

gunsten der Parthenogenese wirken. Tiere, welche dieser Periode angehören, sind zur sexuellen Fortpflanzung unabänderlich bestimmt und gleichzeitig sehr abgeschwächt; das, was unsere Einwirkung in diesem Fall leisten kann, ist das Ende der erschöpften Kolonie zu beschleunigen.

München, den 27. Januar 1910.

## Zur Biologie der Gattung *Mindarus* Koch.

Von Prof. Dr. O. Nüsslin (Karlsruhe).

(Schluss).

Das Vorkommen von Generationszwischenformen bei der Gattung *Mindarus* darf uns nicht erstaunen, da bei dieser Gattung, und zwar bei beiden Arten, die parthenogenetischen Generationen in bezug auf die Art ihrer Nachkommenschaft keineswegs streng fixiert sind. Obgleich die beiden Arten normal in dem Sinne trigenetisch und trimorph sind, dass im einzigen heterogenetischen Zyklus des Jahres (von April zu April) die drei Generationen Fundatrix, Sexuparafliege und Sexuales aufeinanderfolgen, kommt es doch gar nicht selten vor, dass sowohl die Fundatrix neben Sexuparen direkt Sexuales, als auch die Sexuparafliegen neben Sexuales auch parthenogenetische Weibchen erzeugen und zwar in der Weise, dass einzelne Fundatrices und Sexuparae ausschließlich nur Sexuales oder parthenogenetische Weibchen, oder aber beide gemischte zu erzeugen vermögen. Zuchtversuche einzeln eingezwingerter Weibchen sowohl, als insbesondere Schnitte durch konserviertes Material, oder Öffnung des letzteren haben dieses Ergebnis zu einem völlig gesicherten gemacht<sup>15)</sup>.

Durch diese Anomalien in bezug auf die Fortpflanzungsprodukte der einzelnen Generationen kann selbstverständlich der Heterogoniezklus Modifikationen im Sinne einer Kürzung oder Verlängerung, Verminderung oder Vermehrung der Generationen erfahren. Andererseits aber erklärt sich aus diesen Vorkommnissen, dass die parthenogenetischen Generationen auch in ihren morphologischen Charakteren nicht so scharf fixiert sind und dass Übergänge zwischen den beiden parthenogenetischen Generationen leichter auftreten als in anderen Gruppen der Pflanzenläuse mit streng gesondertem Fortpflanzungscharakter.

Das Vorkommen von Generationszwischenformen, welche bald mehr der Fundatrix, bald mehr der Geflügelten ähneln, ist dadurch unserem Verständnis viel näher gerückt.

<sup>15)</sup> Vgl. Nüsslin, Über eine Weißtannentriclaus (*M. abietinus* Koch). Allgem. Forst- u. Jagdzeitg. 1899, S. 210, 211, und „Zur Biologie der Gattung *Chermes*“, Biol. Centralbl. Bd. XXVIII, 1908, S. 337.

Aus der obigen Differentialdiagnose der beiden Arten *abietinus* und *obliquus* hatte sich ergeben, dass bei *obliquus* der Unterschied zwischen der Fundatrix und der Nymphe an sich, insbesondere in bezug auf die Anordnung der Wachsdrüsen geringer erscheint als bei *abietinus*. Daraus wird es a priori erklärlich, dass bei *obliquus* die „Zwischenformen“ leichter entstehen können als bei *abietinus*, bei welcher Art dieselben seltene Ausnahmen darstellen.

Aller Wahrscheinlichkeit nach spaltet sich bei *M. obliquus* der normal trigenetische Zyklus von der 2. Generation an normal in zwei Parallelgenerationen, die einerseits zur Geflügelten, andererseits zu einer 2. Ungeflügelten, nämlich zur „Zwischenform“ führen. Beiden Formen der 2. Generation sind aber normal nach ihrem Fortpflanzungscharakter Sexuparae. Während aber bei *M. abietinus* die Geflügelten die Geburtspflanze verlassen und an andere Tannen überfliegen, wo sie sich der Beobachtung, da sie keine Wachswolle abscheiden, leicht entziehen, bleiben bei *M. obliquus* die ungeflügelten Sexuparen leichter sichtbar, da sie während der Geburt der Sexuales massenhaft Wolle ausscheiden.

Außerdem scheint die aktive Lebensperiode bei *obliquus* etwas länger zu währen, da die „Zwischenformen“ auch an den schon härter gewordenen Nadeln der Maitriebe von *Picea alba* zu saugen vermögen und dieselben in bläuliche Wolle einhüllen, während *abietinus* als Fundatrix und Nymphe nur an zarten Maitrieben lebt (s. o.).

### 5. Der Verlust der Wachsdrüsen beim Übergang von der Nymphe zur Imago.

Wie oben hervorgehoben wurde, ist es gerade die geflügelte Generation, welche bei *Mindarus* bis zum 4. Stadium der Nymphe einen besonderen Reichtum an Wachsdrüsen, und korrespondierend hiermit eine besonders üppige Entwicklung von Wachswolle zeigt. Während nun bei den Pemphiginen und bei *Phyllaphis* (Lachnide) die Wachsdrüsen in das 5. Stadium der Imago übernommen werden und die Fliegen ebenso Wachswolle ausscheiden wie die Nymphen, vollzieht sich bei *Mindarus* vor der letzten Häutung eine Rückbildung sämtlicher Wachsdrüsen, so dass die Fliege völlig nackt und glatt, auch gänzlich unbereift, erscheint.

Fig. 7 stellt einen Querschnitt durch die Nymphe von *M. abietinus* im 3. Stadium in der Gegend des 6. Hinterleibssegments dar, an welchem sich die dorsalen Spinal- und Pleuraldrüsen zu den gewöhnlichen Marginaldrüsen gesellen, welcher also die drüsenreichste Gegend des Körpers darstellt. Die Wachsdrüsen stoßen hier in der Quere nahezu aneinander. Fig. 7 gibt auch einen Begriff von dem erheblichen Zellen-, bezw. Nährstoffmaterial, welches durch die Rückbildung der Wachsdrüsen frei gemacht werden kann.

Fig. 8 zeigt nun die Gegend einer Wachsdrüse auf dem Längsschnitt durch eine Nymphe, welche sich gerade in dem Stadium der Rückbildung der Wachsdrüsen befindet.

Man sieht zu äußerst, halb von der Fläche, die gefelderte Chitindecke einer Drüse. Unter dieser Decke liegen nicht die großen Drüsenzellen wie in Fig. 7, sondern längliche flache Kerne einer sich neu schließenden Hypodermis, und in der Tiefe Kerne und Zerfallprodukte der ehemaligen Drüsenzellen. Die dunklen Punkte, teils in den Kernen, teils frei, sind Kernbestandteile, welche sich mit Methylenblau intensiv gefärbt hatten. Die Häufchen von Zerfallprodukten, welche



Fig. 7. *Mindarus abietinus*, Nymphe im 3. Stadium, Querschnitt durch das 6. Abdominalsegment. 140 : 1.

Man sieht die kleinen Spinaldrüsen sowie die gleichgroßen Pleural- und Marginaldrüsen. Auf der Ventralseite erkennt man median den Querschnitt des Enddarms sowie die Querschnitte der engen paarigen primären Eileiter. Das Lumen des Segmentes zeigt Gruppen der maschenartig gebauten Bindegewebszellen mit verästelt Kern, außerdem 2 größere und mehrere kleinere Zellen mit abgerundetem Kern. Dorsal lässt sich zwischen den Spinaldrüsen das Rückengefäß erkennen.



Fig. 8. *Mindarus abietinus*, Nymphe im vorgerückten 4. Stadium, medianer Längsschnitt, Randpartie der 6. Pleuraldrüse. Zu äußerst ein Stück der gefelderten Chitinkutikula dieser Drüse, darunter längliche Kerne der sich neu konstituierenden Hypodermis. Anstoßend eine Gruppe von Zerfallprodukten der Drüsenzellen, 5 große maschige Bindegewebszellen mit zackigem Kern und 4 kleine Zellen mit homogenem Plasma und rundlichem Kern. 140 : 1.

sich unter jeder der chitinigen Drüsenplatten finden, sind umgeben von großen Bindegewebszellen (Fettkörperzellen), welche einen zackigen Kern besitzen, dessen Zacken sich in das Maschengewebe der Zelle fortsetzen. Ein Vergleich dieser Zellform zwischen Fig. 7 und Fig. 8 zeigt die viel lockeren und größeren Maschen in Fig. 8, welche zugleich äußerst zart und durchsichtig erscheinen. Besonders hervorzuheben wäre, dass sowohl in den Zellkernen als auch in den Fäden des protoplasmatischen Netzes dieser Bindegewebszellen gleichfalls von Methylenblau gefärbte Partikel gelegen sind, während die Kerne selbst am Präparat durch Karmin gefärbt erschienen. Außer den maschigen Bindegewebszellen mit zackigem Kern finden

sich noch größere und kleinere Zellen mit abgerundetem Kern, die ersteren öfters mit Fortsätzen (Fig. 7).

In späteren Stadien der Nymphen sowie bei den Geflügelten sind die Zerfallprodukte der Wachsdrüsenzellen völlig verschwunden, auch die maschigen Bindegewebszellen und jene anderen Zellen lassen sich nur noch in äußerst verminderter Zahl zwischen den vergrößerten Embryonen entdecken. Es darf wohl als gesicherte Tatsache angesehen werden, dass die Zerfallprodukte der Drüsenzellen, geradeso wie vorher die Zellen des „Pseudovitellus“ zum Wachstum der Embryonen verwendet wurden.

## 6. Die Vereinfachung des Darmtrakts bei dem Männchen der Gattung *Mindarus*.

Gegenüber den Pemphiginen (i. S. Mordwilko's), zu welchen *Mindarus* bisher gestellt wurde, unterscheidet sich die Geschlechts-generation dieser Gattung durch den Besitz von Mundwerkzeugen und Darm, wodurch sich *Mindarus* den höheren Aphiden nähert.

Bei dem amphigonen Weibchen von *Mindarus* lässt sich der Darmtrakt im Bau nicht von demjenigen der übrigen parthenogenetischen Weibchen unterscheiden. Er zeigt (Fig. 9) die enge Speiseröhre, welche, nach dem Durchtritt durch den Schlundring in fast rechtem Winkel umbiegend, gerade zum Magen verläuft, in dessen Lumen sich eine kurze Strecke einstülpend. Der Magen geht deutlich abgegrenzt in den übrigen Mitteldarm über, der 5—6mal geknickt bald nach vorn bald nach hinten verläuft. Der Enddarm ist im Fall der Fig. 9 stark erweitert.

Von diesem mit den Befunden bei allen weiblichen *Mindarus*-Generationen übereinstimmenden Verlauf des Darmtraktes weicht das Männchen sehr wesentlich ab, indem (Fig. 10) die Speiseröhre allmählich in den Mitteldarm übergeht, eine Magendifferenzierung ganz fehlt und der Mitteldarm gerade nach hinten verläuft. Diese Bildung erinnert an die gerade verlaufende Darmanlage bei Pemphiginen (Fig. 12), unterscheidet sich jedoch von den letzteren durch das der ganzen Länge nach vorhandene Lumen und die Funktionstüchtigkeit, während bei Pemphiginen (*Nidificus-poschingeri*) der Darm nur embryonal und in der Hauptsache nur als solider Zellstrang auftritt.

Nach dem Verhalten des Darmtrakts beim *Mindarus*-Männchen ist die Tendenz zur Vereinfachung der Organisation der Sexuales-Generation deutlich erkennbar. Dass sie nur beim Männchen in Erscheinung getreten ist, lässt sich aus der sexuellen Frühreife des Männchens leicht verstehen. Fig. 10 zeigt, dass der Hoden schon im Embryo geformte Spermatozoen besitzt, dass also die Spermato-genese von der selbständigen Nahrungsaufnahme des Männchens

nahezu unabhängig ist. Auch ist schon bei den männlichen Embryonen die Nahrungsmasse, welche von den maschigen Bindegewebszellen

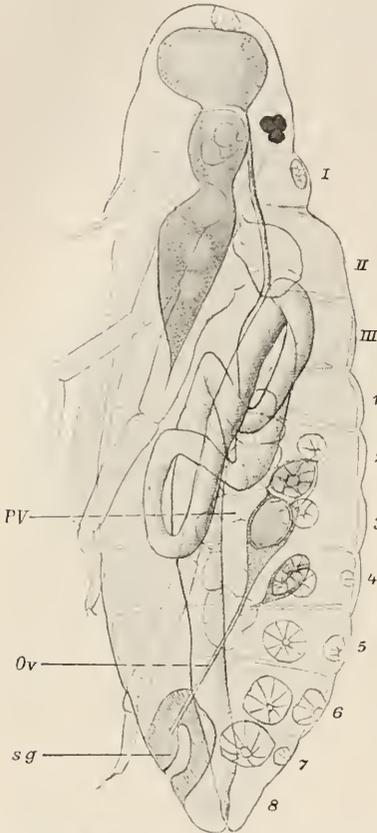


Fig. 9. *Mindarus obliquus*, ein Weibchen nach eben vollzogener 1. Häutung. Der mit enger Speiseröhre und mit deutlicher Magensonderung versehene, in mehreren Schlingen aufgerollte Darmtrakt deutlich erkennbar. Von den Genitalien ist der linke primäre Ovidukt (*Or*), der zu 2 Eiröhren führt, der Pseudovitellus (*Pr*) und die mediane sekundäre Genitaleinstülpung zwischen 7. und 8. Segment sichtbar. Marginaldrüsen am Prothorax und 2. bis 7. Abdominalsegment, Pleuraldrüsen am 4. bis 7. Segment. Speicheldrüsen im Mesothorax. 140:1.

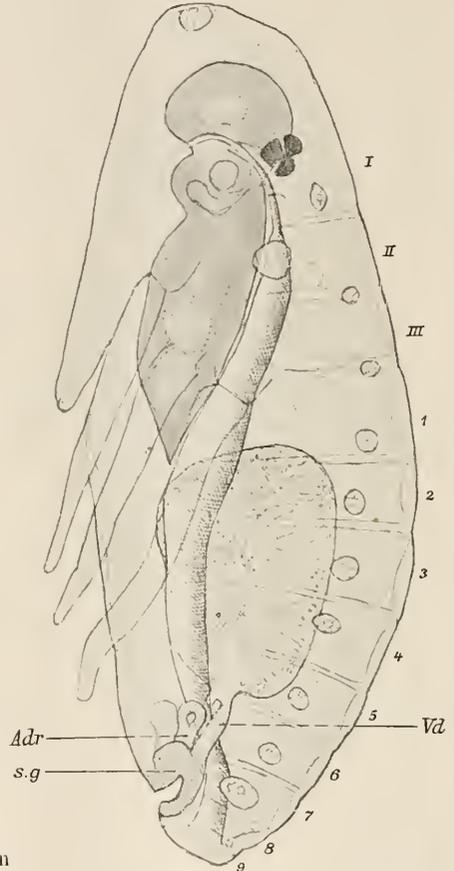


Fig. 10. *Mindarus abietinus*, männlicher Embryo aus einer Sexuparen entnommen. Der Darmtrakt verläuft fast gerade, die Magendifferenzierung fehlt. Im mächtigen noch unpaaren Hoden schon die Spermatozoen differenziert, teilweise paarige Samenleiter (*Vd*), paarige Anhangsdrüsen (*Adr*) und sekundäre Genitaleinstülpung sichtbar. Speicheldrüsen im Mesothorax (*II*). Marginaldrüsen vom Prothorax fortlaufend bis zum 7. Abdominalsegment. Scheiteldrüse. 120:1.

geliefert wird, frühzeitig zur Reifung des Hodens fast ganz aufgebraucht worden, weshalb die männlichen Embryonen frühzeitig durchsichtig erscheinen, während die weiblichen Embryonen zur

gleichen Zeit noch von trüben nahrungsreichen maschigen Bindegewebs- und von Pseudovitelluszellen gefüllt sind und daher dunkel und wenig durchsichtig erscheinen.

Das Männchen von *Mindarus* häutet sich und wächst rasch. Von seinen Genitalorganen haben nur die Anhangs-(Schleim-)drüsen eine bedeutendere Zunahme zu erfahren. Die Wachsdrüsen gehen beim Übergang ins letzte Stadium ebenfalls wie bei den Geflügelten verloren. Der Nahrungsbedarf durch selbständige Nahrungsaufnahme ist daher ein kleiner, der Darmtrakt konnte sich vereinfachen und hierdurch selbst Stoffe für das Wachstum der Genitalien opfern.

Das Weibchen von *Mindarus* hat mehrere große Eier zu entwickeln, außerdem gewaltige Kittdrüsen, eine wohlgebildete Samentasche und die für *Mindarus* charakteristischen ventralen Wachsdrüsen zu bilden. Es hat ein relativ langes Leben und ein erhebliches Wachstum. Es musste daher seinen Darmtrakt voll ausbilden, da es höchst unreif geboren wird.

In diesen Beziehungen steht das *Mindarus*-Weibchen den Pemphiginen fern und schließt sich den Lachninen und Aphidinen an. Wie langsam die Reife des Weibchens von *Mindarus* verläuft, zeigt das Weibchen der Fig. 9, welches bereits eine Häutung vollzogen hat und bei welchen nur die eine der linksseitigen Eiröhren ein differenziertes Ei, die andere noch indifferente Zellen im Endfach enthält.

## 7. Der Bau der Genitalorgane bei der Gattung *Mindarus*.

Zur Beurteilung der systematischen Stellung der Gattung *Mindarus* sei zunächst noch auf den eigenartigen Bau der männlichen Genitalorgane aufmerksam gemacht, insbesondere auf die proximale und distale Vereinigung der paarigen Samenleiter, während der Hoden sich später, wenn auch unvollständig teilt. Im Gegensatz hierzu steht die vollständige Trennung der paarigen Samenleiter bei Pemphiginen, für welche uns *Prociophilus nidificus-poschingeri* als Beispiel dienen soll (Fig. 12).

Die Samenleiter von *Mindarus* sind gegen den Hoden und gegen das Atrium zu vereinigt, divergieren jedoch im mittleren Verlauf, eine breite Spalte bildend, durch welche der Enddarm hindurchzieht. Bei *Prociophilus* verlaufen die Samenleiter im ganzen Verlauf paarig, rechts und links von dem zum Zellstrang gewordenen rudimentären Enddarm gelegen (Fig. 12).

Wenn schon hierin ein wesentlicher anatomischer Unterschied liegt, so erscheinen die Differenzen in bezug auf die Bildung der Schleimdrüsen noch bedeutender! Bei *Mindarus* sind die Schleimdrüsen abgesonderte Bildungen und zwar schon in der embryonalen Anlage (Fig. 10, *Abt.*). Im reifen Zustand werden sie zu nahezu kugligen Gebilden, die auf dicken Stielen (Ausführgängen) dem

Atrium aufsitzen (Fig. 11). Bei *Prociphilus* sind die Schleimdrüsen nur Erweiterungen der Samenleiter selbst (Fig. 12).

Als weiteren Unterschied in bezug auf die männlichen Genitalien sei hier noch kurz erwähnt, dass bei *Mindarus* eigentliche Penisbildungen fehlen, das männliche Atrium wird röhrenartig aus-

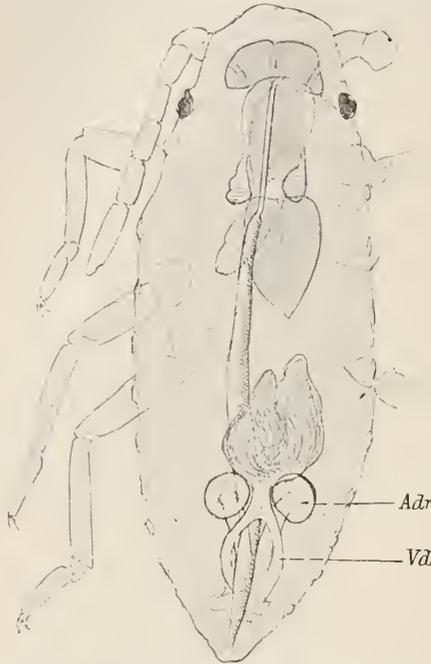


Fig. 11. *Mindarus abietinus*, Männchen im 3. Stadium, vor der letzten Häutung stehend, vom Rücken gesehen. Im Hoden liegen reife aufgerollte Spermatozoen. Der Hoden setzt sich in einen zunächst unpaaren Samenleiter fort, der sich bald gabelt (*vd*), den Enddarm durchlassend, und dann wieder vereinigt. Die jetzt vollentwickelten Anhangsdrüsen (*Adr*) am inneren Ende kugelig erweitert münden mit breiten paarigen Ausführgängen ventralwärts getrennt im männlichen Atrium. Darm, Speicheldrüsen und die in Rückbildung begriffenen Wachsdrüsen sichtbar. 130 : 1.

gestülpt, bei *Prociphilus* sind dagegen chitinisierte spangenartige Penisgebilde vorhanden, auch scheint hier eine Art Präputialsack vorzukommen, welcher taschenartig ausgestülpt werden kann.

Wie die männlichen Genitalorgane von *Mindarus* einen wesentlich anderen Bauplan zeigen als die gleichnamigen Organe bei Pemphiginen, so auch die weiblichen.

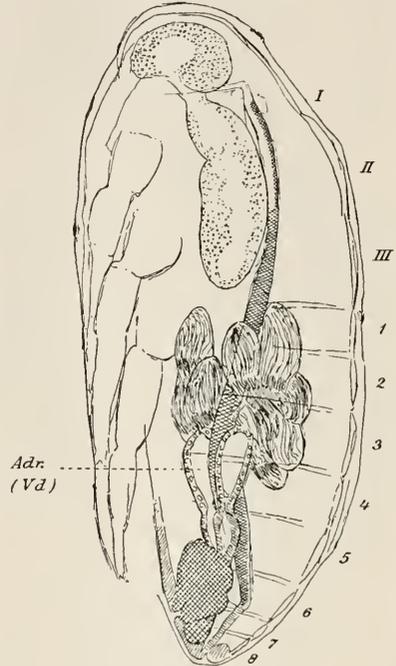


Fig. 12. *Prociphilus nidificus-poschingeri*, männlicher Embryo. In den büschelig abgeteilten Hoden geformte Spermatozoen, deren gefärbte Köpfechen erkennbar sind. Zwei getrennte Samenleiter, deren oberer Abschnitt sekretorisch wirkt und zu einer Art Schleimdrüse geworden ist (*Adr*). Der Darm zieht zwischen dem linken und rechten Samenleiter und den Hodenpartien hindurch und ist mit Ausnahme des vordersten Teiles, der ein Lumen besitzt, ein solider zelliger Strang. Der Embryo liegt in seiner Hülle. 120 : 1.

Schon der weibliche Embryo zeigt bei *Mindarus* eine größere Zahl von Eiröhren (Endfächer), bei *obliquus* 4—6, bei *abietinus* das doppelte und darüber, bei *Prociophilus* sind ähnlich wie bei dem amphigonon Weibchen der Chermesinen nur zwei meist ungleiche Eiröhren vorhanden, von denen immer nur die eine zur Entwicklung gelangt, die andere sehr bald resorpiert wird. Das *Mindarus*-Weibchen legt mehrere Eier, *Prociophilus* immer nur ein Ei. Dieses eine Ei ist schon im Mutterleib der Sexuparen weit über die halbe Größe herangereift, während bei *Mindarus* (Fig. 9) selbst nach der ersten Larvenhäutung noch ganz undifferenzierte Endfächer vorhanden sein können.

Das *Prociophilus*-Ei kann auf Kosten der Zellen im Endfach und der Nährstoffe der Pseudovitellus zur vollen Größe ohne jegliche Nahrungsaufnahme heranwachsen, während die Reifung der *Mindarus*-Eier reichliche Nahrungsaufnahme von seiten der Mutter beanspruchen (s. o.).

Während bei *Mindarus* sich geräumige Kittdrüsen und eine große Samentasche entwickeln<sup>16)</sup>, sind diese Organe als gesonderte Bildungen bei *Prociophilus* nicht nachweisbar. Es findet sich hier nur ein unpaarer Eileiter ohne Anhangsorgane.

Die für *Mindarus* so typischen ventralen Wachsdrüsen der gamogenetischen Weibchen fehlen bei den Pemphiginen, deren Ei von dem Weibchen verborgen untergebracht wird, wobei sich das Weibchen selbst an diese Stelle begibt. Zuletzt wird die Haut des Weibchens über das relativ riesige Ei von hinten nach vorn zusammengezogen und das völlig eingeschrumpfte Weibchen, jetzt viel kleiner als das Ei, sitzt seinem vorderen Ende noch kurze Zeit an.

Bei *Mindarus* werden die Eier in größeren Zwischenräumen abgelegt und zwar frei und äußerlich, dafür jedoch geschützt durch eine Palisadendecke aus Wachsfäden<sup>17)</sup>.

Die Schilderung der von Pemphiginen so abweichenden Verhältnisse im Bau der männlichen und weiblichen Genitalorgane bei *Mindarus* war als ein weiterer Beleg für unsere obige Auffassung über die systematische Stellung dieser Gattung an dieser Stelle zur Darstellung gebracht.

## 8. Das Prinzip der Sparsamkeit bei den Pflanzenläusen. insbesondere bei der Gattung *Mindarus*.

An dieser Stelle interessieren uns besonders diejenigen Fälle, in denen das Prinzip der Sparsamkeit zu partiellen Einschränkungen führt, zu Vereinfachungen oder Verkümmierungen einzelner Organe

16) Vgl. 1. Fig. 2 S. 481.

17) Vgl. 1. Fig. 4 S. 483.

oder zu Einrichtungen zum Zwecke der Verbesserung und Vermehrung anderer.

Diese Vorkommnisse finden sich vielfach bei den Pflanzenläusen. Gerade die obigen Betrachtungen, welche die Gattung *Mindarus* betreffen, lieferten hierfür einleuchtende Beispiele.

1. Sobald die Pflanzenlaus am Wirt sesshaft wird, werden Bewegungs- und Orientierungsorgane mehr oder weniger rückgebildet (eingespart). Vor allem gehen die Flugorgane verloren, mit ihnen mehr oder weniger die zusammengesetzten Augen, welche meist nur den fliegenden Insekten eigen sind. Mit den Flügeln werden die Flugmuskeln, mit den zusammengesetzten Augen die betreffenden Gehirnteile zurückgebildet. Auch die Fühler können reduziert werden und ebenso die daran befindlichen Riechorgane. Mit Flügeln und Flugmuskeln bilden sich die betreffenden Körpersegmente, Mittel- und Hinterbrust, zurück. Das Tier erhält eine wesentlich veränderte Gesamtgestalt. Da aber die gleichen Nahrungsquellen wie für das flugfähige Insekt (die Generation) zur Verfügung stehen, wird die Nahrung für andere Zwecke, für die Produktion von Eiern verwendet. Infolgedessen erscheint der die Eier erzeugende Körperteil, der Hinterleib, enorm vergrößert. In zweiter Linie wird auch in bezug auf die Beine gespart, die flugunfähige Pflanzenlaus hat auch kleinere Beine.

2. Neben den Einsparungen, die infolge des Sesshaftwerdens der parasitischen Pflanzenläuse vor sich gehen, kommen insbesondere Ersparnisse in Betracht, die durch die Vereinfachung der Fortpflanzungsweisen erzielt werden. Die Zweigeschlechtlichkeit stellt zwar in Tier- und Pflanzenreich die Regel dar, sobald Tiere und Pflanzen überhaupt über die Fortpflanzung durch Teilung und Knospung fortgeschritten sind. Trotzdem erscheint die Zweigeschlechtlichkeit keineswegs als eine unbedingte Naturnotwendigkeit, sie kann bei Parasiten deshalb wieder mehr oder weniger rückgebildet werden.

Überall da, wo bei einer Pflanzenlaus innerhalb der Saison mehrere Generationen auftreten, bleibt die Zweigeschlechtlichkeit nur bei einer Generation (der amphigonen oder gamogenetischen Generation) erhalten, während die anderen Generationen eingeschlechtlich werden. Die eingeschlechtlichen Generationen sind immer weiblich (parthenogenetisch), weil ohne Ei keine geschlechtliche Fortpflanzung möglich ist, wohl aber ohne das männliche Element. Es entstehen auf solche Weise Generationsketten, in denen parthenogenetische Generationen mit einer amphigonen Generation abwechseln, sogen. Heterogonien.

Bei allen Pflanzenläusen im engeren Sinne außer den Schildläusen ist die Heterogonie zur Regel geworden.

Der Vorteil der Heterogonie ist bedeutend. Die parthenogenetische Generation kann alle die Einrichtungen, welche das amphigone Weibchen braucht, einsparen. Es braucht keine Organe, welche der Begattung dienen (Begattungstasche, Samentasche) und ist in bezug auf die Fortpflanzung unabhängig von den Zufällen der Begattung geworden, was einen enormen Zeitgewinn bedeutet.

Anfangs wechseln nur wenige parthenogenetische Generationen mit einer amphigonen ab, dann werden es immer mehr parthenogenetische Generationen, und zuletzt wird auch die einzige amphigone Generation überflüssig, erscheint zunächst nicht mehr alljährlich und geht zuletzt ganz verloren, so dass aus rein parthenogenetischen Zyklen parthenogenetische Arten entstehen können.

Es steht außer Zweifel, dass eine Anzahl von Chermesinens-Arten sich heute ausschließlich parthenogenetisch fortpflanzen. Wir wissen auch, dass der Verlust der amphigonen Fortpflanzung sich in stufenweise weiterschreitender Genese vollzieht.

So finden sich bei *Dreyfusia nüsslini* zwar noch alljährlich Weibchen und Männchen einer amphigonen Generation, diese ist aber impotent geworden, es kommt nicht mehr zur Bildung eines befruchteten entwickelungsfähigen Eies. Bei *Pineus strobi* gibt es zwar noch eine sexupare Generation, sie geht jedoch vor der Erzeugung der Sexuales zugrunde, und bei *Dreyfusia piceae* ist auch die sexupare Generation ausgefallen, hier blieben nur noch flügellose Exsulantengenerationen übrig.

Es gibt Autoren, welche sich gegen die Anerkennung des definitiven „ewigen“ Ausfalls der Gamogenese und gegen die Möglichkeit der Entstehung rein parthenogenetischer Kategorien (Spezies) erklärt haben. So der ausgezeichnete Chermesinensystematiker C. Börner. Er musste aber zugeben, dass jene Formen sich heute (ortsweise) ausschließlich parthenogenetisch fortpflanzen, ja er gesteht sogar zu, dass die parthenogenetische Fortpflanzungsweise solcher Formen Jahrhunderte hindurch denkbar sind. Aber irgendwann oder irgendwo müssten sie zur Gamogenese zurückkehren, weil die zweigeschlechtliche Fortpflanzung eine phylogenetisch uralte Einrichtung sei. So Börner.

Ich möchte es dagegen für viel wahrscheinlicher halten, dass diese parthenogenetischen Arten eher überhaupt aussterben, als dass sie nach Jahrhunderten wieder zur Gamogenese zurückkehren. Den Grund für diese Auffassung suche ich in der steigenden Rückbildung und Verkümmern der amphigonen Generation selbst. Während die parthenogenetischen Generationen an Größe und Fruchtbarkeit zunehmen, und häufig neben flügellosen Generationen solche von vollkommenstem Imagocharakter erzeugen können, wie dies insbesondere bei den zur Wanderung von Pflanze zu Pflanze bestimmten „*Migrantes alatae*“-Generationen der Fall zu sein pflegt, ist die

amphigone Generation mit dem Auftreten der Parthenogenese und Heterogonie zu einem allmählich von Stufe zu Stufe fortschreitenden Herabsinken der Organisation verurteilt. Zuerst wird das amphigone Weibchen flügellos, während das Männchen noch Flügel besitzt (viele Aphidinen), dann werden Weibchen und Männchen flügellos (alle Pemphiginen, alle Phylloxeriden), darauf nimmt die Größe der amphigonen Geschlechter ab: es entstehen Zwerg-Männchen, oder Zwerg-Männchen und Zwerg-Weibchen, und zuletzt sinkt die Organisationshöhe, indem die Mundteile und der Darmtrakt verkümmern und zuletzt verloren gehen (viele Pemphiginen). In bezug auf die Vereinfachung oder die Rückbildung der Ernährungsorgane zeigt das Männchen häufig einen Vorsprung vor dem Weibchen (*Mindarus*), während in bezug auf die Rückbildung der Flügel umgekehrt das Weibchen vorangegangen war. Es ist dies leicht zu erklären, da das Männchen immer beweglicher sein muss als das Weibchen, aber für die Anlage seiner winzigen Samenzellen keiner selbständigen Nahrungsaufnahme bedarf. Bei *Mindarus*, bei welcher Gattung das Weibchen noch mehrere Eier ablegt, ist der Darmtrakt des amphigonen Weibchens nicht von dem des parthenogenetischen Weibchens zu unterscheiden, das Männchen hat dagegen einen geraden kurzen Darmtrakt, besitzt meist schon im Mutterleibe geformte Spermatozoiden und vollzieht seine Häutungen in wenigen Tagen.

Bei Pemphiginen ist der Darmtrakt beim frisch geborenen Männchen und Weibchen verloren gegangen oder nur noch in Form von rudimentären Zellsträngen vorhanden, im Embryonalleben kommen jedoch noch Lumina an gewissen Stellen des Darmes vor.

So sind die gamogenetischen Geschlechtsindividuen zuletzt zu denkbarst kleinen und in der Organisation herabgesunkenen Personen geworden. Die Sparsamkeit der Natur hat damit die Reduktion der zweigeschlechtlichen Sexualität auf die äußerste Spitze getrieben. Die heute geborenen Sexuales häuten sich von Tag zu Tag, oft innerhalb weniger als 24 Stunden (Pemphiginen), das einzige Ei ist hier nach kaum einer Woche „abgelegt“, d. h. die weibliche Haut wird über dem rasch herangewachsenen Ei abgestreift.

Liegt da nicht die Frage und der Gedanke nahe, dass die Sexualpersonen zuletzt an ihrer fortschreitenden Degeneration zugrunde gehen? Sollte es ein Zufall sein, dass überall da, wo zwerghaft gewordenen Männchen (z. B. bei Rotatorien, Cirrhipedien) vorkommen, oder wo Heterogonie Regel ist (z. B. bei Phylloxeriden, Gallwespen) einzelne Arten bekannt geworden sind, bei denen die Männchen sehr selten sind oder überhaupt fehlen, ähnlich wie bei Chermesiden die ganze amphigone Generation bei manchen Arten tatsächlich nicht mehr vorkommt?

Das Motiv für alle diese Erscheinungen einer regressiven Metamorphose der Geschlechtsgenerationen und der Geschlechtspersonen ist Sparsamkeit, die Bedingungen, unter welchen dieses Prinzip in so erstaunlicher Mannigfaltigkeit und mit solch gesteigerter Intensität in Erscheinung zu treten vermag, sind in dem sesshaften Parasitismus gegeben. Die Energien, welche unter den Bedingungen des sesshaften Parasitismus sich auszulösen vermögen, mussten sich in der Richtung der Fortpflanzung, bezw. Vermehrung äußern, andere Möglichkeiten sind oft nicht gegeben. Die Ernährung, d. h. der Nahrungserwerb ist dem sesshaften Parasit so leicht gemacht, dass Betätigungen von Bewegungs- und Sinnesenergien zeitweise ganz ausgeschlossen sind. Für ganze Generationen kommt nur die Bewegung vom Ort des Eies zum Ort des Saugens in Betracht, dieser ist nur vom jüngsten Larvenstadium zurückzulegen und oft ein sehr kurzer.

Für diese erste Jugendzeit hat die Natur die Möglichkeit für eine Betätigung motorischer und sensibler Energie geboten, und in der Tat sind die Junglarven nicht selten äußerst mobil und vereinzelt sogar mit besonderen nur im 1. Larvenstadium auftretenden Sinnesorganen (Sinnespolster der Junglarven von *Prociophilus nidificus-poschingeri*) ausgestattet. Ist der Ort der Saugtätigkeit erreicht, so kann ihn die Pflanzenlaus in Fällen nicht mehr verlassen, sie ist bei Nahrungsarmut infolge von Überfüllung zum Darben (Kümmerformen) und selbst zum Hungertod verurteilt, weil die Bewegungsorgane durch ihre Verkümmerng den schweren Körper nicht von Ort zu Ort zu tragen vermögen.

Nur einzelne Generationen machen hiervon eine Ausnahme, es sind die zu Imagines heranwachsenden Generationen, deren Bewegungs- und Sinnesorgane von Häutungs- zu Häutungsstadium sich vervollkommen, Generationen, denen die Verbreitung der Spezies von Ort zu Ort, von Pflanze zu Pflanze obliegt.

Dass aber auch bei diesen vollkommenen Imagogenerationen Rückbildungen vorkommen können, lehrt uns *Mindarus*, bei welcher Gattung kurz vor der Umbildung der Nymphe zur Imago die vollkommene Rückbildung der mächtigen Wachdrüsen stattfindet, sei es zugunsten der Entwicklung der Nachkommen, sei es zugunsten der Imago selbst, zum Zwecke der Festigung ihrer Chitinkutikula und zur Erzeugung der Hautpigmente. Während in diesem Falle zum Zwecke der Erreichung des Imagostadiums, gleichsam im letzten Augenblicke, nahe am Schluss der Nymphenperiode, Organe geopfert werden, um Nährstoffe (Baustoffe für die Imago) flüssig zu machen, zeigen uns die bei *M. obliquus* geschilderten Vorkommnisse ein gerade entgegengesetztes Phänomen: die Opferung des Imagostadiums selbst kurz vor dem Ende der Nymphenperiode und den Rückschritt von der schon erreichten Höhe der letzten

Nymphenstufe zu fundatrixähnlichen Zwischenformen, wobei schon gebildete Organe (Flügelmuskeln, Flügelanlagen) wieder aufgelöst werden.

Wir haben oben wahrscheinlich zu machen gesucht, dass diese Rückbildungen mit Rücksicht auf die fremdländische Wirtspflanze im Interesse der Art gelegen sein konnte und deshalb solche Fortschritte gemacht hat, dass sie erblich und in frühere ontogenetische Stufen zurückverlegt wurde.

Das Prinzip der Sparsamkeit hatte in allen bisher erwähnten Fällen in partieller Richtung sich geltend gemacht, in dem Sinne, dass einzelne Organe oder Einrichtungen zugunsten anderer geschmälert oder geopfert wurden.

Die Pflanzenläuse liefern jedoch auch zahlreiche Beispiele für die gleichförmige Wirkung des genannten Prinzips auf alle einzelnen Teile und Organe eines Individuums oder einer Generation. Es gibt individuelle Kümmerformen, es gibt aber auch ganze Kümmergenerationen.

In ersteren Falle sehen wir ein ausnahmsweises und gelegentliches Auftreten einzelner Kümmerer unter dem Einfluss der Ungunst der Verhältnisse des Wirts oder der Überfüllung und Nahrungskonkurrenz.

In zweiten Fall handelt es sich um regelmäßige Erscheinungen, welche insbesondere mit der Jahreszeit, dem Klima oder der Höhenlage ursächlich zusammenhängen. Auch die Saftverhältnisse der Wirte sind verschiedene im Frühjahr, Hochsommer und Herbst. Es ist deshalb die Annahme naheliegend, dass die Generationen des Frühjahrs üppiger gedeihen, größer und fruchtbarer werden können als die späteren, die letzteren sind den ersteren gegenüber normale Kümmerformen.

Ebenso sind die Orte am Wirt verschieden in bezug auf den Nahrungsreichtum. Parallele an verschiedenen Wirtsarten lebende Generationen werden hierdurch verschieden gedeihen. Die minder begünstigten werden zu normalen Kümmerformen. Insbesondere die Chermesinen liefern viele Beispiele. Bei *Aphrastasia pectinatae* ist die *Exsulans aestivalis* gegen die allgemeine Regel größer und fruchtbarer als die *Exsulans vernalis*, weil letztere an den saftigen Nadeln des jungen Maitriebs, erstere an vorjährigen Nadeln zur Entwicklung kommt. Die Rinde junger Triebe ist stets nahrungsreicher als die Nadeln, den Rindengenerationen des Frühjahrs gegenüber (*Vernales* von *Dreyfusia nüsslini*, *Cnaphalodes strobilobius*) verhalten sich deshalb die entsprechenden *Aestivales* als normale Kümmerformen. Besonderen Nahrungsreichtum liefern die Gallen, weshalb die an Nadeln entstehenden *Sexuparae* stets als normale Kümmerer erscheinen gegenüber den in Gallen entstehenden *Migrantes alatae*.

## Nachträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen<sup>1)</sup>.

(Zugleich 177. Beitrag zur Kenntnis der Myrmekophilen.)

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

### 1. Pleometrose und Allometrose.

(Zu 1909, S. 594 u. S. 663, Anm. 2.)

Unter „Pleometrose“ verstehe ich das Vorkommen mehrerer Königinnen derselben Art oder Rasse in einer Kolonie; als „Allometrose“ dagegen bezeichne ich mit Forel das Vorkommen von Königinnen verschiedener Arten oder Rassen in einer Kolonie.

Sowohl die Pleometrose als die Allometrose umfassen verschiedene Formen, welche der Klarheit halber unterschieden werden müssen:

#### I. Pleometrose:

1. Primäre Pleometrose: Allianz von zweien oder mehreren Weibchen derselben Art und Rasse bei Gründung einer Kolonie.

Wenn man in ganz jungen Ameisenkolonien mehrere Königinnen trifft, so liegt wohl fast immer primäre Pleometrose vor. Beispiele: 2 Königinnen in einer jungen *fusca*-Kolonie bei Luxemburg (1909, S. 663). Ein noch auffallenderes Beispiel von primärer Pleometrose ist das Folgende.

Am 29. September 1909 fand ich auf der Höhe von Pulvermühl bei Luxemburg unter einem Steine in einer kleinen, nur 2½ cm tiefen und 1½ cm weiten Erdhöhle fünf Königinnen von *Lasius flavus* beisammen mit ihren Eierklumpen. 4 Königinnen lebten noch und saßen, mit den Köpfen einander zugekehrt, um die Eierklumpen. Von der 5. lag nur der abgetrennte Hinterleib in der Höhle, der Vorderkörper vor derselben. Wahrscheinlich war sie von den übrigen Weibchen im Kampfe getötet worden. Die 4 Königinnen samt den Eierklumpen wurden mitgenommen und in eine Glasröhre mit feuchter Erde gesetzt, welche Raum genug für 4 verschiedene, kleine Nesthöhlen bot. Aber auch hier gruben sie sich wieder eine gemeinschaftliche Nesthöhle und saßen dort beisammen, ohne an die Oberfläche zu kommen. Ihre Stellung zu-

1) Siehe Biol. Centralbl. 1905, Nr. 4—9 u. 19: Ursprung und Entwicklung der Sklaverei; 1908, Nr. 8—13 u. 22: Weitere Beiträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei; 1909, Nr. 19—22: Über den Ursprung des sozialen Parasitismus, der Sklaverei und der Myrmekophilie bei den Ameisen. — Wenn bei Literaturangaben in der folgenden Arbeit nur die Jahreszahl gesetzt wird, bezieht sich das Zitat stets auf das Biologische Centralblatt. — Da das Manuskript dieser Arbeit schon vor einem halben Jahre eingesandt worden war, habe ich die späteren Ergänzungen durch Klammern kenntlich gemacht.

einander blieb konstant die nämliche: den Hinterleib nach oben, den Kopf nach unten gerichtet, wo die Eierklumpen lagen, saßen sie enge beisammen. Bis zum Anfang Januar 1910 blieb das Bild dasselbe. Dann erschienen die ersten Larven. Am 11. Januar hatten die 4 Königinnen sich in 2 Gruppen von je 2 getrennt, von denen jede Gruppe einen Klumpen kleiner Larven bewachte und pflegte. [Später vereinigten sie sich wieder. Im April 1910 waren kleine Arbeiterkokons vorhanden, Anfang Mai erschienen die ersten Arbeiterinnen.]

Da man bei *Lasius flavus* ebenso wie bei *niger* fast immer nur eine alte Königin in jeder Kolonie trifft, muss im Falle einer primären Pleometrose später eine Spaltung in mehrere Kolonien eintreten; oder es muss durch Kämpfe der Königinnen untereinander die Einzahl derselben hergestellt werden, wie es v. Buttell und Mrázek bei *Lasius niger* beobachtet haben.

2. Sekundäre Pleometrose: Mehrheit der Königinnen derselben Art und Rasse in einer Kolonie, die erst nachträglich zustande kommt, und zwar entweder:

2a. Durch Nachzucht von Weibchen der eigenen Kolonie, deren Befruchtung in oder nahe beim Neste stattgefunden hat.

Dieser Fall ist besonders häufig bei *Formica rufa*, *pratensis*, *sanguinea*, *fusca*, *Tapinoma erraticum*, *Myrmica scabrinodis* und *laevinodis* etc. Ferner auch bei vielen ausländischen Ameisen, z. B. bei *Prenolepis longicornis* in Ostindien nach Assmuth<sup>2)</sup>.

2b. Durch Adoption von Weibchen aus fremden Kolonien derselben Art und Rasse.

Dieser Fall dürfte besonders bei *Formica rufa* nicht selten sein, da hier die Aufnahme fremder Königinnen nach meinen Versuchen relativ sehr leicht erfolgt. Falls die aufgenommenen Weibchen zu derselben Rasse gehören, kann man es selbstverständlich einer *rufa*-Kolonie in freier Natur nicht ansehen, ob die Mehrzahl ihrer Königinnen durch a oder durch b entstand. Leichter ist die Entscheidung, wenn die Königinnen verschiedenen Rassen derselben Art angehören, während die Arbeiterinnen nur von einer Rasse sind, z. B. bei den 7 Königinnen der *pratensis*-Kolonie Nr. 4 bei Luxemburg, unter denen 5 *pratensis*-Königinnen, 1 *rufa*- und 1 *truncicolo-pratensis*-Königin sich befand, während die Arbeiterinnen nur *pratensis* waren; die 2 letzteren Weibchen mussten demnach aus einer späteren Adoption stammen. Diese Fälle gehören jedoch nicht mehr zur Pleometrose, sondern bereits zur Allometrose (II, 2a).

Bei *F. fusca* halte ich trotz der Häufigkeit ihrer polygynen Kolonien (1909, S. 594) die Erklärung der Pleometrose durch

2) Einige Notizen über *Prenolepis longicornis* Ltr. (Ztschr. f. wiss. Insektenbiologie 1907, Heft 10—12).

Adoption für einen seltenen Ausnahmefall, da nach meinen Versuchen die Aufnahme einer fremden *fusca*-Königin nur sehr schwer erfolgt, falls die Kolonie nicht bereits weisellos ist. Dagegen glaubt Schimmer<sup>3)</sup> eine polygyne Kolonie von *F. rufibarbis* Var. *fusca-rufibarbis*, welche 15 Königinnen mit nur 20—30 Arbeiterinnen enthielt, durch nachträgliche Adoption von Weibchen aus fremden Kolonien erklären zu müssen, zumal die Färbung und Zeichnung derselben sehr beträchtliche Verschiedenheiten aufwies und manche darunter der hellen reinen *rufibarbis* i. sp. anzugehören schienen.

Die oft große Zahl der alten, meist aber mageren Königinnen in solchen *sanguinea*-Kolonien, welche durch die *Lomechusa*-Zucht degeneriert sind, ist zum größeren Teil aus der nachträglichen Konzentration ehemaliger Zweigkolonien zu erklären<sup>4)</sup>, zum kleineren Teil wohl auch durch die Aufnahme fremder Weibchen in der erheblich geschwächten Kolonie.

2c. Durch Allianz von verschiedenen Kolonien derselben Art und Rasse.

Am 18. September 1909 richtete ich ein dreifach zusammengesetztes Nest ein, indem ich in ein kleines Janet-Nest, das zwei größere und eine kleinere Kammer besaß, die untereinander nur durch enge Gänge verbunden waren, folgende Kolonien einwandern ließ: in die große Kammer (a) eine kleine *fusca*-Kolonie mit einer großen Königin; in die große Kammer (b) eine andere kleine *fusca*-Kolonie mit einer kleinen Königin; in die kleine Kammer (c) endlich eine schwache Kolonie von *Myrmica laerinodis*. Die Verbindungen der Kammern untereinander waren durch kleine Korkstücke unterbrochen. Letztere wurden allmählich von den *fusca* durchragt. Die *Myrmica* wurden hierauf von den *fusca* zum größten Teile getötet; nur ein kleiner Teil blieb in einer Ecke der Kammer (c) von Erdmauern eingeschlossen. Die beiden *fusca*-Kolonien bekämpften sich, aber nicht heftig, einige Wochen lang. Allmählich trat indifferente Duldung ein und schließlich vereinigten sie sich zu einer Kolonie, die nun zwei Königinnen hatte. Nach 10 Tagen begann die Misshandlung der großen Königin, die zur Kolonie (a) gehört hatte. Am 27. Oktober waren beide Kolonien in die Kammer (b) übergesiedelt, wo die Kolonie mit der kleinen Königin früher allein gewohnt hatte. In der Kammer (a) waren nur 3 *fusca* zurück geblieben, welche die große Königin an Fühlern und Beinen umherzertrten. Am 6. November war letztere getötet und ihr Hinterleib vom Rumpfe getrennt. Kämpfe der beiden *fusca*-Weibchen untereinander habe ich nicht gesehen; die Beseitigung der Königin (a)

3) Beitrag zur Ameisenfauna des Leipziger Gebietes (Sitzungsber. Naturf. Ges. Leipzig XXXV, 1908, S. 11—20), S. 19.

4) Vgl. Die Ameisen u. Ameisengäste v. Luxemburg III, 1909, S. 52.

erfolgte hier durch die Arbeiterinnen, ob durch jene von (a) oder von (b), ließ sich nicht entscheiden, da sie von derselben Größe waren; wahrscheinlich aber geschah es durch diejenigen der ursprünglich fremden Kolonie (b). — Dieser Versuch war angestellt worden, um die Beziehungen von 4 *Atemeles emarginatus*, die bei den *Myrmica* (c) wohnten, zu den *fusca* im Herbst zu studieren, worüber an anderer Stelle. Hier wurde er nur erwähnt als Beispiel einer vorübergehenden sekundären Pleometrose, welche durch die Allianz zweier benachbarter *fusca*-Kolonien herbeigeführt worden war.

In freier Natur ist diese Form der Pleometrose selbstverständlich schwer zu konstatieren, zumal eine Allianz zwischen verschiedenen Kolonien derselben Art und Rasse nur selten vorkommt.

## II. Allometrose:

1. Primäre Allometrose: Allianz zwischen Weibchen verschiedener Arten oder Rassen bei Gründung einer gemischten Kolonie.

1a. Allianz zwischen Weibchen verschiedener Arten.

Dieser Fall liegt vor als wahrscheinlichste Erklärung für die Gründung der gemischten Kolonien von *Strongylognathus testaceus* mit *Tetramorium caespitum* (Wasmann, 1891)<sup>5)</sup>. Es ist dies das einzige bisher bekannte Beispiel einer gesetzmäßigen primären Allometrose. Bei *Formica sanguinea* kann, wie eine Beobachtung Viehmeyer's (siehe unten im 2. Teil dieser Arbeit) nahelegt, manchmal ihre Koloniegründung mit *F. fusca* ebenfalls durch primäre Allometrose erfolgen.

1b. Allianz von Weibchen verschiedener Rassen bei der Koloniegründung.

Vielleicht sind auf diesem Wege manche der gemischten Kolonien von *Formica rufa* mit *truncicola*, *rufa* mit *pratensis*, *pratensis* mit *truncicola* zu erklären. Hierher gehört z. B. eine Kolonie *truncicolo-pratensis*, welche Forel 1875 erwähnt (Etudes myrmécologiques en 1875, Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. XIV, p. 59). Auch eine bei Exaten (Holl. Limburg) 1889 von mir beobachtete *rufotruncicola*-Kolonie ließe sich so erklären, zumal in jener Kolonie im April etwa 25—30% der großen Arbeiterinnen die reine *truncicola*-Färbung besaßen, im September desselben Jahres nur etwa 5%; dies scheint auf die Anwesenheit zweier, ungefähr gleichalteriger Königinnen, einer von *rufa* und einer von *truncicola*, in dieser Kolonie hinzudeuten (Verzeichn. d. Ameisen u. Ameisengäste v. Holl. Limburg, 1891, Tijdschr. v. Entomol. XXXIV, S. 47). Eine andere

5) Vgl. auch den 16. Teil der vorliegenden Arbeit: Zur Koloniegründung von *Strongylognathus testaceus*.

*rufa-truncicola*-Kolonie bei Derenbach (N. Luxemburg) 1906 ist dagegen nicht durch primäre Allometrose zu erklären (siehe unten bei 2a<sup>2</sup>).

Bei den gemischten Kolonien von *F. rufa* mit *pratensis* oder *truncicola* sind theoretisch fünf Erklärungsmöglichkeiten gegeben.

Erstens durch Variation der Keimesanlage der Weibchen von *F. rufa*. Auf diese Weise ist wohl in vielen Fällen die mannigfach wechselnde Färbung der Arbeiterinnen in verschiedenen *rufa*-Kolonien zu erklären, deren kleine Arbeiterform manchmal von *pratensis* kaum zu unterscheiden ist und deshalb zur Var. *rufa-pratensis* For. gerechnet wird. Die Weibchen dieser *rufa*-Kolonien haben jedoch meist den stark glänzenden Hinterleib der echten *rufa*-Weibchen, obwohl man auch Übergangsformen zu den *pratensis*-Weibchen (Hinterleib seidenglänzend) findet.

Zweitens durch Kreuzung zwischen den geflügelten Geschlechtern der drei Rassen beim Paarungsflug. Von der Zeit des letzteren hängt ihre Kreuzungswahrscheinlichkeit wesentlich ab. Die frühere oder spätere Entwicklung der geflügelten Geschlechter ist ihrerseits aber wiederum eine Funktion des verschiedenen Nestbaues jener Rassen. Bei *F. rufa* beobachtete ich den Paarungsflug (nach meinen Tagebuchnotizen) schon von Mitte April an, bei *pratensis* von Mitte Mai an. Um Mitte Juli findet man nur noch selten geflügelte Geschlechter in den *rufa*- und *pratensis*-Nestern, wenigstens in den niederen Höhenlagen. Bei *F. truncicola* dagegen sind die Männchen und Weibchen erst von Mitte Juli an und im August zu treffen. Die Kreuzungsmöglichkeit letzterer Rasse mit den beiden ersteren ist daher eine sehr beschränkte, zumal sie auch viel seltener ist als diese. *Rufa* und *pratensis* dagegen sind durchschnittlich ungefähr gleich häufig, und der Paarungsflug der letzteren beginnt nur wenig später als jener der ersteren. Deshalb sind zufällige Bastardierungen vielleicht das Hauptmoment für die Häufigkeit der *rufa-pratensis*-Kolonien, während *rufa-truncicola*- oder *truncicolo-pratensis*-Kolonien sehr selten sind. Da ferner nach den Mendelschen Gesetzen der Rassenhybriden in der zweiten Hybridengeneration eine Spaltung der elterlichen Merkmale eintritt, könnten die aus Kreuzung von *rufa* und *truncicola* oder *truncicola* und *pratensis* stammenden Kolonien sogar Arbeiterinnen beider Formen scharf getrennt enthalten, ohne dass wir deshalb genötigt wären, auf die Anwesenheit von Königinnen beider Rassen, also auf Allometrose, in jener Kolonie zu schließen.

Drittens durch primäre Allometrose (siehe oben bei II, 1b).

Viertens durch sekundäre Allometrose, die auf Adoption beruht (siehe unten bei II, 2a<sup>2</sup>).

Fünftens durch sekundäre Allometrose, die auf Allianz beruht (siehe unten bei II, 2b).

2. Sekundäre Allometrose: Anwesenheit von Königinnen verschiedener Arten oder Rassen in einer Kolonie, die erst nach der Koloniegründung zustande kam:

2a. Durch Adoption von Weibchen fremder Art oder Rasse:

2a<sup>1</sup>. Adoption von Weibchen fremder Arten. Hierher gehören alle temporär gemischten und die meisten permanent gemischten Kolonien der Ameisen, welche durch Aufnahme fremder Weibchen in einer Hilfsameisenkolonie entstehen. Falls bei der Aufnahme der fremden Königin noch eine Königin der Hilfsameisenart im Neste vorhanden ist, so kommt es zu einer vorübergehenden Allometrose, bis die eigene Königin von der fremden getötet worden ist (Beseitigung der *fusca*-Königin durch das Weibchen von *Polyergus* oder von *Formica rufa* etc.) oder von den eigenen Arbeiterinnen umgebracht wird (Beseitigung der *Monomorium*-Königin nach Aufnahme des *Wheeleriella*-Weibchens).

2a<sup>2</sup>. Adoption von Weibchen fremder Rasse. Dass solche Fälle innerhalb der *rufa*-Gruppe vorkommen, und zwar in Form einer dauernden Allometrose, zeigt das Beispiel der *pratensis*-Kolonie Nr. 4 bei Luxemburg, welche neben 5 *pratensis*-Königinnen ein *rufa*-Königin und eine *truncicola*-*pratensis*-Königin enthielt; die beiden letzteren konnten erst nachträglich aufgenommen worden sein, da die Arbeiterinnen der Kolonie rein *pratensis* waren (siehe oben S. 454).

Vielleicht ist ebenso auch eine *rufa*-*truncicola*-Kolonie bei Derenbach (N. Luxemburg) zu erklären<sup>6)</sup>, welche im Mai 1906 unter ca. 5000 Arbeiterinnen reine *truncicola*, reine *rufa* und Übergänge beider enthielt. An der größten Arbeiterform traten die Unterschiede am klarsten hervor, während die mittleren und kleineren Arbeiterinnen vorwiegend *rufa*-Färbung besaßen. Da an derselben Neststelle im August 1904 eine reine *truncicola*-Kolonie sich befunden hatte, scheinen nur zwei Erklärungen dieses Falles unter den fünf obenerwähnten Möglichkeiten zulässig. Entweder war nur eine Königin im Neste — wie bei *truncicola* gewöhnlich<sup>7)</sup> —, und dann gehörte dieselbe einer durch Kreuzung entstandenen Bastardform *rufa*-*truncicola* an, bei welcher die Spaltung der Arbeitercharaktere erst nach mehrjähriger Dauer der Kolonie klar hervortrat; oder es waren mehrere Königinnen vorhanden, von denen die älteste der reinen *truncicola*-Rasse angehörte, während die jüngere, später aufgenommene, entweder eine *rufa*- oder eine *rufa*-*truncicola*-Königin war. Ich halte letztere Erklärung für die wahrscheinlichere. Leider war eine nähere Untersuchung des von einem *rufa*-ähnlichen Haufen überragten Nesttinnern nicht möglich, da das-

6) Vgl. Die Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg III, 1909, S. 20.

7) Unter 20 *truncicola*-Kolonien von Luxemburg, die ich näher untersuchte, war keine, die mehr als eine Königin hatte.

selbe zwischen den soliden Steinplatten einer Mauer sich befand. Das Nest lag am Fuße des von zahlreichen *rufa*-Nestern (Riesenkolonie) bewohnten „Ameisenberges“<sup>8)</sup>. Die nachträgliche Aufnahme einer *rufa*-Königin in eine *truncicola*-Kolonie war hier ebenso leicht möglich wie die ursprüngliche Anwesenheit oder die nachträgliche Aufnahme eines Bastardweibchens von *rufa* und *truncicola*.

[Am 12. April 1910 entdeckte ich auf Schötter-Marial bei Luxemburg unter einem Steine eine gemischte Kolonie von *Formica pratensis* mit *truncicola*, welche mehrere Hundert reine *pratensis*-Arbeiterinnen von 4,5—8 mm, einige Dutzend reine *truncicola*-Arbeiterinnen von 5—8 mm und auch einige Übergänge zwischen beiden enthielt. Alte, entflügelte Weibchen zählte ich wenigstens 10—12. Unter denselben glaubte ich beim ersten Besuch des Nestes auch eine *truncicola*-Königin gesehen zu haben, später sah ich sie jedoch nicht wieder, sondern nur sehr dunkel gefärbte *pratensis*-Königinnen mit Ausnahme einer, ein wenig helleren (15. April). Mehrere dieser entflügelten Weibchen waren auffallend klein (ca. 9 mm), kaum größer als eine makrogyne *fusca*-Königin. Am 28. April sah ich eine Menge Eierklumpen unter dem Steine in Gesellschaft einer großen, dicken Königin von *pratensis*-Färbung. Vielleicht geben weitere Beobachtungen noch näheren Aufschluss über die Zusammensetzung dieser Kolonie. Wahrscheinlich handelt es sich um eine stark geschwächte *pratensis*-Kolonie, in welcher auch eine Königin der Bastardform *truncicolo-pratensis* nachträglich Aufnahme gefunden hatte, ähnlich wie in der obenerwähnten *pratensis*-Kolonie Nr. 4 bei Luxemburg.]

2b. Durch Allianz von bereits fertigen, aber schwachen Kolonien verschiedener Art oder verschiedener Rasse. Zwischen verschiedenen Arten dürfte eine derartige Allianz in freier Natur wohl äußerst selten sein, und auch zwischen verschiedenen Rassen nur dann erfolgen, wenn sie durch außergewöhnliche Umstände dazu getrieben werden. Nach einer mündlichen Mitteilung Skalitzky's (1891), der in Böhmen viele Jahre hindurch Staphyliniden sammelte, kommen derartige Allianzen zwischen verschiedenen Kolonien und Rassen von *rufa* durch menschlichen Eingriff dort nicht selten vor. Die gewerbsmäßigen Sammler von „Ameiseneiern“ plündern oft unmittelbar nacheinander eine Reihe von Nestern der haufenbauenden Ameisen der *rufa*-Gruppe, die an demselben Waldrand liegen und schütten dann die Kokons samt dem mitgebrachten Nestmaterial und den darin befindlichen Ameisen auf einen gemeinsamen Haufen, um die Kokons auszulesen. Hierbei kommt es nicht selten zur Allianz zwischen den Arbeiterinnen verschiedener Rassen, welche die aus dem Haufen geretteten Kokons gemeinschaftlich in einem

8) Vgl. Ursprung und Entwicklung der Sklaverei, 1905, S. 197.

nahe gelegenen Schlupfwinkel unterbringen. Falls in dem aus verschiedenen Kolonien zusammengeschütteten Haufen auch Königinnen verschiedener Rassen sich fanden, kann dabei eine sekundäre Allometrose durch Allianz entstehen.

Selbstverständlich gibt es sowohl zwischen Pleometrose und Allometrose, als auch zwischen den verschiedenen Formen beider mannigfache Übergänge und Kombinationen. Einen Übergang zwischen Pleometrose und Allometrose bildet beispielsweise die Aufnahme einer reinen *rufa*-Königin in eine *rufa-pratensis*-Kolonie, sowie überhaupt die Allometrose von Weibchen derselben Art, aber verschiedener Rasse oder Varietät. Eine Kombination von Pleometrose mit Allometrose bildet beispielsweise die erwähnte *pratensis*-Kolonie Nr. 4 von Luxemburg, unter deren 7 Königinnen 5 *pratensis*-, 1 *rufa*- und 1 *truncicolo-pratensis*-Weibchen waren.

## 2. Über die Gründung der Kolonien bei *Formica sanguinea*.

(Zu 1905, S. 201 ff.; 1908, S. 369 ff.; 1909, S. 589 ff. u. 598 ff.)

a) In einer kürzlich erschienenen Arbeit „Beobachtungen und Experimente zur Koloniegründung von *Formica sanguinea*“ (Ztschr. f. wissensch. Insektenbiol. V, 1909, Heft 11 u. 12, S. 353—356, 390—394) stellt Viehmeyer die Hypothese auf, dass die Koloniegründung von *sanguinea* auch durch Allianz erfolgen könne, nicht bloß durch Puppenraub oder durch Adoption. Die von ihm hierfür angeführten Beobachtungen sind folgende:

Erstens. Im Sommer 1909 fand Forel mit Wheeler, Schimmer und Viehmeyer auf einer Exkursion bei Fully (Wallis) im Rhonetal unter einem Steine eine kleine *sanguinea*-Kolonie, welche 2 Königinnen und einige kleine Arbeiterinnen von *sanguinea* enthielt, ferner einige kleine Arbeiterinnen von *rufibarbis* und etwa ein halbes Dutzend Puppen. Die *rufibarbis* waren noch unausgefärbt und schienen frischentwickelt. Aus den Puppen wurden nur *rufibarbis* erzogen. Eier und Larven fehlten.

Zweitens. Mitte August 1909 fand Viehmeyer in der Nähe von Dresden unter einem Steine in einer kleinen Erdhöhle 1 *sanguinea*-Königin mit 2 sehr kleinen *sanguinea*-Arbeiterinnen und 2 oder 3 ebenso kleinen *fusca*-Arbeiterinnen. In der nämlichen kleinen Höhlung saß überdies 1 *fusca*-Königin mit 2 kleinen *fusca*-Arbeiterinnen und einer kleinen Arbeiterpuppe. Zu Hause setzte Viehmeyer die Ameisen in ein Lubbocknest. Dort trennten sich sofort beide Kolonien, und zwar so, dass jede Königin 2 schwarze Arbeiterinnen bei sich hatte. Die Puppe nahmen die *sanguinea* in Beschlag; sie wurde nach einigen Tagen aufgefressen.

Die erste dieser beiden Beobachtungen gestattet keinen Schluss auf eine Allianzkolonie, insofern damit eine Vergesellschaftung von Königinnen verschiedener Arten (oder wenigstens verschiedener

Rassen) gemeint ist. Es lag hier nur ein Fall von Pleometrose, nicht von Allometrose vor, da beide Königinnen *sanguinea* waren. Die Anwesenheit der jungen *rufibarbis*-Arbeiterinnen und Puppen ist wahrscheinlich durch Puppenraub zu erklären von Seite der beiden *sanguinea*-Königinnen, welche nach dem Paarungsfluge in ein und dieselbe schwache, ganz junge *rufibarbis*-Kolonie eingedrungen waren, die Besitzer vertrieben und der Puppen sich bemächtigt hatten. Es würde sich also in diesem Falle um eine Koloniegründung durch Puppenraub der *sanguinea*-Weibchen handeln.

Es ist sogar möglich, dass diese Schweizer *sanguinea*-Kolonie überhaupt keine junge, im Entstehen begriffene Kolonie war, sondern ein Teil einer alten, im Aussterben begriffenen Kolonie. Ich habe wiederholt in *Lomechusa*-Bezirken solche kleine *sanguinea*-Kolonien getroffen, die oft nur noch wenige, kleine Arbeiterinnen und mehrere alte, aber magere Königinnen besaßen. (Siehe im dritten Teil dieser Arbeit.) Wie dieselben durch die *Lomechusa*-Zucht zustande kommen, habe ich an anderer Stelle<sup>9)</sup> näher erklärt. Dass es sich in dem von Viehmeyer erwähnten Falle um eine solche Kolonie handelte, wird dadurch noch wahrscheinlicher, dass in dem Versuchsneste, worin er dieselbe hielt, immer nur vereinzelte Eier erschienen, die bald wieder aufgefressen wurden (Heft 12, S. 391). Falls diese Erklärung zutrifft, so stammten die anwesenden jungen *rufibarbis* und deren Puppen aus einem Sklavenraube der *sanguinea*-Arbeiterinnen, die eine noch ganz junge *rufibarbis*-Kolonie geplündert hatten.

Die zweite obenerwähnte Beobachtung Viehmeyer's bezieht sich dagegen wohl sicher auf eine junge *sanguinea*-Kolonie, und zwar auf eine durch Allometrose gegründete. Die *sanguinea*- und die *fusca*-Königin hatten nach dem Paarungsfluge in derselben Erdhöhle unter einem Steine Zuflucht gesucht und sich anfangs friedlich vertragen, wobei die *fusca*-Königin nicht bloß ihre eigenen Eier, sondern auch die von der *sanguinea*-Königin gelegten pflegte und aufzog. Als die Larven in das Puppenstadium gekommen waren, vollzog sich die Trennung der beiden Kolonien. Die *sanguinea*-Königin behielt außer ihren eigenen Puppen auch noch einige *fusca*-Puppen bei sich, und die aus letzteren von ihr erzogenen *fusca* blieben fortan als Hilfsameisen bei ihr, während die von der *fusca*-Königin erzogenen *fusca*-Arbeiterinnen zu dieser sich hielten. Genannte Erklärung des vorliegenden Falls ist wohl die allerwahrscheinlichste.

Auf die von Viehmeyer angestellten Experimente über die

9) Die Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg, III. Teil, S. 46 u. 51 ff. (Arch. trimestr. Institut. Grand-Ducal, T. IV, 1909, Fasc. 3 u. 4.)

Allianz zwischen verschiedenen *sanguinea*-Weibchen und zwischen *sanguinea*- und *fusca*-Weibchen gehe ich hier nicht näher ein, sondern teile nur ihr Ergebnis mit. Die *sanguinea*-Weibchen benahmen sich anfangs gegeneinander friedlich; die Kämpfe begannen jedoch, als ihnen Arbeiterpuppen von *fusca* gegeben worden waren, und endeten mit dem Tode von dreien unter 4 Weibchen. Zwischen den Weibchen von *sanguinea* und *fusca* kam es mehrmals zu einer dauernden Allianz nach vorübergehenden Feindseligkeiten.

Schon 1906 (Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie, 3. Aufl., S. 403, Anm. 1) hatte ich geschrieben: „Forel's ‚Allometrose‘ (Bündnis zwischen Königinnen fremder Arten) bietet wenigstens auch eine Entstehungsmöglichkeit für gemischte Kolonien von *Formica*-Arten.“ Diese Annahme stützte sich auf die Versuche mit einem *pratensis*- und einem *rufibarbis*-Weibchen, welche unter einem Steine beisammen gefunden worden waren und auch in dem Beobachtungsneste sich alliierten<sup>10)</sup>. Viehmeyer's Hypothese, dass die Koloniegründung von *Formica sanguinea* wenigstens manchmal durch Allometrose erfolge, entspricht daher auch meinen Anschauungen. Immerhin dürfte dieser Fall tatsächlich ein recht seltener sein. Unter den mehr als 400 *sanguinea*-Kolonien, die ich bei Exaten in Holland von 1884—1899 untersuchte, befand sich keine einzige, die auf eine Entstehung durch Allometrose hindeutete, indem auch die jüngsten Kolonien bereits eine beträchtliche Zahl alter *fusca*-Arbeiterinnen als Hilfsameisen besaßen<sup>11)</sup>. Diese Befunde sind für die Allianzhypothese noch weniger günstig als für die Raubhypothese, wie sie wiederum für letztere weniger günstig sind als für die Adoptionshypothese.

b) Ich komme nun zu Viehmeyer's Stellung gegenüber der phylogenetischen Frage: In welcher Beziehung stehen sozialer Parasitismus und Dulosis zueinander?

„Der Satz (Emery's), ein Parasit kann nie zu einem Räuber werden, wohl aber ein Räuber zu einem Parasiten, ist mir sehr sympathisch, aber ich möchte ihn nun nicht gleich wieder zum Grundsteine einer neuen Hypothese nehmen.“ Diese Worte Viehmeyer's (S. 353—354) bezeichnen seine etwas schwankende Stellung in der vorliegenden Frage. Seine Sympathie neigt sich der Emery'schen Hypothese von dem primitiven Raubweibchenstadium zu, aber er will sich doch nicht mehr auf sie stützen. Gegen meine Hypothese, dass bei *Formica* die Dulosis aus einem fakultativen Anfangsstadium des temporären sozialen Parasitismus hervorgegangen sei, erhebt er folgendes Bedenken: Auch die fakultative Kolonie-

10) Näheres hierüber ist mitgeteilt in: Weitere Beiträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei, Biol. Centralbl. 1908, S. 361—363.

11) Vgl. hierüber 1905, Ursprung und Entwicklung der Sklaverei, S. 202 ff.

gründung durch Adoption bedeutet „den Anfang der parasitischen Degeneration“, diese Entwicklungsrichtung muss daher „naturgemäß abwärts führen“, „und es ist schwer zu verstehen, wie dieselbe Form, deren Schwäche durch die Adoption verbürgt ist, sich andererseits zu einem so starken Räuber wie *F. sanguinea* entwickeln konnte.“

Zur Lösung dieser Bedenken dürften folgende Erwägungen dienen:

Der Grundsatz „Ein Parasit kann nie zu einem Räuber werden, wohl aber ein Räuber zu einem Parasiten“, klingt auch mir recht sympathisch; aber er ist trotzdem, wie ich (1909, S. 589—590) gezeigt habe, leider im vorliegenden Falle nichts weiter als ein Trugschluss, der auf dem Doppelsinn des Wortes „Parasit“ beruht. Wenn man nämlich die abhängige Koloniegründung der Weibchen von *F. rufa* — sei es nun ihre Abhängigkeit von der Mitwirkung eigener oder fremder Arbeiterinnen — als „parasitische Koloniegründung“ bezeichnet, so gebraucht man offenbar das Wort „Parasitismus“ in einem ganz anderen Sinne, als wenn man von einem Parasiten im engeren Sinne spricht, bei welchem man den Begriff der organischen und psychischen Degeneration mit einschließt. Es wäre daher eigentlich richtiger, bei den temporär gemischten Kolonien von einer abhängigen Koloniegründung und nicht von einer parasitischen zu reden; dadurch würden die Missverständnisse, die durch das Wort „Parasitismus“ hineingetragen werden, leichter vermieden; aber man hat nun einmal den Namen „parasitisch“ dafür gewählt.

Wie verfehlt die Schlussfolgerung ist: „Aus einem Parasiten kann nie ein Räuber werden, wohl aber ein Räuber zu einem Parasiten; also kann auch die parasitische Koloniegründung niemals zur Entstehung der Sklavenzucht bei den Ameisen führen“ — erhellt, wie mir scheint, ganz handgreiflich aus folgendem, noch „evidenteren“ Parallelsatz: „Aus einem Parasiten kann niemals ein selbständig lebendes Tier werden, wohl aber aus einem selbständig lebenden Tier ein Parasit; also kann auch die parasitische Koloniegründung niemals zur Bildung selbständiger, ungemischter Ameisenkolonien führen.“

Dass die letztere Schlussfolgerung falsch ist, liegt auf der Hand. Denn sie widerspricht einfachhin allen Beobachtungstatsachen über die Ontogenese der temporär gemischten Kolonien, welche sämtlich „parasitisch“ beginnen, um sich dann „selbständig“ weiter zu entwickeln, nachdem die ursprünglichen Hilfsameisen ausgestorben sind! Am klarsten zeigt sich die Widersinnigkeit jener Schlussfolgerung an der Koloniegründung von *F. rufa*, deren Weibchen sich, wenn sie nach dem Paarungsfluge keinen eigenen Arbeiterinnen begegnen, bei *fusca*-Arbeiterinnen aufnehmen lassen. Aus dieser

„parasitischen Bettlerexistenz“ gehen doch tatsächlich riesig volkreiche *rufa*-Kolonien hervor, welche unbestreitbare „Großmächte“ in der Ameisenwelt sind durch ihre Volkszahl, durch den Umfang ihrer Nestbauten und ihrer Nestbezirke!

Wer somit a priori aus dem Axiom „aus einem Parasiten kann niemals ein selbständig lebendes Tier werden, sondern nur aus einem selbständig lebenden Tiere ein Parasit“ die Unmöglichkeit beweisen wollte, dass aus temporär parasitischen Kolonien selbständige Kolonien werden können, würde offenbar im Irrtume sein. Genau ebenso verkehrt ist es aber, aus dem parallelen Axiom „aus einem Parasiten kann niemals ein Räuber werden, sondern nur aus einem Räuber ein Parasit“ irgend etwas a priori beweisen zu wollen gegen die Möglichkeit, dass aus einem Anfangsstadium des sozialen Parasitismus die Sklavenzucht bei den Ameisen sich entwickelt haben könne. Sehen wir doch auch hier wiederum tatsächlich, dass aus der parasitischen Koloniegründung der Weibchen von *Polyergus rufescens* die auf dem Höhepunkt der Dulosis stehenden Amazonenkolonien ontogenetisch hervorgehen. Ebenso geht bei der gelegentlichen Koloniegründung von *F. sanguinea* durch Allometrose aus einem parasitischen Anfangsstadium eine Raubkolonie hervor.

Vielleicht erwidert man hierauf, es handle sich bei unserem Problem nicht um sekundäre Anpassungen, wie sie die heutige Ontogenese der parasitischen und sklavenhaltenden Kolonien aufweist, sondern um die Frage: welche Koloniegründung ist primärer, ursprünglicher, die parasitische oder die dulotische? Die Antwort hierauf, welche die Tatsachen uns geben, lautet: keine von beiden ist primär, beide sind sekundär; denn beide sind abzuleiten von der ursprünglichen, selbständigen Form der Koloniegründung durch die befruchteten Weibchen. An diese primäre Form schließt sich aber bei *Formica* ein fakultatives Adoptionsstadium der Koloniegründung viel naturgemäßer an als ein Raubweibchenstadium, wie ich im ersten und zweiten Kapitel meiner letztjährigen Arbeit näher gezeigt habe.

Es wäre daher wünschenswert, dass man das theoretische Axiom „aus einem Räuber kann kein Parasit werden, sondern nur umgekehrt“, endlich einmal bei der Frage nach dem Zusammenhange zwischen Sklaverei und sozialem Parasitismus der Ameisen aus dem Spiele ließe; denn es besitzt im vorliegenden Falle doch gar keinen praktischen Wert.

(Fortsetzung folgt.)

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: [30](#)

Autor(en)/Author(s): Nüsslin Otto

Artikel/Article: [Zur Biologie der Gattung Mindarus Koch. 440-464](#)