht als eine Bestätigung der Vermutung ansehen, dass die *Strongylognathus*-Kolonien auf der Allianz ihrer Weibchen mit solchen ihrer Hilfsameisen beruhen.

* *
*

Ein Vergleich der Ergebnisse von 1, 2 und 3 mit den entsprechenden Wheeler's ergibt für 1 und 2 vollkommene Übereinstimmung, nur bei Versuch 3 kam ich zu wesentlich anderen Resultaten. Ich bedaure jetzt, seine Arbeit erst nach Beendigung meiner Experimente genauer studiert zu haben, ich hätte sonst so manchem Punkte eine größere Aufmerksamkeit widmen können. Immerhin dürfte doch aus denselben, so unvollkommen sie auch sein mögen, mit Sicherheit hervorgehen, dass die temporär parasitischen *F. truncicola* ihre Kolonien durch Adoption gründen, die Kolonien von *F. sanguinea* aber von Haus aus, d. h. von der Gründung ab, primäre Raubkolonien sind. Und diese Ergebnisse decken sich mit den von Wheeler an *F. consocians* und *F. rubicunda* gemachten.

Wasmann wendet gegen Wheeler ein[7]), dass seine Versuche an *rubicunda* sämtlich mit unbefruchteten Weibchen angestellt seien und dadurch ihre Beweiskraft für die Gründungsweise neuer Kolonien verlören. Nach seinen Erfahrungen an der europäischen blutroten Raubameise (*F. sanguinea*) seien die jungen unbefruchteten Weibchen sehr kampflustig und beteiligten sich auch gelegentlich am Transport der Larven und Puppen in den Beobachtungsnestern. Sie besäßen also Arbeitercharaktere, welche den befruchteten Weibchen fehlten.

Wheeler scheint sich bei der Verwendung künstlich entflügelter Weibchen auf eine Arbeit Loeb's[8]) zu stützen. Ich kenne dieselbe nicht und habe auch leider keine Parallelversuche mit künstlich und normal entflügelten Weibchen anstellen können, da ich, wie gesagt, in theoretische Erwägungen erst nach dem auf meine Experimente folgenden Studium seiner Arbeit eintrat, den Einwand Wasmann's sogar erst nach Fertigstellung dieses Manuskriptes kennen lernte. Bezüglich der Königinnen- und Arbeiterinstinkte, mit deren Vergleich sich Wheeler eingehender beschäftigt, kommt er zu dem Schlusse, dass beide nur quantitativ, „nach Art der fluktuierenden Variation", verschieden seien. Die Langsamkeit, mit der ein Weibchen auf gewisse Reize reagiere oder der Mangel solcher Reaktion überhaupt dürfe uns nicht zu dem Glauben ver-

7) Die moderne Biologie und die Entwickelungstheorie, III. Aufl., Freiburg i. Br. 1906, p. 402, Anm. 2.

8) Der Heliotropismus der Tiere und seine Übereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen. Würzburg 1890.

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

leiten, dass die Fähigkeit nicht vorhanden sei, ebensowenig wie wir von der Abwesenheit eines erblichen Charakters reden könnten, wenn derselbe während einer oder mehrerer Generationen latent bleibe.

Aber ich glaube, wir brauchen hier gar keine theoretischen Auseinandersetzungen, wir können die Tatsachen reden lassen. Mag man gegen Wheeler's Versuche geltend machen, dass sie durch die Verwendung von nur künstlich entflügelten Weibchen nicht stichhaltig seien, so muss man doch meinen *sanguinea*-Experimenten gegenüber diesen Einwand fallen lassen. Die benutzten Weibchen waren sämtlich befruchtet und stammten zudem sicher aus den verschiedensten Kolonien, denn sie waren einzeln an weit voneinander entfernten Orten in entflügeltem Zustande aufgelesen. Und diese Weibchen reagierten ohne jede Ausnahme so vollkommen gleichmäßig und so deutlich, dass man aus den Versuchen auch nicht das leiseste Anzeichen für eine Adoption herauslesen kann. Vergleichen wir noch einmal das Verhalten der *sanguinea*-Weibchen mit dem der *Polyergus*-Königinnen oder auch der *truncicola*-Weibchen: Hier aggressive Feindlichkeit, dort passive Duldung; hier außerordentliches Interesse für die Brut, dort nicht eine Spur davon; hier Tötung aller Arbeiter, dort keine Tötung. Ich meine, dieser scharfe Unterschied kann nur für zwei gänzlich voneinander abweichende Formen der Koloniegründung sprechen. Da aber weiter diese Ergebnisse an *sanguinea* in allen Punkten mit denen Wheeler's an *rubicunda* die größte, manchmal geradezu wörtliche Übereinstimmung haben, so halte ich bei der außerordentlich nahen Verwandtschaft der beiden Raubameisen den Schluss wohl für erlaubt, dass tatsächlich die künstliche Entflügelung die gleiche Wirkung mit der natürlichen nach dem Hochzeitsfluge hat. So seltsam es mir selbst vorkommt, scheint hier doch der Beweis vorzuliegen, dass der nach dem Hochzeitsfluge beobachtete Wechsel der Instinkte nicht auf der Befruchtung selbst, sondern auf der rein mechanischen und ganz äußerlichen Ursache des Verlustes der Flügel beruht.

Wenn Wasmann (p. 403) weiter gegen Wheeler seine eigenen Experimente mit befruchteten *sanguinea*-Weibchen anführt, deren Ergebnis eine Bestätigung seiner Adoptionshypothese und eine Widerlegung der Wheeler'schen Raubhypothese sein soll, so lässt sich demgegenüber nur sagen, dass dann entweder die *sanguinea* Luxemburgs (ich nehme an, dass die Weibchen von dort stammten) ihre Kolonien durch Adoption, die der hiesigen Gegend aber durch Puppenraub gründen oder aber wird dadurch festgestellt, dass derartige Experimente über die Koloniegründung überhaupt keine Beweiskraft haben.

Während also die Resultate meiner Versuche an *truncicola* und *sanguinea* mit den entsprechenden Wheeler's eine schöne

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

Übereinstimmung ergeben, so gehen dieselben in bezug auf *Polyergus* auseinander. Seine *lucidus*-Weibchen machten außerordentlich oft von ihren furchtbaren Mandibeln Gebrauch, ähnlich wie *rubicunda* und bei mir *sanguinea*; das Verhalten meiner *rufescens* glich dagegen, mit einer einzigen Ausnahme, ganz dem von *truncicola*. Überhaupt zeigten die Versuche an *Polyergus* bei mir eine solche Gleichmäßigkeit, und die tatsächliche Aufnahme geschah so leicht, dass ich die Möglichkeit ihrer Koloniegründung durch Adoption nicht bezweifeln kann. Aber auch Wheeler's Mitteilungen enthalten einen Punkt, der für die Adoption spricht und den er sogar ganz besonders hervorhebt, nämlich die Interesselosigkeit der Weibchen für die Brut der Arbeiter. Das scheint mir aber ein Hauptmerkmal der durch Adoption zur Gründung gelangenden Weibchen zu sein; denn es ist in gleicher Weise auch bei den temporär parasitischen Arten vorhanden und steht in schroffem Gegensatze zu dem Verhalten von *F. sanguinea*, *rubicunda* und auch *Tomognathus*. Die letzten beiden Experimente Wheeler's (49 u. 50) haben mit den meinigen die meiste Ähnlichkeit. Die hier verwendeten Weibchen von *P. lucidus* zeigten sich ziemlich passiv, obwohl auch sie einige ihrer Angreiferinnen töteten. Es ist demnach nicht unwahrscheinlich, dass die nordamerikanischen *Polyergus*-Königinnen — wie Wheeler auch meint — bezüglich ihrer Koloniegründung einen Übergang von der Raubkolonie zur Adoptionskolonie darstellen. Die Notwendigkeit eines solchen dürfte vielleicht in der durch den Parasitismus hervorgerufenen Abhängigkeit und Degeneration der Amazonenameisen zu suchen sein. Bei unseren *Polyergus* ist aber die Umwandlung der Instinkte augenscheinlich schon vollzogen. Meine Versuche beweisen nicht nur die Möglichkeit der Annahme von *Polyergus*-Königinnen durch fremde Arbeiter, sondern sprechen auch durch ihre fast vollkommene Übereinstimmung mit den an *truncicola* angestellten dafür, dass die Adoption wohl sicher das Anfangsstadium dieser Kolonien ist.

Wheeler glaubt, trotzdem seine *Polyergus* teilweise eine merkliche, von ihm auch anerkannte Neigung zur Adoption zeigen, dass ihre Kolonien doch gleich denen von *rubicunda* auf dem Instinkte des Puppenraubes beruhen und dass die Sklaverei phylogenetisch nicht direkt aus dem temporären Parasitismus abgeleitet werden kann. Sie sind nach ihm Zweige eines Stammes und beruhen beide auf der instinktiven Neigung mancher Ameisenarten (*F. rufa*, *exsectoides* u. s. w.), Zweignester zu bilden und durch Adoption von Königinnen derselben Art ihre Kolonien zu vergrößern.

Ich kann ihm hierin nicht ganz beistimmen. Wie schon gesagt, beruht die Koloniegründung unserer *Polyergus* wohl sicher auf Adoption; wir können also nicht die Kolonien der gesamten sklavenhaltenden Ameisenarten auf primäre Raubkolonien zurück-

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

führen. Die Adoptionskolonien der Amazonen kann man aber, wenn man will, ohne alle Schwierigkeit aus Raubkolonien wie *F. sanguinea* und *rubicunda* ableiten. Raub und Adoption gehen, wie *P. lucidus* zeigt, ineinander über.

Bezüglich des zweiten Punktes, der Phylogenie der Sklaverei, bin ich allerdings seiner Ansicht. Auch mir will es nicht recht glaubhaft erscheinen, dass eine so starke und temperamentvolle Ameise wie *sanguinea* ein *truncicola*-Stadium durchlaufen haben soll. Die ganze Hypothese von dem Ursprung und der Entwickelung der Sklaverei baut sich auf der einen Tatsache auf, dass die *truncicola*-Kolonien primäre Adoptionskolonien darstellen und auf der Vermutung, dass auch die *sanguinea* ihre Kolonien auf dieselbe Weise gründen. Diese Vermutung wurde auch auf die anderen sklavenhaltenden und parasitischen Arten übertragen und nun von deren vermutlicher Ontogenese auf ihre Phylogenie geschlossen. Durch Wheeler's und meine Experimente wird diesem schönen Baue aber ein wichtiger Grundstein entzogen; die Vermutung, dass die *sanguinea* und *rubicunda* primäre Adoptionskolonien sind, trifft nicht zu. Ich halte die jetzt nur von Wasmann noch vertretene Hypothese darum zum wenigsten für schwer erschüttert.

Die große Mannigfaltigkeit, in der uns der soziale Parasitismus bei den Ameisen überhaupt entgegentritt, weist uns schon allein darauf hin, dass die jetzigen Vertreter desselben jedenfalls auf den allerverschiedensten Wegen dazu gelangt sind. Daher kommt es, dass gewisse Ameisenarten, wie *Tomognathus* z. B., sich nicht recht in die Entwickelungsreihe einfügen wollen. Die *Tomognathus*-Kolonien, die in ihrer ontogenetischen Entwickelung eine so auffallende Ähnlichkeit mit der von *F. sanguinea* und *rubicunda* zeigen, sind schwerlich derselben Wurzel entsprossen wie diese. Wir haben vielmehr allen Grund zu der Annahme, dass ihre Raubkolonien aus Diebskolonien hervorgegangen sind. Weiter ist es sehr merkwürdig, dass gerade die Unterfamilie der *Myrmicini*, die, soviel ich weiß, die einzige ist, welche Gast- und Diebsameisen aufweist, uns in bezug auf den sozialen Parasitismus ihrer Angehörigen am meisten zu raten aufgibt. Das letztere mag, wie Wasmann sagt, seinen Grund darin haben, dass der Parasitismus der *Myrmicini* älter ist als der der *Camponotini* und die Anfangsstadien seiner Entwickelung nicht mehr aufweist. Aber es sollte uns auch Veranlassung geben, bei der Erklärung der Entwickelung der parasitischen Arten des Myrmicinenstammes nicht auf Verhältnisse zurückzugreifen, wie sie der Parasitismus der *Camponotini* noch heute zeigt, sondern vielmehr auf solche, welche uns die gesetzmäßigen Formen der zusammengesetzten Nester bieten.

Auch Wasmann betont neuerdings in seiner letzten Veröffent-

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

lichung[9]) über diese Frage mehrfach, dass die Entwickelung des Sklavereiinstinktes nicht eine einzige reale Entwickelungsreihe sei, weder innerhalb der Ameisenfamilie überhaupt, noch innerhalb der Unterfamilien, sondern dass sich dieselbe in eine Reihe von einzelnen Entwickelungsprozessen auflöse, die zu verschiedenen Zeiten und von verschiedenen Punkten des Ameisenstammes ausgingen und bis zu verschiedener Entwickelungshöhe fortschritten. Aber es war eigentlich unnötig, dies so ausführlich auseinanderzusetzen, denn so sollte doch wohl seine Hypothese von Anfang an verstanden werden. Innerhalb der einzelnen Reihen verläuft seiner Ansicht nach jedoch die Entwickelung des sozialen Parasitismus immer noch so, dass sie ausgeht von der Adoptionskolonie, fortschreitet zur Raubkolonie und bei zunehmender Degeneration wieder zu der Adoptions- resp. Allianzkolonie zurückkehrt. Und das ist, wie mir scheint, nach der jetzigen Lage der Dinge nicht mehr aufrecht zu halten, selbst nicht für die *Camponotini*.

Handbuch der Physiologie.

Herausgegeben von W. Nagel. Bd. II. 2. Hälfte. Gr. 8. V und 640 Seiten (S. 385—1024). Braunschweig. Vieweg und Sohn. 1907.

Dieser Halbband des schon zweimal angezeigten Sammelwerkes bringt die Kapitel: Absonderung des Hauttalgs und der Schweißdrüsen von R. Metzner (Basel); Physiologie der Leber von E. Weinland (München); Verdauung und Aufsaugung von O. Cohnheim (Heidelberg); die äußere Arbeit der Verdauungsdrüsen und ihr Mechanismus von J. Pawlow (St. Petersburg); Mechanismus der Resorption und der Sekretion von E. Overton (Lund); die histologischen Veränderungen der Drüsen bei ihrer Tätigkeit von R. Metzner (Basel). Es fehlen jetzt nur noch die erste Hälfte des ersten und die zweite Hälfte des vierten Bandes sowie die Nachträge.

Auch im vorliegenden Halbbande konnten die Verfasser nicht nur sorgfältige Übersichten der vorhandenen Literatur geben, sondern sich vielfach auf eigene, tiefgehende Studien stützen, ein Umstand, welcher dem Werke für lange Zeit die Bedeutung eines wertvollen Quellenwerks sichert. Wir verweisen in dieser Beziehung zunächst auf den von Herrn Pawlow bearbeiteten Abschnitt, den wir allerdings noch etwas eingehender behandelt wünschten. Auch was Herr Metzner bringt, wird vielen Biologen eine willkommene Gabe sein. Doch sollen durch diese Beispiele die Beiträge der anderen Herren nicht minder gewertet sein. R.

---

9) Biologie p. 418 u. ff.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: 28

Autor(en)/Author(s): Viehmeyer Hugo

Artikel/Article: Zur Koloniegrul̀ˆndung der parasitischen Ameisen. 18-32