

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, vgl. 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.

Bd. XXVIII.

1. Juli 1908.

N^o 13.

Inhalt: Wasmann, Weitere Beiträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen (Schluss). — Swarczewsky, Über die Knospenbildung bei *Acineta gelatinosa* Buck. — Forel, Konflikt zwischen zwei Raubameisenarten. — Forel, Zur Farbenbildung der Raupe der *Saturnia carpinii*.

Weitere Beiträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen.

(Zugleich 162. Beitrag zur Kenntnis der Myrmekophilen.)

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

(Schluss).

Im Jahre 1907 wurden in diesem Beobachtungsneuste aus Kolonie 2 keine der zahlreichen *Polyergus*-Arbeiterinnen zu einer eierlegenden „Ersatzkönigin“⁷⁰⁾ umgezüchtet, während dies in einem Beobachtungsneuste aus der *Polyergus-rufibarbis*-Kolonie Nr. 1 von Luxemburg 1904—1905 wiederholt geschehen war. In Kolonie Nr. 1 hatte ich auch in freier Natur 1904, wie schon früher in Holland⁷¹⁾, mehrere solche „gynäkoide Arbeiterinnen“ mit auffallend großem Hinterleib und stark entwickelten Ovarien gefunden. Die letztgenannte Kolonie erzeugte auch in freier Natur nur noch Männchen im Jahre 1904 (1905 war sie verschwunden). Dagegen fanden sich in den Kolonien Nr. 2 und 4, welche in freier Natur noch Weibchen und Arbeiterinnen erzeugten, niemals gynäkoide

70) Vgl. „Ameisenarbeiterinnen als Ersatzköniginnen“ (Mitt. Schweiz. Ent.-Ges. XI, Heft 2, 1905, S. 67—70).

71) Die ergatogynen Formen bei den Ameisen (Biol. Centrbl. 1895, Nr. 16 u. 17), S. 609 ff. Zwischenformen zwischen gynäkoiden Arbeiterinnen und ergatoiden Weibchen von *Polyergus* sind äußerst selten (März 1889, Kol. Nr. 3 von Exaten).

Arbeiterinnen vor; auch in einem Beobachtungsneiste aus Kolonie Nr. 4, das keine Königin (weder eine normale noch eine ergatoide) enthielt, wurde 1906—1908 keine einzige Arbeiterin zur Ersatzkönigin umgezüchtet. Diese Eigentümlichkeit scheint also bei *Polyergus* auf bestimmte Kolonien beschränkt zu sein, welche schon in freier Natur die befruchteten (die normalen und die ergatoiden) Weibchen verloren haben.

Es seien hier noch einige Versuche über die Aufzucht fremder Kokons erwähnt, die 1906 mit dem Beobachtungsneiste aus Kolonie Nr. 2 angestellt wurden⁷²⁾. Am 13. Juli wurden 50 Arbeiterkokons von *rufa* in das Obernest gegeben; sie wurden anfangs von den *rufibarbis* adoptiert, dann aber die Puppen gefressen. Am 18. Juli bemerkte ich, dass die *Polyergus* zu einem Raubzuge das Nest verlassen wollten. Am 19. verband ich deshalb das Nest mit einem Fangglas, das 12 *sanguinea*-Arbeiterinnen, 4 *fusca*-Arbeiterinnen und eine Anzahl Arbeiterkokons und unbedeckte Arbeiterpuppen von *sanguinea* enthielt. Drei *Polyergus* genügten, um die *sanguinea* in die Flucht zu schlagen. Zwei *sanguinea* töteten sich gegenseitig, indem sie sich mit Gift bespritzten, andere wurden durch Kopfbisse von *Polyergus* getötet. Letztere raubten jedoch die *sanguinea*-Puppen nicht, die erst später von den *rufibarbis* abgeholt wurden; die Puppen und jungen Ameisen wurden gefressen, nur eine frisch-entwickelte *sanguinea* blieb einige Stunden am Leben. Arbeiterkokons von *rufibarbis* und *exsecta*, die ich am 21. Juli in das Obernest gab, wurden von den *rufibarbis* adoptiert, aber nur die ersteren wurden erzogen.

Bezüglich der Koloniegründung von *Polyergus rufescens* geht aus den obigen Mitteilungen über die bei Kolonie Nr. 2 von Exaten und Kolonie Nr. 2 von Luxemburg gefundenen ergatoiden Königinnen folgendes hervor:

1. Dieselben werden von fremden Sklaven, sowohl von *fusca* als von *rufibarbis* leicht aufgenommen. Bei der Kolonie Nr. 2 von Luxemburg war die Aufnahme schon in freier Natur erfolgt.

2. Sie werden dagegen von den fremden *Polyergus*-Arbeiterinnen heftig angegriffen und getötet; dabei verhalten sie sich völlig passiv.

3. Wahrscheinlich wird also in freier Natur die von einem Teil der Sklaven einer *Polyergus*-Kolonie aufgenommene fremde Königin mit diesen auswandern und anderswo ihr Nest gründen⁷³⁾.

4. Wenn die fremde ergatoide Königin befruchtet war, wie dies im zweiten der obigen Fälle zutraf, können auf diesem Wege neue *Polyergus*-Kolonien entstehen.

Gewöhnlich aber geschieht die Gründung der neuen *Polyergus*-Kolonien wohl dadurch, dass die Weibchen nach dem Paarungsfluge in der Nähe von Nestern einer Sklavenart, nicht von fremden *Polyergus*-Nestern, sich verstecken und dort Aufnahme finden. Das Aufsuchen von Sklavennestern wird für die

72) Diese Versuche ergänzen die 1905 (Ursprung der Sklaverei), S. 121 ff. mitgeteilten Versuche, die auf *Polyergus*-Kolonie Nr. 1 von Luxemburg sich bezogen.

73) Man findet fast nie *Polyergus*-Kolonien nahe beinander (Forel). Bei Luxemburg fand ich auf demselben Bergabhang drei Kolonien in Abständen von 30 bzw. 100 m voneinander.

Polyergus-Königinnen dadurch erleichtert, dass wie Forel und Emery⁷⁴⁾ beobachtet haben, Weibchen manchmal die Sklavenraubzüge der Arbeiterinnen begleiten. Ob die fremde *Polyergus*-Königin in einem selbständigen Sklavenneste von allen Arbeiterinnen oder nur von einem Teile derselben, der sich von seiner Königin trennt, adoptiert wird⁷⁵⁾, müsste erst durch weitere Beobachtungen entschieden werden. Letzteres würde leichter erklären, weshalb auch in jungen *Polyergus*-Kolonien die Königin der Sklavenart fehlt. Eine solche junge *Polyergus-rufibarbis*-Kolonie erwähnt Forel 1874 (S. 302). Bei Exaten fand ich 1887 eine ganz junge *Polyergus-fusca*-Kolonie. Auch die *Polyergus-rufibarbis*-Kolonie Nr. 3 von Luxemburg hatte bei ihrer Entdeckung (April 1904) erst eine geringe Zahl kleiner Arbeiterinnen und dreimal soviel (etwa 100) *rufibarbis*-Sklaven; eine Königin der Sklavenart war auch hier nicht zu finden.

Auf Wheeler's Versuche über die Koloniegründung von *Polyergus lucidus*⁷⁶⁾ werden wir im sechsten Teile diese Arbeit zurückkommen. Ihr Resultat spricht eher zugunsten der Adoption als des Puppenraubes der Königin, obgleich die Adoption in keinem dieser Versuche gelang, die mit unbefruchteten, künstlich entflügelten Weibchen angestellt wurden.

Über einen Fall, wo ein Sklavenwechsel bei *Polyergus rufescens* in freier Natur eintrat, berichtet Wheeler 1907⁷⁷⁾. Forel zeigte ihm eine Kolonie bei Morges (Schweiz), die 1907 nur *fusca* als Sklaven enthielt, während sie 1904 nur *rufibarbis*-Sklaven gehabt hatte. Gegen die schon von Forel (1874) konstatierte Tatsache, dass *Polyergus* vorzugsweise die Kolonien jener Sklavenart beraubt, mit welcher die betreffende *Polyergus*-Kolonie gegründet wurde, folgt hieraus nichts⁷⁸⁾. Auch meine Beobachtungen bestätigen die Forel'sche Regel. Bei Exaten (Holland) fand ich in allen *Polyergus*-Kolonien nur *fusca* als Sklaven, bei Lainz (Wien) und bei Luxemburg in allen nur *rufibarbis*, obwohl auch Nester der anderen Sklavenart auf den betreffenden Gebieten lagen.

74) Forel, Fourmis de la Suisse p. 299. Emery berichtet in einer während des Druckes der vorliegenden Arbeit erschienenen Publikation: Osservazioni ed Esperimenti sulla Formica Amazzone, Bologna 1908 (Rend. Acc. Sc. Ist. Bologna 1907—08, p. 49—62) über seine Beobachtungen und Versuche mit *Polyergus*. Dass die *Pol.*-Weibchen, welche die Expeditionen der Arbeiterinnen begleiten, keine Puppen rauben, ist jetzt auch Emery's Ansicht. Er fand dieselbe auch durch Experimente bestätigt. Andererseits aber erzielte er in keinem Fall eine definitive Aufnahme eines entflügelten *Pol.*-Weibchens durch fremde *fusca*.

75) Santschi (Moeurs parasitiques temporaires de *Bothriomyrmex*, Ann. Soc. Ent. Fr. 1906, p. 379 ff.) hat versucht, durch die Trennungshypothese den Ursprung der Sklaverei überhaupt zu erklären. Im 6. Teil dieser Arbeit werde ich darauf zurückkommen.

76) Founding of colonies p. 86—89.

77) Origin of slavery p. 555.

78) Vgl. hierüber auch meine Ausführungen 1905, S. 264.

b) Zur Koloniegründung von *Strongylognathus testaceus*.

In den gemischten Kolonien von *Str. testaceus* mit *Tetramorium caespitum* findet man regelmäßig neben den verschiedenen Ständen von *Strongylognathus* und deren Brut auch (im Sommer und Herbst) Arbeiterpuppen von *Tetramorium* an. Da *Str. testaceus* keine Sklavenjagden veranstaltet und auch durch ihre geringe Größe und die geringe Zahl ihrer Arbeiterinnen in diesen gemischten Kolonien⁷⁹⁾ dazu nicht mehr befähigt ist, blieb die obige Erscheinung ein Rätsel, das sich erst 1890 aufklärte⁸⁰⁾. Am 21. Juni 1890 fand ich nämlich bei Prag eine sehr volkreiche Kolonie (ca. 5000 *Strongylognathus*-Arbeiterinnen und 15000 *Tetramorium*-Arbeiterinnen), welche zwei Königinnen enthielt, eine von *Strongylognathus* und eine von *Tetramorium*; ferner waren hier neben zahlreichen Geschlechts- puppen von *Strongylognathus* und Arbeiterpuppen beider Arten auch einige Puppen der geflügelten Geschlechter von *Tetramorium* vorhanden. In einer kleinen Kolonie bei Prag hatte ich schon am 28. Mai 1890 ebenfalls eine *Tetramorium*-Königin gefunden, aber keine *Strongylognathus*-Königin; da jedoch außer Arbeiterinnen beider Arten auch Arbeiterpuppen derselben sich vorfanden, muss eine *Strongylognathus*-Königin sicher vorhanden gewesen sein⁸¹⁾. Über einen dem letzteren ähnlichen Fall, den er mit Forel bei Genf 1907 beobachtete, berichtete Wheeler 1907⁸²⁾.

Auf Grund der Funde von 1890 hatte ich 1891 (S. 114) die Hypothese aufgestellt, dass die gemischten Kolonien von *Strongylognathus testaceus* mit *Tetramorium caespitum* Allianzkolonien seien, die dadurch entstehen, dass das *Strongylognathus*-Weibchen nach dem Paarungsfluge eine junge *Tetramorium*-Königin aufsucht, die erst in der Bildung ihrer Kolonie begriffen ist und sich mit ihr alliiert (Allometrose Forel's). Auch Viehmeyer hat sich dieser Ansicht angeschlossen⁸³⁾ auf Grund eines Versuches, den er mit einem isoliert aufgefundenen entflügelteten Weibchen von *Strongylognathus* angestellt hatte; zu einer kleinen *Tetramorium*-Kolonie gesetzt, suchte es zu entfliehen und wurde von den Arbeiterinnen getötet.

Schon 1891 (S. 107 ff.) wurde über Versuche berichtet, die ich über die Adoption von geflügelten Weibchen und Männchen von

79) Meist beträgt dieselbe selbst in ziemlich volkreichen Kolonien kaum 100, und die *Tetramorium*-Arbeiterinnen sind durchschnittlich sechsmal so zahlreich vertreten. Ausnahmen hiervon sind selten; eine derselben ist die oben erwähnte Kolonie vom 21. Juli 1890.

80) Die zusammengesetzten Nester etc. 1891, S. 110 ff.

81) Beide Kolonien wurden noch mehrere Monate lang in Beobachtungsnestern gehalten. In dem Neste der ersten Kolonie kletterten auch die *Str.*-Arbeiterinnen häufig auf der großen *Tetr.*-Königin umher und beleckten sie.

82) Origin of slavery S. 556.

83) 1908, Koloniegründung S. 27—28.

Str. testaceus bei fremden *Tetramorium* angestellt hatte; die *Strongylognathus* wurden nicht aufgenommen, sondern getötet. Dagegen gelang eine Allianz, die ich am 3. August 1888 zwischen einer *Strongylognathus-Tetramorium*-Kolonie und einer selbständigen *Tetramorium*-Kolonie versucht hatte. Anfangs griffen die an Zahl überlegenen selbständigen *Tetramorium* die Arbeiterinnen von *Strongylognathus* und deren Hilfsameisen heftig an, während sie die geflügelten Männchen und Weibchen von *Strongylognathus* fast ganz unbehelligt ließen, aber schon am folgenden Tage hatten beide Parteien sich friedlich vereinigt. Am 5. August wurde abermals eine Abteilung *Strongylognathus-Tetramorium* zu der neuen Allianzkolonie gesetzt, diesmal erfolgte die Vereinigung ohne Kampf. Am 18. August waren die zahlreichen geflügelten Männchen und Weibchen, welche die selbständigen *Tetramorium* bei sich gehabt hatten, sämtlich tot und nur die geflügelten Geschlechter von *Strongylognathus* blieben neben den Arbeiterinnen beider Arten in dieser künstlichen Allianzkolonie übrig; mehrere unbefruchtete Weibchen lebten in derselben bis zum Frühling 1889.

Auch dieser Versuch spricht dafür, dass die Mischung der Kolonien von *Str. testaceus* und *Tetramorium* auf dem Wege der Allianz erfolgt, nicht aber durch Adoption einer *Strongylognathus*-Königin in einer bereits erwachsenen *Tetramorium*-Kolonie⁸⁴). Zugleich zeigt dieser Versuch, dass in der Allianzkolonie die geflügelten Geschlechter der Hilfsameisenart beseitigt werden. In den natürlichen gemischten Kolonien dürfte es hier trotz der Anwesenheit von einer Königin beider Arten fast nie bis zur Erziehung von geflügelten Geschlechtern der Hilfsameisenart kommen, weil, wie auch Forel annimmt, die *Tetramorium* die Aufzucht der kleineren Geschlechtstiere von *Strongylognathus* derjenigen der größeren ihrer eigenen Art vorziehen.

Im Juli 1889 stellte ich auch einen Versuch an mit einer Anzahl unbefruchteter Weibchen und Arbeiterinnen von *Str. testaceus*, die von ihren Hilfsameisen getrennt wurden und dann Arbeiterpuppen von *Tetramorium* erhielten; sie schenkten ihnen kaum Beachtung und pflegten sie nicht. Die *Strongylognathus* vermochten jedoch mehrere Wochen ohne ihre Hilfsameisen zu leben. In bezug auf die Nahrungsaufnahme verhielten sie sich viel selbständiger als die *Polyergus*, die von der Fütterung durch ihre Sklaven abhängig sind. Im Juli 1890 wurde dieser Versuch mit einer Anzahl Arbeiterinnen von *Strongylognathus* wiederholt, mit demselben Ergebnis.

Dass die Larven in den *Strongylognathus-Tetramorium*-Kolonien

84) Es sei hier übrigens auf eine merkwürdige Beobachtung Forel's (Fourmis d. l. Suisse 1874, p. 256) aufmerksam gemacht, der einmal mitten in einer Kolonie von *Leptothorax acervorum* ein flügelloses Weibchen von *Str. testaceus* fand.

durch die Hilfsameisen auch mit Insektenresten gefüttert werden (karnivore Ernährung), beobachtete ich bei Luxemburg in einem Neste in freier Natur am 13. Juli 1904.

Am 2. September 1904 wurde ein Beobachtungsnest eingerichtet mit fünf Arbeiterinnen von *Str. testaceus*, ca. 100 *Tetramorium*-Arbeiterinnen und einigen hundert Arbeiterpuppen aus einer gemischten Kolonie, worauf ich ihnen 50 Arbeiterinnen und mehrere hundert Arbeiterpuppen aus einer einfachen *Tetramorium*-Kolonie beigab. Auch hier war schon am folgenden Tage eine vollkommene Allianz zwischen beiden Parteien eingetreten. Das Nest wurde dann durch eine Glasröhre mit einem Lubbock-Neste verbunden, welches eine kleine Kolonie von *Strongylognathus Huberi* (ca. 30 Arbeiterinnen und einige Männchen und geflügelte Weibchen) mit *Tetramorium* (ca. 50 Arbeiterinnen von zweierlei Varietäten)⁸⁵⁾ enthielt, welche Escherich mir aus Fully im Wallis zugesandt hatte. Die *Str. Huberi* drangen in das Nachbarnest ein und raubten einen Teil der Larven und Puppen von *Tetramorium*. Die fremden *Tetramorium* leisteten ihnen nur wenig Widerstand trotz ihrer großen Zahl, während sie mit den Hilfsameisen derselben sich anfangs heftig umherzertrten; zwischen den *Str. Huberi* und *testaceus* fanden nur vereinzelte Kämpfe statt. Am nächsten Morgen hatten die *Tetramorium* beider Parteien sich alliiert und pflegten gemeinschaftlich die Puppen; die wenigen *Str. testaceus* waren alle im Kampfe getötet worden; von *Str. Huberi* waren zwei tot, von den fremden *Tetramorium*-Arbeiterinnen einige Dutzend. Am 5. September gab ich der Kolonie wiederum einige hundert Arbeiterpuppen aus fremden *Tetramorium*-Nestern; sie wurden von den *Str. Huberi* sofort geraubt. Die Kampfweise dieser Ameise gleicht, wie schon Forel früher beobachtet hat (1874, S. 349), ganz derjenigen von *Polyergus*, indem sie mit ihren Säbelkiefern den Kopf des Gegners zu ergreifen suchen. Ich hielt die Kolonie in dem Beobachtungsnest bis Ende Juli 1905.

Für *Str. testaceus* ist es nach den oben mitgeteilten Beobachtungen sehr wahrscheinlich, dass die Weibchen ihre neuen Kolonien gründen durch Allianz mit einer *Tetramorium*-Königin oder durch Aufnahme in eine ganz junge *Tetramorium*-Kolonie, die noch keine alten Arbeiterinnen hat. Über die Gründungsweise der Kolonien bei den südlichen *Strongylognathus*-Arten, die noch die Fähigkeit zum Puppenraub besitzen, wissen wir bisher nichts. Auf die mutmaßlichen phylogenetischen Beziehungen zwischen beiden werde ich im sechsten Abschnitt dieser Arbeit kurz eingehen.

85) Also war eine der Varietäten durch Sklavenraub in freier Natur in das Nest gekommen. Siehe hierüber im 6. Teil dieser Arbeit.

c) Zur Koloniegründung von *Anergates*.

Anergates atratulus, die arbeiterlose Schmarotzerameise des gemäßigten und nördlichen Europa, bietet in bezug auf ihre Koloniegründung mit *Tetramorium caespitum* noch vieles rätselhafte, obwohl schon seit mehr als 40 Jahren eine Reihe von Forschern sich mit dieser Frage beschäftigt hat. Über die verschiedenen Hypothesen, die hierüber durch v. Hagens, Forel, Lubbock, Adlerz, Janet und mich aufgestellt worden sind, wurde bereits 1891⁸⁶⁾ und 1902⁸⁷⁾ von mir berichtet, ebenso auch über die verschiedenen Versuche, welche Adlerz, Janet und ich über die Adoption der *Anergates*-Weibchen bei fremden *Tetramorium* angestellt haben.

Charakteristisch für die gemischten *Anergates-Tetramorium*-Kolonien sind folgende Züge:

1. Das Fehlen der eigenen Arbeiterkaste von *Anergates*, die durch *Tetramorium*-Arbeiterinnen ersetzt ist; meist (nicht immer) sind letztere von relativ bedeutender Körpergröße und stammen somit wahrscheinlich aus sehr alten *Tetramorium*-Kolonien.

2. Die konstante Abwesenheit von Arbeiterpuppen der Hilfsameisenart; dies deutet darauf hin, dass schon bei der Aufnahme der *Anergates*-Königin in eine *Tetramorium*-Kolonie keine Königin der Hilfsameisenart mehr vorhanden ist.

3. Die Flügellosigkeit und „Puppenähnlichkeit“ der Männchen, die Kleinheit sowohl der Männchen wie der geflügelten Weibchen von *Anergates* und die absolute Inzucht, die in diesen Kolonien herrscht, deuten auf eine sehr tiefe Stufe des sozialen Parasitismus hin.

4. Ebenso auch die sehr große Zahl der jungen Weibchen und Männchen in diesen Kolonien, welche die Zahl der Hilfsameisen manchmal fast erreichen kann. Über 100 Weibchen und Dutzende von Männchen sind selbst in mittelstarken Kolonien, die kaum einige hundert Hilfsameisen zählen, keine Seltenheit. Wheeler fand in einer starken Kolonie bei Morges (Schweiz) im Juni 1907 sogar gegen tausend geflügelte Weibchen und mehrere hundert Männchen⁸⁸⁾.

5. Die Seltenheit der *Anergates*-Kolonien im Vergleich zur großen Zahl ihrer geflügelten Weibchen. Dies deutet an, dass ihre Koloniegründung bei *Tetramorium* mit großen Schwierigkeiten verknüpft ist, obwohl nach den übereinstimmenden Versuchen verschiedener Forscher die jungen *Anergates*-Weibchen bei fremden *Tetramorium*-Arbeiterinnen leicht aufgenommen werden.

86) Die zusammengesetzten Nester etc. S. 137 ff.

87) Neues über die zusammengesetzten Nester etc. S. 30 ff. (Separat).

88) Origin of slavery p. 556. Vgl. auch die unten angegebenen Zahlen in einer Kolonie von Luxemburg.

6. Die riesige Physogastrie der alten Königinnen von *Anergates*, die nur sehr selten in diesen Kolonien gefunden wurden⁸⁹⁾, deutet an, dass durch die Fruchtbarkeit der Königin die Kurzlebigkeit ihrer Kolonie kompensiert werden muss, um die Art zu erhalten. Wie lange eine *Anergates-Tetramorium*-Kolonie leben kann, ist noch nicht sicher; aber da Hilfsameisenpuppen stets fehlen, kann sie das individuelle Alter der *Tetramorium*-Arbeiterinnen, mit denen die Kolonie gegründet wurde, nicht überschreiten (3 oder 4 Jahre?).

7. Das häufige Zusammentreffen der Kolonien von *Strongylognathus testaceus* und von *Anergates* auf denselben *Tetramorium*-Gebieten. Schon v. Hagens hat darauf aufmerksam gemacht und ich fand es bei Exaten in Holland, bei Linz a./Rh. und bei Luxemburg bestätigt. Wahrscheinlich beruht dieses Zusammentreffen darauf, dass auf alten *Tetramorium*-Gebieten sich besonders günstige Bedingungen für die verschiedene Koloniegründung dieser beiden parasitischen Arten finden.

Diese Punkte bergen noch viele Rätsel in bezug auf das Wesen, die Gründungsweise und die Dauer der *Anergates-Tetramorium*-Kolonien.

Unter allen bisherigen Versuchen, durch die Aufnahme junger *Anergates*-Arbeiterinnen in einer fremden *Tetramorium*-Kolonie wirklich eine neue *Anergates*-Kolonie zu erziehen, hatte nur ein einziger, über welchen Janet 1896⁹⁰⁾ berichtete, wahrscheinlich Erfolg. Er hatte bei einer starken *Tetramorium*-Kolonie in seinem Garten 20 junge (im Beobachtungsnest befruchtete) Weibchen von *Anergates* ausgesetzt. Im folgenden Jahre fand er 4 m von der (ausgewanderten) letztjährigen *Tetramorium*-Kolonie entfernt eine *Anergates-Tetramorium*-Kolonie mit einer physogastren Königin. Bei der Seltenheit der *Anergates*-Kolonien ist es mindestens wahrscheinlich, dass diese Kolonie durch die Aufnahme eines der obigen *Anergates*-Weibchen entstand. Bei einem anderen Versuche, welchen Janet 1897⁹¹⁾ mitteilte, hatte er in einem Beobachtungsneste eine Allianz bewirkt zwischen einer *Anergates-Tetramorium*-Kolonie, die ein physogastres Weibchen enthielt, und einer selbständigen *Tetramorium*-Kolonie, die ebenfalls eine Königin besaß. Nach einigen Tagen lag die *Anergates*-Königin tot im Neste; auch die jungen Weibchen und Männchen von *Anergates* verschwanden wieder; die *Tetramorium*-Königin dagegen blieb am Leben, und die Kolonie war wieder eine einfache *Tetramorium*-Kolonie geworden. Das Ergebnis dieser Allianz war also das umgekehrte von demjenigen, das ich bei einem Ver-

89) Unter allen Kolonien, die ich in Holland, Rheinland und Luxemburg fand, gelang es nur in einer Kolonie, eine *Anergates*-Königin zu finden. Auch Forel traf sie nur sehr selten, Adlerz nie, Janet selten.

90) Conférence sur les fourmis p. 27—28.

91) Rapports des animaux myrmécophiles avec les fourmis p. 57.

suche mit *Str. testaceus* erhalten hatte (oben S. 421), wo die Geschlechtstiere von *Tetramorium* verschwanden und nur jene von *Strongylognathus* übrig blieben. Dies spricht wohl dafür, dass die *Anergates-Tetramorium*-Kolonien keine Allianzkolonien sind, sondern Adoptionskolonien, und zwar solche, in denen ein *Anergates*-Weibchen nach dem Tode der *Tetramorium*-Königin adoptiert wurde.

Schon v. Hagens (1867) und Adlerz (1886) hatten die Vermutung ausgesprochen, dass die Adoption des *Anergates*-Weibchens nicht in einer ganzen *Tetramorium*-Kolonie erfolge, sondern in einem Zweige derselben, der sich dann von der *Tetramorium*-Königin trennt und mit der *Anergates*-Königin auswandert. Diese Hypothese hatte auch ich 1891 als eine der Möglichkeiten zur Gründung von *Anergates-Tetramorium*-Kolonien akzeptiert, aber nicht als die wahrscheinlichste; denn es ist bei dieser Annahme schwer begreiflich, weshalb die Hilfsameisen in diesen Kolonien niemals Arbeiterpuppen ihrer eigenen Art bei sich haben. Bei der Adoption eines *Anergates*-Weibchens in einer bereits weisellosen *Tetramorium*-Kolonie besteht dagegen diese Schwierigkeit nicht.

Zugunsten der v. Hagens'schen Spaltungshypothese spricht scheinbar eine *Anergates-Tetramorium*-Kolonie, die ich im September 1896 bei Linz a./Rh. fand. Sie bewohnte drei, je einen Meter voneinander entfernte Nester, die durch Gänge unter Steinen zusammenhingen. Aber auch hier fand sich in keinem der Nester eine *Tetramorium*-Königin oder Arbeiterpuppen dieser Art, sondern im ganzen nur einige hundert alte *Tetramorium*-Arbeiterinnen von bedeutender Körpergröße, 50 geflügelte Weibchen und ein Männchen von *Anergates* und zahlreiche Larven der letzteren Art. Es scheint also auch hier wahrscheinlicher, dass die *Tetramorium*-Königin bereits bei der Gründung der *Anergates*-Kolonie fehlte. Drei junge *Anergates*-Weibchen, eine Anzahl Larven und einige *Tetramorium*-Arbeiterinnen wurden aus dieser Kolonie genommen und in ein Beobachtungsnest zu einer größeren Anzahl fremder *Tetramorium*-Arbeiterinnen aus einer selbständigen Kolonie gesetzt. Die *Anergates*-Weibchen wurden ruhig geduldet, aber wenig beachtet und starben nach einigen Wochen. Die von den fremden *Tetramorium* adoptierten *Anergates*-Larven wuchsen vom September bis Ende Mai des folgenden Jahres kaum merklich; dann ging die Kolonie ein.

Über meine neueren Beobachtungen und Versuche in Luxemburg sei hier noch eine kurze Übersicht gegeben.

Eine starke *Anergates-Tetramorium*-Kolonie mit einer physogastrischen *Anergates*-Königin fand ich am 28. Mai 1904 bei Luxemburg-Stadt. Sie enthielt über 100 geflügelte Weibchen, mehrere Dutzend Männchen, über 1000 Puppen von *Anergates* (vorwiegend weibliche) und etwa 2000 alte *Tetramorium*-Arbeiterinnen, die jedoch

hier — entgegen meinen sonstigen Erfahrungen — nur von geringer Körpergröße waren. Die Königin mit ihrem erbsengroßen Hinterleib wurde beim Transport durch die *Tetramorium* mehr geschoben als gezogen, indem eine Menge Arbeiterinnen sich unter ihren Bauch drängten und ihr so voranhalfen (auch Forel hat dies schon beobachtet). Die Königin und der größte Teil der übrigen Nestinsassen wurde für ein Beobachtungsnest (a) mitgenommen. Paarungen von *Anergates* waren in demselben in den folgenden Wochen fortwährend zahlreich zu sehen (absolute Inzucht). Manchmal paarten sich die Männchen mit noch ganz frischentwickelten, unausgefärbten Weibchen. Die geflügelten Weibchen suchten nach der Paarung häufig das Nest zu verlassen. Arbeiterpuppen aus einer selbständigen *Tetramorium*-Kolonie, die ich der Kolonie am 14. Juni gab, wurden nicht aufgezogen, sondern sämtlich gefressen. Die Königin legte noch bis Ende Juni (wo ich sie herausnahm) eine Masse Eier, aus denen rasch Larven verschiedener Größenstadien heranwuchsen, die durch ihre rötliche Färbung und dichte, fast borstige Behaarung sich auszeichneten. Am 21. Juli war schon ein junges *Anergates*-Weibchen aus den Ende Mai gelegten Eiern entwickelt.

Mit den Weibchen und Männchen aus diesem Neste a wurde eine Reihe von Versuchen angestellt über ihre Aufnahme bei fremden *Tetramorium*. Vom 4.—10. Juni wurden nacheinander 12 junge, noch geflügelte aber bereits befruchtete *Anergates*-Weibchen und zwei Männchen in ein kleines Beobachtungsnest b mit fremden *Tetramorium* gesetzt, das einige hundert Arbeiterinnen und Arbeiterpuppen enthielt. Unter den hineingesetzten *Anergates* waren zwei Pärchen in Kopula, die auch im fremden Neste in Paarung blieben. Sämtliche Individuen wurden sehr leicht aufgenommen, nur die ersten Weibchen wurden vorübergehend an den Flügeln gezupft. Aber keines der befruchteten Weibchen wurde zur Königin auserlesen. Am 22. Juni waren sämtliche Weibchen und Männchen von *Anergates* wiederum aus dem Neste verschwunden.

Am 24. Juli 1907 fand ich bei Hohscheid im Ösling unter einem Steine eine kleine *Anergates-Tetramorium*-Kolonie, die etwa 100 geflügelte Weibchen, 6 Männchen, eine Anzahl Larven von *Anergates* und 150 Arbeiterinnen enthielt; eine physogastre Königin war nicht zu finden, trotz sorgfältigen Suchens. Ein Pärchen in Kopula wurde in ein kleines selbständiges *Tetramorium*-Nest (ohne Königin) in ein Beobachtungsglas gesetzt. Noch am folgenden Tage war das Pärchen fast fortwährend in Kopula. Am 26. saß das Weibchen, immer noch geflügelt, mitten unter den fremden *Tetramorium*. An diesem Tage wurden noch zwei Weibchen, ein Männchen und 20 Larven von *Anergates* hinzugesetzt. Sie wurden sofort aufgenommen, auch die Larven konstant gepflegt. Die Kolonie ging während des August ein.

Unter welchen Umständen die definitive Annahme eines jungen, befruchteten *Anergates*-Weibchens als Königin in einer fremden *Tetramorium*-Kolonie erfolgt, blieb also auch bei diesen Versuchen noch unaufgeklärt. Dass die Koloniegründung von *Anergates* durch Adoption eines *Anergates*-Weibchens in einer weiselosen alten *Tetramorium*-Kolonie, oder vielleicht auch in einem Zweige einer alten Kolonie vor sich geht, ist allerdings bisher die wahrscheinlichste Annahme. Auf die mutmaßlichen phylogenetischen Beziehungen, welche die *Anergates*-Kolonien mit denjenigen anderer parasitischer oder sklavenhaltender Arten verbinden, werde ich im sechsten Teil dieser Arbeit kurz eingehen.

6. Die Beziehungen zwischen dem sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen.

Inhalt: Zur historischen Entwicklung dieser Frage. Übersicht über die ontogenetischen Beziehungen zwischen parasitischer Koloniegründung, Sklaverei und extremem sozialen Parasitismus bei den Ameisen. Prüfung der phylogenetischen Beziehungen; hypothetischer Charakter derselben. Idealer und realer Entwicklungsgang. Nur für wenige Gruppen haben wir feste Anhaltspunkte für die realen Entwicklungsverhältnisse. Nähere Erörterung der phylogenetischen Beziehungen zwischen parasitischer Koloniegründung und Sklaverei bei *Formica* und *Polyergus*. Santschi's Erklärung der Sklaverei aus der Spaltungshypothese. Tabelle der mutmaßlichen phylogenetischen Entwicklung des Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen.

Ch. Darwin hatte in seiner „Entstehung der Arten“ (8. Kap.) die Hypothese aufgestellt, die Sklaverei bei *F. sanguinea* sei dadurch entstanden, dass der ursprüngliche zufällige Brauch, fremde Puppen als Nahrung zu sammeln, durch die natürliche Zuchtwahl verstärkt und endlich zu dem Zwecke, Sklaven zu erziehen, bleibend befestigt wurde. Diesen Erklärungsversuch Darwin's hatte ich schon 1891⁹²⁾ als unzureichend zurückgewiesen, während Wheeler ihn noch 1901 verteidigte⁹³⁾. Der neue und sehr fruchtbare Gedanke, den Ursprung der Sklaverei aus der parasitischen Gründungsweise der Kolonien durch deren Königinnen zu erklären, wurde von Wheeler und mir 1905 unabhängig von-

92) Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien. III. Abschn., 2. Kap.

93) Siehe meine Ausführungen hierüber „Ursprung und Entwicklung der Sklaverei“ Biol. Centrabl 1905, S. 118ff. Um so unbegreiflicher ist es, weshalb Wheeler in seiner neuesten Arbeit „Origin of slavery“ (1907), S. 554 meine Ansicht mit derjenigen Darwin's auf dieselbe Stufe stellt und S. 558 sogar behauptet, meine Erklärung des Sklavereinstinktes sei „a fine modern example of Molière's famous opium fallacy and of the resources of scholastic methods in zoology!“ Selbstverständlich werde ich trotzdem Wheeler's Arbeiten auch im folgenden nach ihrem wissenschaftlichen Inhalte vollkommen würdigen.

einander und fast gleichzeitig ausgesprochen⁹⁴). Ich formulierte damals diesen Gedanken dahin, dass die Sklaverei ontogenetisch und phylogenetisch aus einem anfänglichen temporären Parasitismus entstanden sei und dann durch ihre Entartung schließlich zu den tiefsten Formen des permanenten Parasitismus wieder hinabgeführt habe (1905, S. 280—284). Dass jedoch die Entwicklung der Sklaverei keinen einheitlichen Entwicklungsprozess darstelle, sondern in viele, voneinander unabhängige Prozesse sich auflöse, hob ich damals schon hervor und betonte es noch nachdrücklicher 1906⁹⁵). Dass ferner manche Formen des extremen sozialen Parasitismus vielleicht nicht durch Entartung der Sklaverei, sondern auf kürzerem Wege aus einem ehemaligen Gastverhältnisse entstanden sein können, wurde ebenfalls schon 1906 (S. 413) von mir hervorgehoben⁹⁶).

Schon seit Ende des Jahres 1905 wurde Wheeler⁹⁷) durch seine Versuche über die Koloniegründung von *Formica sanguinea-rubicunda* veranlasst, den früher von ihm angenommenen Zusammenhang zwischen temporären Parasitismus und Sklaverei wiederum aufzugeben und für letztere eine unabhängige Entstehung anzunehmen. 1906⁹⁸) hat er diese Ansicht ausführlicher entwickelt. Santschi⁹⁹), dem wir die interessanten Entdeckungen des Parasitismus von *Wheeleria* und *Bothriomyrmex* verdanken, äußerte sich (Moeurs parasitiques p. 383) dahin, dass von einem gemäßigten temporären Parasitismus ausgehend zwei Entwicklungsreihen anzunehmen seien, deren eine zur Sklaverei, die andere zum extremen sozialen Parasitismus führe. Wheeler¹⁰⁰) lässt neuerdings (1907, S. 558) ebenfalls von der obligatorischen Adoption der Königin durch Arbeiterinnen einer fremden Art einerseits den temporären sozialen Parasitismus, andererseits die Sklaverei sich abzweigen. Da die obligatorische Adoption einer fremden Königin durch Arbeiterinnen einer Hilfsameisenart offenbar bereits ein niederer

94) Wheeler, An interpretation of the slavemaking instincts in ants, Bull. Am. Mus. Nat. Hist. XXI, 14. Februar 1905; Wasmann, Ursprung u. Entw. d. Sklaverei, Biol. Centralbl. 4. Heft, 15. Febr. 1905, S. 124—125.

95) Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie, 3. Aufl., 10. Kap., 11. Abschnitt.

96) Viehmeyer hat dies in seiner Kritik meiner Ansicht im Biol. Centralbl. 1908, Nr. 1 (Koloniegründung S. 32) übersehen.

97) How the queens of the parasitic and slavemaking ants establish their colonies (Am. Mus. Journ. V, Nr. 4, Okt. 1905, S. 144—148).

98) On the founding of colonies by queen ants, with special reference to the parasitic and slavemaking species (Bull. Am. Mus. Nat. Hist. XXII, S. 33—105).

99) Forel, Moeurs des fourmis parasites des genres *Wheeleria* et *Bothriomyrmex* (Revue Suisse Zoologia. XIV fasc. 1, 1906, S. 51—69); Santschi, Moeurs parasitiques temporaires des fourmis du genre *Bothriomyrmex* (Ann. Soc. Ent. France LXXV, 1906, S. 363—392).

100) The origin of slavery among ants (Popular Science Monthly LXXI. Dez. 1907, S. 550—559).

Grad des sozialen Parasitismus ist, muss ich annehmen, dass er zur Annahme eines ursächlichen Zusammenhanges der Sklaverei mit einer primitiven Form des Brutparasitismus zurückgekehrt ist. Wenn er S. 554 sagt: „Wasmann and Santschi believe that slavery has arisen from temporary parasitism, but although I myself first advanced this opinion, I have been compelled to abandon it“ — so spricht er sich wohl nur gegen den Ursprung der Sklaverei aus einer bereits definitiv fixierten Form des temporären Parasitismus aus. S. 556 dagegen sagt er: „It is not improbable, that all three of these derivative types, namely temporary, permanent and dulotic parasitism, have developed independently out of the primitive adoptive type of colony formation, although the details of this development are still very obscure.“ Wie er sich diesen „primitiven adoptiven Typus der Koloniegründung“ denkt, geht aus einer Tabelle S. 558 hervor, wo er ihn als „obligatory adoption of queen by workers of another species“ bezeichnet. Die Adoption einer fremden Königin durch Arbeiterinnen einer anderen Art stellt aber nicht bloß in ihrer obligatorischen, sondern auch schon in ihrer fakultativen Form eine Anfangsstufe des sozialen Parasitismus dar und führt meines Erachtens notwendig durch das Durchgangsstadium von fakultativen temporär gemischten Kolonien, bevor sie zu den gesetzmäßigen Formen der temporär gemischten Kolonien einerseits und der dauernd gemischten sklavenhaltenden Kolonien andererseits führen kann. Diese meine Ansicht ist also von der gegenwärtigen Wheeler's mehr in der Ausdrucksweise als in der Sache verschieden. Dagegen glaubt Viehmeyer 1908¹⁰¹⁾ (S. 31 u. 32), dass die „jetzt nur noch von Wasmann vertretene Hypothese“ des genetischen Zusammenhanges zwischen Sklaverei und sozialem Parasitismus „zum wenigsten schwer erschüttert“ und selbst für die *Camponotini* „nicht mehr aufrecht zu halten“ sei.

Mir scheint dagegen, dass diese Hypothese vielmehr in einem neuen Stadium ihrer Entwicklung angelangt ist und nur eine neue, eben bereits angedeutete Form erhalten muss, in Übereinstimmung mit Santschi's und Wheeler's neueren Ausführungen. Bevor ich zur Formulierung derselben übergehe, soll hier ein kurzer Überblick gegeben werden zuerst über die ontogenetischen und dann über die mutmaßlichen phylogenetischen Verhältnisse auf diesem Gebiete.

A. Ontogenetische Verhältnisse.

Camponotini:

I. Selbständige Koloniegründung wie bei den meisten übrigen Ameisen.

101) Biol. Centralbl. XXVIII, 1. Heft, „Zur Koloniegründung der parasitischen Ameisen“.

- II. Abhängige Koloniegründung; die Königinnen können nur noch mit Hilfe von Arbeiterinnen ihre neuen Kolonien gründen:
1. Mit Hilfe von Arbeiterinnen der eigenen Rasse oder Art: *Formica rufa*, *pratensis*, *exsectoides* etc.; ferner größtenteils auch bei *F. sanguinea* (Zweigkoloniebildung).
 2. Mit Hilfe von Arbeiterinnen fremder Arten (parasitische Koloniegründung).
 - 2a. Fakultative Formen: bei *F. rufa*, *pratensis*, *exsectoides* etc. Sämtlich Adoptionskolonien, und zwar temporär gemischte.
 - 2b. Obligatorische Formen: Dieselben scheiden sich in:
 - b¹. Temporär (nur primär) gemischte¹⁰²) Adoptionskolonien: *F. truncicola*, wahrscheinlich auch *F. exsecta*; in Nordamerika *F. consocians* und eine Reihe von Wheeler beschriebener Arten mit kleinen Weibchen (*F. microgyna*, *impera*, *nepticula* etc.).
 - b². Dauernd (oder mindestens auch sekundär) gemischte Raubkolonien. Nach ihrer sekundären Mischung (durch Sklavenraub) sind zwei Formen zu unterscheiden:
 - a. Fakultative Formen: Vielleicht *F. Wasmanni*¹⁰³) und wahrscheinlich *F. sanguinea-aserva* in Nordamerika¹⁰⁴).
 - β. Obligatorische Formen: *F. sanguinea* in Europa, ihre Rasse *rubicunda* in Nordamerika (wahrscheinlich auch *subintegra*). Ferner sicher die europäischen und die amerikanischen Formen von *Polyergus*. Nach ihrer Gründungsweise durch die Königinnen lassen sich in b² folgende Formen unterscheiden:
 - a¹. Gründung durch Adoption: *Polyergus rufescens* in Europa (Forel [1874], Wasmann [1891], Viehmeyer [1908]). Wahrscheinlich auch *F. Wasmanni* in Nordamerika und einige *sanguinea*-Rassen Nordamerikas, die seltener Sklaven halten (*subintegra* und *aserva*); manchmal auch *F. sanguinea* in Europa.
 - β¹. Gründung durch Puppenraub: *F. sanguinea* in Europa (meist) und *rubicunda* in Nordamerika. Vielleicht bildet *Polyergus lucidus* in Nordamerika einen Übergang zwischen den Koloniegründungen a¹ und β¹ (Wheeler).

102) Über die Bedeutung der Ausdrücke „primär“ oder „sekundär“ gemischte Kolonien siehe 1905, S. 202. Vielleicht ist auch die von F. de Lannoy (Ann. Soc. Ent. Belg. LII, 1908, p. 48 ff.) beobachtete Symbiose von *Lasius fuliginosus* mit *L. mixtus* als (fakultative?) Adoptionskolonie zu deuten. Emery (ebenda p. 182) vermutet, dass *L. fuliginosus* seine Kolonien mit Hilfe von *L. mixtus* gründe, wie es *F. truncicola* mit Hilfe von *F. fusca* tut.

103) Siehe 1905, Ursprung der Sklaverei S. 277 ff.

104) Von *F. Pergandei* sehe ich ab, da ihre Stellung zu unsicher ist.

Dolichoderini:

Nur bei *Bothriomyrmex meridionalis* bisher sozialer Parasitismus beobachtet (Santschi!): temporär mit *Tapinoma nigerrimum* gemischte Kolonien. Gründung durch Adoption eines B-Weibchens in einem Teile einer T-Kolonie. Das B-Weibchen tötet dann das T-Weibchen.

Myrmicini:

Überall selbständige Koloniegründung mit Ausnahme weniger Gruppen:

Aphaenogaster tenesseeensis: Temporär gemischte Adoptionskolonien mit Arbeiterinnen von *A. fulva* (J. Schmitt, Wheeler, 1904).

Tomognathus sublaevis: Dauernd gemischte Raubkolonien, mit *Leptothorax* als Hilfsameisen. Gründungsweise durch Puppenraub von seiten der Weibchen (Adlerz, 1886; Viehmeyer, 1906).

Strongylognathus: Hier treffen wir zwei Gruppen an, die beide *Tetramorium caespitum* als Hilfsameisen haben:

a. Raubkolonien: bei *Strongylognathus Huberi* (Forel, 1874; Escherich, 1906)¹⁰⁵ und *Christophi-Rehbinderi* (Forel, 1904). Gründungsweise dieser Kolonien unbekannt.

b. Allianzkolonien: bei *Strongylognathus testaceus*; kann keine Sklaven rauben. Gründung der Kolonie durch Allianz eines befruchteten *Str.*-Weibchen mit einem *Tetramorium*-Weibchen (Wasmann, 1891)¹⁰⁶.

Myrmoxenus Gordiagini lebt nach Ruzsky¹⁰⁷) in der Steppe von Akmolinsk (asiat. Russland) mit den Arbeiterinnen von *Leptothorax serviculus* zusammen. Dieses Verhältnis soll denjenigen von *Strongylognathus* und *Tetramorium* gleichen.

Epoecus, *Sympheidole*, *Epipheidole* in Nordamerika. Diese drei Gattungen haben die Arbeiterform verloren und leben in Kolonien bestimmter anderer Myrmicinen (*Epoecus* bei *Dichothorax*, *Sympheidole* und *Epipheidole* bei *Pheidole*) in dauerndem Parasitismus (Pergande, Wheeler). Wahrscheinlich (nach Forel) lebt auch *Myrmica myrmicoxena* als arbeiterloser Parasit bei *Myrmica lobicornis* (Schweiz).

Wheeleria Santschii in Tunesien hat ebenfalls keine Arbeiterkaste und lebt als dauernder sozialer Parasit in den Kolonien von *Monomorium Salomonis* (Santschi!). Gründung der Kolonie durch Adoption eines *Wh.*-Weibchens in einer *M.*-Kolonie, deren Arbeiterinnen später selbst die eigene *M.*-Königin beseitigen.

105) Siehe hierüber Escherich, Die Ameise 1906, S. 152, Anm. 1 und Wasmann, Biologie, 3. Aufl., 1906, S. 408 (Hilfsameisen aus verschiedenen *Tetramorium*-Kolonien in einer *Str.*-Kolonie). Siehe auch oben im 5. Teile dieser Arbeit S. 422.

106) Forel und Wheeler fanden 1907 ebenfalls in einer Kolonie dieser Art eine *Tetramorium*-Königin (Wheeler 1907, Origin of slavery S. 556).

107) Neue Ameisen aus Russland, Zool. Jahrb. System., Bd. XVII, Heft 3, 1902, S. 476.

Anergates atratulus: Tiefste Stufe des sozialen Parasitismus. Die Männchen ungeflügelt und puppenähnlich, die befruchteten Weibchen erreichen eine kolossale Physogastrie: die Arbeiterform ist durch *Tetramorium caespitum* ersetzt. Nach ihrer Gründungsweise sind diese Kolonien sehr wahrscheinlich Adoptionskolonien (Wasmann, 1891 und 1902; Janet, 1896 und 1897).

*Atti*¹⁰⁸⁾:

Selbständige Koloniegründung der Weibchen (v. Ihering, E. Göldi, J. Huber!), die von Wheeler wegen der gleichzeitigen Anlage des Pilzgartens als „redundant type“ bezeichnet wird.

Dorylini:

Bei den riesigen flügellosen Weibchen von *Dorylus* (und *Anomma*) und *Eciton* ist die Koloniegründung wahrscheinlich von der Mithilfe der eigenen Arbeiterinnen abhängig (Zweigkoloniebildung). Nähere Beobachtungen darüber fehlen noch.

B. Phylogenetische Verhältnisse.

Vor allem sei nochmals hervorgehoben, dass von einer einheitlichen realen stammesgeschichtlichen Beziehung zwischen sozialem Parasitismus und Sklaverei keine Rede sein kann, weil die Formen, welche sich theoretisch zu einem einheitlichen idealen Gesamtbilde anordnen lassen, zum Teil ganz verschiedenen Unterfamilien, zum Teil weit verschiedenen Gattungen angehören, die durch keine reale Verwandtschaft sich unmittelbar verbinden lassen¹⁰⁹⁾. Die stammesgeschichtliche Entwicklung der Sklaverei und des sozialen Parasitismus löst sich demnach in eine Anzahl selbständiger Entwicklungsprozesse auf, die sich einander nur theoretisch ergänzen. Dagegen können wir innerhalb einiger Gruppen auch einen realen Entwicklungsgang mit größerer oder geringerer Wahrscheinlichkeit hypothetisch konstruieren; so z. B. zwischen den Anfangsstadien des Brutparasitismus und der Entwicklung der Sklaverei innerhalb der Gattung *Formica*; ferner zwischen der weiteren Entwicklung des Sklavereinstinktes bei *Formica* und *Polyergus*. Ebenso ist ein zum permanenten sozialen Parasitismus führender Degenerationsprozess der Sklaverei innerhalb der Gattung *Strongylognathus* anzunehmen. Dass die nördlichste Art dieser Gattung, *Str. testaceus*, ehemals auch wirklich Sklaven raubte, bevor sie zum sozialen Parasitismus überging, ist sehr wahrscheinlich; ja wir können sogar in dem Wechsel der klimatischen Verhältnisse die äußere Ursache dieser Umbildung

108) Eine Gruppe der *Myrmicini*, die von einigen jedoch als eigene Unterfamilie betrachtet wird.

109) Selbstverständlich folgt hieraus nichts gegen eine monophyletische Entwicklung des ganzen Formicidenstammes, die auf anderen Gesichtspunkten beruht.

finden, wie ich schon 1902 zeigte¹¹⁰⁾. Aber wie wir bei den *Camponotini* nur von der aufsteigenden Entwicklung des Sklavereinstinktes bis zu dem in *Polyergus* bereits überschrittenen Höhepunkte ein reales hypothetisches Gesamtbild entwerfen können, so fehlen uns bei den sklavenraubenden südlichen *Strongylognathus*-Arten die realen Anhaltspunkte für die Vorgeschichte des Sklavereinstinktes. Auch für die Fortsetzung der Degeneration dieses Instinktes von *Strongylognathus testaceus* abwärts fehlen uns zuverlässige Wegweiser. Dass die bei der genannten Art schon wenig zahlreiche Arbeiterform schließlich ganz aussterben und dass dadurch eine tiefere Stufe des permanenten sozialen Parasitismus erreicht werden konnte, wie wir sie bei der arbeiterlosen Gattung *Wheeleria* und auf dem allertiefsten Punkte bei *Anergates* treffen, ist wohl nicht zu leugnen. Aber ob die Vorfahren von *Anergates* ein dem *Strongylognathus testaceus* analoges Stadium ehemals durchgemacht haben, dafür bieten sich uns nur sehr schwache Anhaltspunkte in der Identität der Hilfsameisen beider Arten und in der noch weiter nach Norden reichenden Verbreitung von *Anergates* (1902, S. 30). Im übrigen ist es für die meisten arbeiterlosen Schmarotzerameisen wahrscheinlicher, dass sie nicht auf dem Umwege der Entartung eines ehemaligen Sklavereinstinktes, sondern auf dem kürzeren Wege der parasitischen Entartung eines ehemaligen Gastverhältnisses bis zum Verluste der eigenen Arbeiterkaste herabgesunken sind. Aber die Möglichkeit, dass selbst eine heute noch auf dem Höhepunkt der Sklaverei stehende Gattung wie *Polyergus* durch die steigende Abhängigkeit von ihren Hilfsameisen und die allmähliche Degeneration ihres Sklavereinstinktes schließlich bis zur tiefsten Stufe des permanenten sozialen Parasitismus herabsinken kann, wird uns durch die Verhältnisse bei den Myrmicinen jedenfalls nahegelegt.

Dass die Gattung *Tomognathus* eine Ausnahmestellung unter allen sklavenhaltenden Ameisen einnimmt, wurde schon öfters hervorgehoben. Der Ursprung ihrer Sklavenhalterei ist wohl sicher nicht auf temporär gemischte Kolonien zurückzuführen (Aufnahme eines *T.*-Weibchens durch *Leptothorax*-Arbeiterinnen), sondern sehr wahrscheinlich auf zusammengesetzte Nester von *Tomognathus* mit *Leptothorax*, in denen erstere als Diebsameisen neben letzteren lebten. Diese Hypothese stellte ich schon 1902¹¹¹⁾ auf, und Viehmeyer hat sie 1906¹¹²⁾ weiter ausgeführt. Von einer Allgemeingültigkeit des Satzes, dass alle Raubkolonien der Ameisen phylogenetisch aus Adoptionskolonien hervorgegangen sind, konnte daher schon bisher keine Rede sein.

110) Neues über die zusammengesetzten Nester etc. Sep. S. 29.

111) Neues über die zusammengesetzten Nester. Sep. S. 36.

112) Beiträge zur Ameisenfauna des Königreichs Sachsen, S. 67.

Wenden wir uns nun zu der phylogenetischen Beziehung zwischen Brutparasitismus und Sklaverei bei den *Camponotini*.

Bei *Formica* haben wir zwischen den verschiedenen Formen der Koloniegründung und auch zwischen den verschiedenen Formen von temporärem sozialem Parasitismus und Sklaverei so mannigfaltige Übergänge, dass die Verhältnisse für eine hypothetische Konstruktion des wahrscheinlichen phylogenetischen Entwicklungsganges recht günstig liegen. Ähnliches gilt auch für die Beziehungen zwischen der Sklaverei bei *Formica* und *Polyergus*. Als selbstverständlich setze ich auch hier voraus, dass wir weder *Polyergus* direkt von *F. sanguinea*, noch letztere von *rufa* oder *truncicola* oder einer anderen heutigen Art ableiten dürfen; es kann sich nur um analoge Stadien handeln, die in früheren Entwicklungsprozessen durchlaufen wurden.

Darin wird man wohl übereinstimmen, dass wir den Ausgangspunkt sowohl für die Entwicklung der gesetzmäßigen Adoptionskolonien als auch der gesetzmäßigen Raubkolonien in fakultativen Formen dieser Koloniebildungen zu suchen haben. Von welcher Beschaffenheit diese fakultativen Formen gewesen sein müssen, darüber geben uns *F. rufa* und *truncicola* einige Anhaltspunkte.

F. rufa zeigt uns, wie durch die Lebensverhältnisse einer *Formica*-Art die Fähigkeit zur selbständigen Koloniegründung der Königinnen verloren gehen konnte. Darüber habe ich mich schon früher eingehend genug ausgesprochen¹¹³⁾ und auch Wheeler und Viehmeier haben diese Auffassung akzeptiert. *F. rufa* zeigt uns ferner¹¹⁴⁾, wie bei der noch fakultativen parasitischen Koloniegründung die Königin durch Arbeiterinnen einer fremden Art adoptiert wird, während bei der Königin andererseits auch bereits Spuren der Neigung auftreten, die Puppen der Hilfsameisenart sich anzueignen und aus ihnen ihre ersten Gehilfinnen zu erziehen. Von einem derartigen Stadium ausgehend müssen wir uns wohl die allmähliche Differenzierung von Adoptionskolonien und Raubkolonien vorstellen. Die Entwicklung beider geht nach verschiedenen Richtungen: die der ersteren nach der parasitischen, die der letzteren nach der dulotischen Richtung. In den gesetzmäßigen Adoptionskolonien sehen wir bereits bei *F. truncicola* die Richtung zum „tutelaren Parasitismus“ eingeschlagen durch Abnahme der Körpergröße (namentlich der Kopfgröße) der Königin. Bei den nordamerikanischen *F. consocians* u. s. w. ist diese Richtung, welche dem temporären sozialen Parasitismus angehört und von der Entwicklungsmöglichkeit der Sklaverei immer weiter abführt, schon weiter fortgeschritten; die Königinnen werden immer

113) 1905, Ursprung der Sklaverei S. 287 u. 1906, Biologie, 3. Aufl., S. 425 ff.

114) Siehe oben im 4. Teil dieser Arbeit S. 369.

ungeeigneter, durch Puppenraub ihre Kolonien zu gründen. Es wäre daher nicht angängig, von dieser Entwicklungsrichtung die Entstehung der Sklaverei bei *Formica* abzuleiten.

F. truncicola steht jedoch, was die Größe der Königinnen angeht, noch sehr nahe der *F. rufa* und zeigt überdies eine auffallende Variabilität der Körpergröße derselben¹¹⁵⁾. Sie ist von dem hypothetischen Differenzierungspunkte zwischen Adoptionskolonien und Raubkolonien noch wenig entfernt, und die Größe und Zahl ihrer Arbeiterinnen würde dieselben auch zum Puppenraub gut befähigen; aber ihre Nahrungsweise ist nicht auf letzteren gerichtet, da sie mehr Blattlauszucht als Insektenjagd treibt. Die auch noch in den alten Kolonien andauernde Neigung der *truncicola*-Arbeiterinnen, die Puppen ihrer ehemaligen Hilfsameisenart (*F. fusca*) zu erziehen¹¹⁶⁾, gibt uns jedenfalls die beste Erklärung dafür, weshalb auch in den Raubkolonien von *F. sanguinea* die Puppen ihrer Hilfsameisenart vorzugsweise erzogen werden. Die sonst schwer zu beantwortende Frage, warum die geraubten *fusca*-Puppen bei *sanguinea* nicht einfach gefressen werden, findet hier ihre befriedigende Erklärung: auch bei einer nicht sklavenraubenden Art liegt dieselbe Erscheinung vor, weil sie ebenfalls ihre Kolonien mit Hilfe einer fremden Hilfsameisenart gründet¹¹⁷⁾. Dass die Befunde an *F. truncicola* auch neues Licht verbreiten über die Grundlagen der Sklaverei bei *F. sanguinea*, dürfte also wohl zuzugeben sein. Die Neigung zur Sklavenzucht beruht psychologisch darauf, dass die primären Hilfsameisen bereits bei der Erziehung der ersten Arbeitergenerationen der Kolonie beteiligt waren; so bleibt also nur noch die Neigung zum Sklavenraub zu erklären, und diese ist größtenteils schon in der karnivoren Ernährungsweise von *sanguinea* begründet¹¹⁸⁾.

Wenden wir uns nun zu der anderen Seite des Problems. Wenn eine *Formica*-Art, die bereits fakultativ ihre Kolonien mit Hilfe fremder Arbeiterinnen gründete, zu einer sklavenhaltenden Ameise werden sollte, so musste diese Entwicklung ausgehen vom Stadium einer Adoptionskolonie, nicht vom Stadium einer Raubkolonie, das erst später erreicht werden konnte. Die Königin musste ihre Kolonien anfangs dadurch gründen, dass sie bei fremden alten Arbeiterinnen der Hilfsameisenart sich aufnehmen ließ (wie es *F. rufa* tut). Zur Gründung ihrer Kolonien durch

115) Nähere Maße sind angegeben im III. Teil meiner Arbeit „Zur Kenntnis der Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg (Arch. trimestr. Inst. Grand-Duc. d. Luxembourg 1908).

116) Siehe hierüber den 3. Teil der vorliegenden Arbeit S. 326.

117) Siehe hierüber bereits Biol. Centralbl. 1905, S. 168 und 648.

118) Dass Raub fremder Puppen auch bei nicht sklavenhaltenden Ameisen in freier Natur vorkommt, habe ich bereits 1905 (Urspr. d. Sklaverei), S. 117 ff. erwähnt.

Puppenraub in den Hilfsameisennestern konnte sie erst allmählich übergehen, wenn der Sklavereinstinkt sich bei ihr sowohl wie bei den Arbeiterinnen weiter entwickelt hatte. Erst dann war meines Erachtens die praktische Möglichkeit gegeben, dass die Königin durch ihr Eindringen in eine schwache Sklavenkolonie, die durch Raubzüge der Arbeiterinnen schon eingeschüchtert war, die alten *fusca* vertreiben und der Puppen sich bemächtigen konnte. Die Bildung von Adoptionskolonien stellt also das primäre Stadium dar in der Entwicklung der Sklaverei, die Bildung von Raubkolonien ist erst eine sekundäre Folge der neuen Entwicklungsrichtung. Wir werden daher kaum fehlgehen in der Annahme, dass unsere europäische *F. sanguinea* und ihre subsp. *rubicunda* in Nordamerika ihre Kolonien ehemals noch nicht durch Puppenraub gründeten, sondern durch friedliche Adoption. Wahrscheinlich überwiegt diese ursprünglichere Form der Koloniegründung jetzt noch bei einigen nordamerikanischen *sanguinea*-Rassen, deren Sklavereinstinkt auf einer minder hohen Stufe steht und welche kleinere, schwächere Weibchen haben¹¹⁹).

Wir kommen also bezüglich der hypothetischen Phylogenie der Sklaverei bei *Formica* zu dem Ergebnis, dass die Bildung von Adoptionskolonien der Bildung von Raubkolonien voranging, dass somit die Sklaverei von einer Anfangsstufe des temporären sozialen Parasitismus abzuleiten ist, von welcher einerseits die gesetzmäßigen temporär gemischten Kolonien, andererseits die gesetzmäßigen Formen der sklavenhaltenden Kolonien sich abzweigten. Ob man jene Anfangsstufe als ein „*truncicola*-ähnliches Stadium“ bezeichnen will, wie ich es 1905 und 1906 tat, oder lieber als „ein *rufa*-ähnliches Stadium“, wie ich es oben (S. 377) auf Grund meiner Versuche mit *rufa*-Königinnen vorschlug, dürfte von nebensächlicher Bedeutung sein.

Wir kommen nun zu *Polyergus*. Innerhalb dieser Gattung hat die Entwicklung des Sklavereinstinktes der *Camponotini* ihren Höhepunkt erreicht. Wir werden den Beginn dieses Stadiums in phylogenetischer Beziehung an ein „*sanguinea*-ähnliches Stadium“ bei einer sklavenhaltenden *Formica*-Art der Tertiärzeit anschließen müssen. Durch die weitere Entwicklung des Sklavereinstinktes steigerte sich einerseits die Befähigung dieser „Amazonen“ zum gewaltsamen Puppenraub sowohl morphologisch (Säbelkiefer) wie psychologisch (Expeditionstaktik); andererseits aber wurde die Abhängigkeit der „Herren“ von ihren Sklaven eine absolute und

119) Wheeler selbst sagt auf Grund seiner Versuche mit *subintegra* (1906, Founding of colonies p. 84): „It is of course, quite possible, that these small females may be less pugnacious than those of pure *rubicunda* and rely on amicable adoption by the workers of incipient *subsericea*-colonies rather than on killing the workers and appropriating the young.“

leitete dadurch die Degeneration des Sklavereinstinktes ein, die zum permanenten sozialen Parasitismus hinabführt.

Den Beginn der Differenzierung zwischen *Polyergus* und *Formica* müssen wir in ein Stadium der Instinktentwicklung setzen, das an den Höhepunkt des *sanguinea*-Stadiums sich anschliesst. Daher werden wir vielleicht auch annehmen müssen, dass die *Polyergus*-Königinnen ursprünglich ihre Kolonien durch Puppenraub gründeten¹²⁰⁾. Aber gegenwärtig besteht eine so weite Kluft zwischen *Polyergus* und *Formica*, dass wir aus den Beobachtungstatsachen keine Aufklärung über jenes hypothetische Anfangsstadium mehr erwarten dürfen. *P. bicolor* Wasm.¹²¹⁾ aus Wisconsin hat zwar in der Färbung Ähnlichkeit mit *F. sanguinea*, besitzt aber verhältnismäßig sehr kleine Weibchen, die zum gewaltsamen Puppenraub weniger geeignet erscheinen als die großen Weibchen von *P. rufescens* und *lucidus*. Immerhin dürfte man am ehesten bei einer der nordamerikanischen *Polyergus*-Formen, deren Sklavereinstinkt nicht so hoch entwickelt ist wie bei der europäischen Form, Anklänge an ursprüngliche Verhältnisse erwarten. Die Weibchen von *P. lucidus* wurden bei Wheeler's Experimenten (1906, S. 86—89) von den fremden Hilfsameisen nicht adoptiert¹²²⁾, sondern misshandelt und getötet; zwei dieser Weibchen zeigten sich sehr kampf lustig und aggressiv, aber keines kümmerte sich um die fremden Puppen. Für unseren europäischen *Polyergus rufescens* kann es nach den Beobachtungen von Forel, mir und Viehmeyer wohl als sicher gelten, dass die Königinnen verhältnismäßig leicht bei fremden alten Hilfsameisen (sowohl bei *fusca* als bei *rufibarbis*)¹²³⁾ Aufnahme finden. — Dies deutet darauf hin, dass bei unserem *Polyergus* die Gründungsweise neuer Kolonien zum Adoptionsstadium zurückgekehrt ist, welches hier den Beginn eines permanenten sozialen Parasitismus einleitet, während es bei *Formica* umgekehrt die Vorstufe zur Entwicklung des Sklavereinstinktes bildete.

Hier muss noch ein von Santschi¹²⁴⁾ besonders betonter Gesichtspunkt zur Erklärung des Ursprungs der Sklaverei aus einem Anfangsstadium des sozialen Parasitismus berücksichtigt werden, nämlich die Spaltungshypothese.

Schon 1867 hatte v. Hagens¹²⁵⁾ die Vermutung geäußert, die

120) Für *Polyergus* ist die Raubhypothese zuerst aufgestellt worden durch Emery, 1904, Sur l'origine des fourmilères p. 459—461 (Compt-R. VI. Congr. Int. Zool.).

121) Neues über die zusammenges. Nester, 1901, Sep. S. 3—5.

122) Es handelte sich um unbefruchtete, künstlich entflügelte Weibchen. Vielleicht wäre die Adoption befruchteter Weibchen gelungen?

123) Über *rufibarbis* siehe die neuen Beobachtungen oben S. 381.

124) 1906, Moeurs parasitiques tempor. d. *Bothriomyrmex* p. 379 ff.

125) Über Ameisen mit gemischten Kolonien Berl. Ent. Ztschr. 1867, S. 108.

befruchteten Weibchen von *Anergates* ließen sich in einem Teile einer größeren *Tetramorium*-Kolonie nieder. Adlerz¹²⁶⁾ hat sodann 1886 diesen Gedanken dahin ausgeführt, dass die *Tetramorium*-Arbeiterinnen, welche die fremde Königin aufgenommen haben, mit ihr eine von der alten Kolonie getrennte Niederlassung gründen. Ich hatte 1891¹²⁷⁾ diese Hypothese erörtert und als eine der Möglichkeiten für die Gründung neuer *Anergates*-Kolonien erklärt, obwohl nicht als die hauptsächlichste. In ein neues Stadium ist die Spaltungshypothese 1906 getreten durch Santschi's Beobachtungen über die parasitische Koloniegründung von *Bothriomyrmex*. Er wies (p. 379) darauf hin, dass die Kolonien von *Tapinoma* mehrere Nester besitzen, die untereinander in Verbindung durch Arbeiterinnen stehen. Wenn in einem derselben ein *Bothriomyrmex*-Weibchen Aufnahme gefunden hat, können später die *Bothriomyrmex*-Arbeiterinnen mit ihren Hilfsameisen auch in andere Nester derselben Kolonie laufen, die dort befindlichen Arbeiterpuppen von *Tapinoma* mitnehmen und sie dann in ihrem Neste gemeinschaftlich mit ihren Hilfsameisen aufziehen.

Auf ähnlichem Wege glaubt Santschi auch den Ursprung der Sklaverei aus dem temporären Parasitismus erklären zu können. Die Sitte, Sklaven zu rauben, könne dadurch entstanden sein, dass eine Hilfsameisenkolonie nach der Aufnahme der fremden Königin in zwei Teile sich spaltete, die verschiedene Nester bewohnten, welche untereinander in Verbindung blieben. Anfangs waren es nur die Hilfsameisen des parasitischen Teiles der Kolonie, welche Arbeiterpuppen aus dem selbständigen Teile herüberholten. Später nahmen die Arbeiterinnen der parasitischen Art an dem Abholen der Puppen teil und pflegten sie gemeinschaftlich mit den Hilfsameisen. Schließlich wurde der Puppenraub ständig nur noch von Arbeiterinnen der parasitischen Art ausgeführt und endlich entwickelte sich auch bei der Königin derselben an Stelle der parasitischen Koloniegründung (durch Adoption) die dulotische (durch Puppenraub).

In dieser geistreichen Hypothese Santschi's wird somit der Ursprung der Sklaverei bei der parasitischen Art auf das Benehmen ihrer Hilfsameisen als auf seine erste äußere Veranlassung zurückgeführt. In ihrer weiteren Ausgestaltung bietet sie ein einheitliches ideales Gesamtbild der Entwicklung der Sklaverei, welches wohl auch auf manche reale Verhältnisse, z. B. in der Entwicklung der Sklaverei bei *Formica*, teilweise zutreffen mag. Jedenfalls setzt auch diese Hypothese als Ausgangspunkt bereits ein Anfangsstadium des sozialen Parasitismus voraus (Aufnahme

126) Myrmekologiska studier II, p. 234.

127) Die zusammenges. Nester etc. S. 139 ff. Siehe auch oben im 5. Teil dieser Arbeit S. 425.

der fremden Königin in einem Teile einer Hilfsameisenkolonie). Als Hilfhypothese wird sie neben den oben erwähnten Momenten ohne Zweifel erfolgreiche Anwendung finden können¹²⁸⁾.

* * *

Zusammenfassung der Ergebnisse über den phylogenetischen Zusammenhang der Sklaverei mit dem sozialen Parasitismus:

Die Anfangsstadien der Sklaverei in der Gattung *Formica* sind wahrscheinlich in fakultativen Adoptionskolonien zu suchen, also in einem Anfangsstadium des sozialen Parasitismus; von dort zweigten sich die gesetzmäßigen Formen des temporären sozialen Parasitismus einerseits und die fakultativen und gesetzmäßigen Formen der Sklaverei andererseits ab. Letztere kann von ihrem Höhepunkt, den sie in *Polyergus* bereits überschritten hat, zum dauernden sozialen Parasitismus hinabführen (nach der Analogie mit *Strongylognathus*). Für die Sklaverei bei *Tomognathus* ist jedoch die Entwicklung aus ursprünglich zusammengesetzten Nestern anzunehmen, nicht aus ursprünglichen Adoptionskolonien. Ferner ist zu berücksichtigen, dass der permanente soziale Parasitismus bis zu seiner tiefsten Stufe (Verlust der eigenen Arbeiterkaste und Degenerationserscheinungen bei den geflügelten Geschlechtern) nicht bloß durch Entartung eines ehemaligen Sklavereieinstinktes, sondern vielfach auch auf direkterem Wege, teils aus dem temporären sozialen Parasitismus, teils durch parasitische Entartung eines ehemaligen Gastverhältnisses entstanden sein kann.

In Form einer Tabelle finden sich diese Ergebnisse anbei übersichtlich zusammengestellt. In 4 und 4¹ habe ich die Gegensätze als Adoptionskolonien und sklavenhaltende Kolonien (Raubkolonien) bezeichnet, nicht als tutelären und pupillären Parasitismus (Santschi und Wheeler), weil die Gründung von Raubkolonien auf beiderlei Weise erfolgen kann, durch Adoption oder durch

128) Sie erklärt beispielsweise am leichtesten das Fehlen der Königin der Hilfsameisenart in den parasitischen und sklavenhaltenden Kolonien auch für jene Fälle, wo eine gewaltsame Beseitigung dieser Königin, sei es durch die eigenen Hilfsameisen (*Monomorium*-Königin bei *Wheeleria*), sei es durch die fremde Königin (*Tapinoma*-Königin bei *Bothriomyrma*) nicht anzunehmen ist. Allgemeine Gültigkeit dürfte die Spaltungshypothese jedoch nicht haben, und eine solche wollte auch Santschi ihr nicht zuschreiben; das Fehlen von Arbeiterpuppen in vielen temporär und permanent gemischten Kolonien spricht gegen dieselbe und macht für diese Fälle die Aufnahme der parasitischen Königin in einer weisellosen alten Kolonie wahrscheinlicher.

I. Einfache Ameisenkolonien mit selbständiger Koloniegründung.

1. Die Koloniegründung wird abhängig von der Mithilfe von Arbeiterinnen. Die Königin verliert die Fähigkeit, allein ihre Kolonie zu gründen.
 - ↓
2. Die Koloniegründung wird noch mit Hilfe von Arbeiterinnen der eigenen Art besorgt.
 - ↓
3. Die Koloniegründung erfolgt immer häufiger durch Adoption der Königin bei Arbeiterinnen einer fremden Art (Beginn der temporär gemischten Adoptionskolonien, fakultativer sozialer Parasitismus).
 - ↓
4. Obligatorische Formen der temporär gemischten Adoptionskolonien.
 - ↓
- 4¹. Fakultative und obligatorische Formen der sklavenshaltenden Kolonien (Raubkolonien). Koloniegründung anfängs durch Adoption, dann durch Puppenraub, dann wieder durch Adoption (*Polyergus*).
 - ↓
5. Permanenter sozialer Parasitismus; Verlust der eigenen Arbeiterkaste.
 - ↓

5¹. Permanenter sozialer Parasitismus; schließlich Verlust der eigenen Arbeiterkaste. Koloniegründung durch Allianz der Königinnen (*Strongylo-* oder durch Adoption (*Anergates*)).

II. Zusammengesetzte Nester, mit selbständiger Koloniegründung der Komponenten.

- a. Gastverhältnis.
 - ↓
- b. Gemischte Kolonien von Gastameisen mit ihren Wirten (*Lept. Emersoni*).
 - ↓
- c. Permanenter sozialer Parasitismus; Verlust der Arbeiterkaste bei der Gastameise.
 - ↓
- a¹. Diebsverhältnis.
 - ↓
- b¹. Gemischte Kolonien von Raubameisen mit ihren früheren Nachbarn (Sklaverei von *Tromognathus*). Koloniegründung durch Puppenraub der Königinnen.
 - ↓
- c¹. Permanenter sozialer Parasitismus.

Puppenraub der Königin. Die Spaltungshypothese Santschi's dürfte in manchen Fällen von 4 und 4¹ ihre hauptsächlichste Anwendung finden. Ob *Anergates* wirklich als Endstufe von 5¹ zu betrachten ist, oder von 5 oder c, kann einstweilen nicht sicher entschieden werden. — Der Charakter dieser Tabelle ist in bezug auf den phylogenetischen Zusammenhang der wirklich existierenden Formen des sozialen Parasitismus und der Sklaverei überhaupt selbstverständlich ein durchweg hypothetischer. Aber ich halte diese hypothetische Konstruktion dennoch für nützlich zu dem doppelten Zwecke, erstens, um heuristisch anzuregen zur weiteren Erforschung der tatsächlichen Verhältnisse auf diesem Gebiete, und zweitens, damit wir allmählich zu einem immer besseren Verständnis des wahrscheinlichen genetischen Zusammenhangs jener Verhältnisse fortschreiten. Wenn wir auch zu diesem Endziele der phylogenetischen Forschung niemals ganz gelangen können, zumal die Paläontologie uns über die biologischen Verhältnisse der Vergangenheit nur schwache Aufklärung zu bieten vermag, so ist doch jeder noch so kleine Fortschritt unserer Erkenntnis auch auf diesem Gebiete freudig zu begrüßen. Die neueren Arbeiten von Forel-Santschi, Wheeler und Viehmeyer haben ohne Zweifel viel dazu beigetragen, um unsere Anschauungen über das Verhältnis des Brutparasitismus zur Sklaverei bei den Ameisen zu klären; sie haben namentlich manchen bisher dunklen Punkt in der Koloniegründung der parasitischen und sklavenhaltenden Ameisen beleuchtet; ich erkenne dies gerne an und habe mich in vorliegender Arbeit bestrebt, unsere anscheinenden Meinungsverschiedenheiten auf sachlicher Grundlage zu vereinigen.

Über die Knospenbildung bei *Acineta gelatinosa* Buck.

Von B. Swarczewsky.

Im Dezember 1907 gelangte in meine Hände ein ziemlich reiches Material einer *Acineta*-Spezies, die anscheinend zu der im Jahre 1884 von Buck festgestellten Form *Acineta gelatinosa* zu rechnen ist.

Bei der Untersuchung dieser Tiere stellte es sich heraus, dass viele Individuen sich gerade in der Knospungsperiode befanden. Mir ist es gelungen, diesen Prozess zu verfolgen, und die Resultate meiner Beobachtungen will ich im folgenden kurz darlegen.

Als Vorbereitungsstufe zur Knospenbildung ist der folgende Prozess im Kern aufzufassen. Der Kern hat im Ruhezustand eine mehr oder minder sphärische Form. Die chromatische Substanz ist in ihm in Form verschieden großer Körner aufgespeichert, die dem achromatischen Netz aufliegen.

Zur Zeit der Knospenbildung zieht sich der Kern spindelförmig aus, seine Chromatinsubstanz ordnet sich in ziemlich dicke Fäden an, die mehr oder minder parallel der Längsachse im Kern liegen (Fig. 1).

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): Wasmann Erich P.S.J.

Artikel/Article: [Weitere Beiträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen. 416-441](#)