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

Nachträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen[1]).

(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 $2^1/_2$ cm tiefen und $1^1/_2$ 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 Entwickelung 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.

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

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. Buttel und Mràzek 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[2]).

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 *Prenolopis longicornis* Ltr. (Ztschr. f. wiss. Insektenbiologie 1907, Heft 10—12).

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

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[3]) eine polygyne Kolonie von *F. rufibarbis* Var. *fusco-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[4]), 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 laevinodis*. Die Verbindungen der Kammern untereinander waren durch kleine Korkstücke unterbrochen. Letztere wurden allmählich von den *fusca* durchnagt. 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 umherzerrten. 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.

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

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 Herbste 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)[5]. 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 *rufo-truncicola*-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*.

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

rufo-truncicola-Kolonie bei Derenbach (N. Luxemburg) 1906 ist dagegen nicht durch primäre Allometrose zu erklären (siehe unten bei 2 a²).

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. *rufo-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 Entwickelung 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 *rufo-pratensis*-Kolonien, während *rufo-truncicola*- oder *truncicolo-pratensis*-Kolonien sehr selten sind. Da ferner nach den Mendel'schen 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, 1 b).

Viertens durch sekundäre Allometrose, die auf Adoption beruht (siehe unten bei II, 2 a²).

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

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

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[1]. 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[2]. 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 *rufo-truncicola*-Kolonie bei Derenbach (N. Luxemburg) zu erklären[6]), 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[7]) —, und dann gehörte dieselbe einer durch Kreuzung entstandenen Bastardform *rufo-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 *rufo-truncicola*-Königin war. Ich halte letztere Erklärung für die wahrscheinlichere. Leider war eine nähere Untersuchung des von einem *rufa*-ähnlichen Haufen überragten Nestinnern 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.

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

selbe zwischen den soliden Steinplatten einer Mauer sich befand. Das Nest lag am Fuße des von zahlreichen *rufa*-Nestern (Riesenkolonie) bewohnten „Ameisenberges“ [8]). 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 Entwickelung der Sklaverei, 1905, S. 197.

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

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 *rufo-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. 201ff.; 1908, S. 369ff.; 1909, S. 589ff. u. 598ff.)

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

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

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[9]) 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. Instit. Grand-Ducal, T. IV, 1909, Fasc. 3 u. 4.)

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

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 Entwickelungstheorie, 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[10]). 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[11]). 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 Entwickelung der Sklaverei, S. 202ff.

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

gründung durch Adoption bedeutet „den Anfang der parasitischen Degeneration", diese Entwickelungsrichtung 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" Parallelsatze: „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

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

„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.)

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

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: 30

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

Artikel/Article: Nachträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen. 453-464