

lich gar nicht erkennen. Alle Angaben über die Getrenntgeschlechtlichkeit von *Stich. clepsinoïdes* sind aber ohne Schnittmethode ausgeführt worden, da sie meistens von alten Autoren stammen. Falls die Richtigkeit meiner Voraussetzung sich herausstellen würde (es kann nur durch das Auffinden von *Stich. graecense* in den für *Stich. clepsinoïdes* angegebenen Orten geschehen), so hätten wir in *Stich. graecense* eine Art, welcher eine sehr weite geographische Verbreitung zukommt. Weiteres Nachsuchen der Nemertinen in verschiedenen Flüssen, Seen und Teichen wird überhaupt vermutlich ergeben, dass unsere Tiere keine so seltene Erscheinung im Süßwasser sind, wie man gewöhnlich annimmt¹²⁾.

Die Frage nach der Abstammung von Süßwassernemertinen ist von Montgomery¹³⁾ und de Guerne (op. cit.) besprochen worden. Dass die Süßwasserformen von den marinen abstammen, ist natürlich ohne weiteres anzunehmen; und zwar ist es wahrscheinlich, dass die Vertreter der artenreichen marinen Gattung *Prostoma* (*Tetrastemma*) als Vorfahren der *Stichostemma*-Arten angesehen werden können.

Sind nun die Vertreter der Gattung *Stichostemma* als Relikten oder als Eindringlinge in die Süßwasserbecken anzusehen? Diese Frage ist natürlich nicht leicht zu beantworten; für *Stich. graecense* muss sie, meiner Ansicht nach, im letztgenannten Sinne entschieden werden, da Reliktennatur der Wasserbecken, in welchen *Stich. graecense* vorkommt, nicht angenommen werden kann. Die Fähigkeit der Enzystierung kann eine gewisse Rolle in der passiven Verbreitung der Nemertine spielen.

St. Petersburg, den 17. März 1910.

Ontogenetische und phylogenetische Betrachtungen über die parasitische Koloniegründung von *Formica sanguinea*.

Von H. Viehmeyer, Dresden.

Seitdem im Jahre 1905 von Wheeler und Wasmann der temporäre Parasitismus der *Formica*-Arten *consocians* und *truncicola* nachgewiesen worden ist, mühen wir uns, die Gründungsgeschichte der Kolonien von *F. sanguinea* klarzustellen. Man kann nicht be-

12) Nach einer mündlichen Mitteilung von Prof. F. Doflein ist auch in der Umgegend von München eine Nemertine (möglicherweise ebenfalls *Stich. graecense*) in einem Tümpel gefunden worden. Ich möchte noch zufügen, dass in der neulich erschienenen „Süßwasserfauna Deutschlands“, herausgeg. von A. Brauer (Heft 19, Nemertini, von R. Hartmeyer, 1909) keine weiteren Angaben über das Auffinden von Süßwassernemertinen in Deutschland vorliegen. (Zusatz bei der Korrektur.)

13) The Derivation of the Freshwater and Land Nemerteans and allied Questions. Journal of Morphology, v. X, 1895.

haupten, dass dieses Mühen ganz vergebens gewesen ist; zu vollkommen sicheren und eindeutigen Ergebnissen hat es aber bis jetzt noch nicht geführt. Zweifellos ist heute nur eins: die Unmöglichkeit der selbständigen Koloniegründung von *F. sanguinea*. Vom Hochzeitsfluge kommende junge Weibchen, die man einzeln in kleinen, mit feuchter Erde beschickten Gläsern hält, sterben regelmäßig nach kürzerer oder längerer Frist, ohne zur Koloniegründung gekommen zu sein. Reste der zur selbständigen Koloniegründung gehörigen Instinkte sind allerdings bei ihnen noch zu erkennen. Die Weibchen beschäftigen sich mit Erdarbeiten, aber ihre Tätigkeit macht den Eindruck des Planlosen. Ganz selten nur kommt es zur Eiablage. Die Eier werden an irgendeiner Stelle des Behältnisses verloren und entweder vernachlässigt oder gefressen. Auch die auf die Pflege der ersten Stadien der Brut bezüglichen Instinkte sind noch nicht völlig erloschen. Ich sah, dass ein *sanguinea*-Weibchen bei einer Störung zwei am Vortage gelegte Eier ergriff und in den Kiefern forttrug. Dass alle diese Instinktrudimente aber nicht zur Aufzucht der eigenen Brut ausreichen, beweisen meine Versuche mit ganz jungen *sanguinea*- und *fusca*-Larven, die ich befruchteten Weibchen der Raubameisen zur Pflege gab. Die Weibchen kümmerten sich nicht um sie oder betrachteten sie als Beutetiere und fraßen sie auf. Anders verhielten sie sich halb- und ganzerwachsenen Larven gegenüber; diese wurden regelrecht eingebettet. Die fertigen Puppen wurden aber bei weitem nicht mit der Sorgfalt behandelt, die wir an den Weibchen der Arten mit selbständiger Koloniegründung wahrnehmen. Von einer eigentlichen Brutpflege kann also bei den Weibchen von *F. sanguinea* keine Rede sein. Morphologisch findet diese Untüchtigkeit zur Aufzucht der eigenen Brut ihren Ausdruck in der relativ geringen Größe der Weibchen und dem sehr wenig umfangreichen Hinterleibe.

Die abhängige Koloniegründung ist damit für *F. sanguinea* sichergestellt; es fragt sich nur, in welcher Form sie vor sich geht.

Drei Arten der Koloniegründung von *F. sanguinea*.

In Analogie von *F. consocians* und *truncicola* schrieb man den Weibchen von *F. sanguinea* zunächst das Verfahren der temporär parasitischen Arten zu. Die befruchteten Weibchen sollten also in königinnenlose *fusca*- oder *rufibarbis*-Kolonien eindringen und von den fremden Arbeitern adoptiert werden. Wheeler's¹⁾ und meine²⁾ Experimente schienen dieser Auffassung zu widersprechen. Nach ihnen hatten die *sanguinea*-Weibchen genau denselben räuberischen

1) On the Founding of Colonies by Queen Ants. Bull. Am. Mus. of Nat. Hist. New-York 1906, Vol. XXII, Art. IV, pp. 33—105.

2) Zur Koloniegründung der parasitischen Ameisen. Biol. Centralbl. XXVIII, Nr. 1, 1908.

Charakter, wie er sich durch die bekannten Sklavenjagden bei den Arbeitern der Art dokumentiert. Die Weibchen drangen in die kleinen Versuchskolonien ein, raubten die Puppen und töteten die Arbeiter. Von Adoptionsneigungen war nichts zu bemerken. Das Hauptinteresse der *sanguinea*-Weibchen war gar nicht den Arbeitern, sondern den Puppen der Sklavenart zugewandt, die sie ihren rechtmäßigen Besitzern abnahmen, sammelten, bewachten, und gegen die Angriffe ihrer früheren Eigentümer verteidigten.

Leider geben uns die Beobachtungen in freier Natur nur wenig Anhaltspunkte zur Klärung der Streitfrage. In nur ganz vereinzelt Fällen ist es uns gelungen, frisch gegründete Kolonien von *F. sanguinea* aufzufinden, und dieses geringe Beobachtungsmaterial lässt nicht einmal eine eindeutige Erklärung zu.

Wasmann³⁾ berichtet, „dass die jüngsten *sanguinea*-Kolonien, die er während 16 Jahren bei Exaeten fand, stets eine beträchtliche Anzahl alter *fusca*-Arbeiterinnen, aber keine *fusca*-Kokons mehr besaßen. Die jüngste Kolonie (23. Mai 1889) enthielt etwa 90 *fusca* und nur 5 frischentwickelte *sanguinea* mit der Königin der letzteren“. Von einem anderen Funde sagt er⁴⁾: „Am 15. September 1887 fand ich, ebenfalls bei Exaeten, eine kleine *sanguinea-fusca*-Kolonie, in welcher die *sanguinea*-Arbeiterinnen höchstens 100, die *fusca*-Arbeiterinnen, lauter sehr große und schöne Individuen, etwa 200 betrug. Die Königin war ein *sanguinea*-Weibchen, die *sanguinea*-Arbeiterinnen durchschnittlich klein und teilweise noch unausgefärbt, die *fusca* dagegen sämtlich vollkommen ausgefärbte alte Individuen.“

Bei der Bewertung dieser Beobachtungen ist zunächst in Rechnung zu stellen, dass sie zu einer Zeit gemacht worden sind, als man sich noch nicht mit der abhängigen Koloniegründung von *sanguinea* beschäftigte. Es ist daher leicht möglich, dass in den Tagebuchnotizen das eine oder das andere für die Erklärung wertvolle Momente nicht die Würdigung fand, die ihm heute zuteil werden müsste.

Das Schwergewicht ruht auf der großen Zahl und dem Alter der *fusca*-Sklaven. Liegt hier kein Irrtum vor, so muss ich Wasmann beistimmen, wenn er glaubt, dass diese Kolonien durch Adoption der *sanguinea*-Weibchen bei *fusca* entstanden sind. Allerdings denke ich mir die Adoption so, dass die *sanguinea*-Weibchen in einer vollständigen *fusca*-Kolonie Aufnahme fanden, dort das Weibchen töteten und sich an seine Stelle setzten.

Nun zeigen aber meine Experimente vom Jahre 1908 deutlich, dass auch noch eine andere Möglichkeit der Koloniegründung be-

3) Weitere Beiträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen. Biol. Centralbl. XXVIII, 1908, p. 370.

4) Ursprung und Entwicklung der Sklaverei bei den Ameisen. Biol. Centralbl. XXV, 1905, p. 203.

steht, nämlich die durch Puppenraub. Die Weibchen dringen in kleine Kolonien oder Koloniefragmente von *F. fusca* (*rufibarbis*) ein, rauben einige Puppen und erziehen sich daraus Hilfsameisen, mit deren Unterstützung dann die *sanguinea*-Brut aufgezogen wird. Noch heute erfreut sich eine der vielen im Versuchsneste auf diese Weise erzielten Kolonien in meinem Garten des besten Wohlseins. Sie war kurz nach dem Ausschlüpfen der *fusca*-Arbeiterinnen in Freiheit gesetzt worden, überwinterte gut und gedieh ohne irgendwelche Unterstützung (Puppengaben)⁵⁾. Wie ich schon letzthin hervorgehoben habe, schätze ich die Beweiskraft unserer Experimente nicht allzuhoch ein. Bei dem mehr oder weniger hypothetischen Charakter dieser Auseinandersetzung muss aber doch auch diese Möglichkeit erwogen werden, zumal sie dem Charakter der Art am meisten entspricht. Zu betonen ist, dass bei dieser Form der Koloniegründung die Beobachtung in der freien Natur stets versagen muss, da hinterher kaum festgestellt werden kann, ob die älteren Arbeiterinnen der Hilfsameisen aus geraubten Puppen stammen oder ob sie die Königin adoptierten.

Kürzlich habe ich diesen beiden Formen der Koloniegründung eine dritte zugesellt⁶⁾. Das befruchtete *sanguinea*-Weibchen gesellt sich zu einem ebensolchen *fusca*- oder *rufibarbis*-Weibchen, das die beiderseitigen Gelege aufzieht. Hat die Brut das Puppenstadium erreicht, so tritt eine Separierung der Kolonien ein. Die Beobachtungsgrundlagen für diese neue Hypothese sind zwei ganz junge *sanguinea*-Kolonien, die eine mit *rufibarbis*, die andere mit *fusca* als Hilfsameisen. In beiden Fällen war die Zahl der Arbeiterinnen, namentlich gegenüber den Wasmann'schen Beobachtungen außerordentlich gering, ihre Größe auffallend klein und die Herrenart nicht jünger, bei der einen Kolonie sogar ca. 14 Tage älter als die Sklavenart. In der *sanguinea-fusca*-Kolonie war noch das *fusca*-Weibchen vorhanden.

Der Hinweis auf das Alter der Hilfsameisen genügt allein, um zu erkennen, dass hier weder von Adoption noch von Puppenraub die Rede sein kann. Die einzige mir mögliche Erklärung ist eben die Allianz der Weibchen.

Ich habe in verschiedenen Experimenten mit Erfolg versucht, *sanguinea*- und *fusca*-Weibchen zu alliiieren und will hier nur einige Worte zur weiteren Charakterisierung dieser Allianz hinzufügen. Das Benehmen der *sanguinea*-Weibchen glich fast durchaus dem befruchteter Weibchen von *truncicola* unter *fusca*-Arbeiterinnen; es unterschied sich von ihm nur dadurch, dass die *sanguinea* nicht

5) Über das weitere Schicksal der Kolonie siehe Nachtrag p. 579.

6) Beobachtungen und Experimente zur Koloniegründung von *Formica sanguinea* Latr. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. V, 1909. Heft 11 u. 12.

ganz so duldsam gegen die Angriffe der *fusca*-Weibchen waren. Hinter aller Friedlichkeit schien doch immer die überlegene Kraft zu stehen, die durch zu starke Abwehr herausgefordert, dem *sanguinea*-Weibchen naturgemäß zum Siege verhelfen musste. Der schließliche Friede beruhte also bei den beiden Alliierten nicht auf vollkommen gleicher psychologischer Basis. Die offenbare Stärke gab dem Gebahren der *sanguinea* etwa das eines siegreichen, aber großmütigen Feindes; die Ohnmacht der *fusca* prägte ihrem Benehmen eine gewisse Hilflosigkeit und Ergebung in das Unabänderliche auf. Dieses eigentümliche Verhältnis kam auch sehr deutlich darin zum Ausdruck, dass Beleckungen, überhaupt Liebkosungen, nur von seiten der *sanguinea* wahrgenommen wurden, die *fusca* verhielten sich ganz passiv.

Leider ist es mir bis jetzt noch nicht gelungen, die Versuche bis zur Separierung der Kolonien fortführen zu können. Bei meinem letzten Experimente starb das *sanguinea*-Weibchen, als fünf Puppen fertig waren. Die Todesursache war nicht zu ermitteln. An der Brutpflege hatte das Raubameisenweibchen nicht teilgenommen. Es hielt sich gewöhnlich außerhalb, aber in nächster Nähe des kleinen Erdloches auf, in dem das *fusca*-Weibchen seinen Pflichten oblag. Bei Störungen verschwand es schleunigst unter der Erde. Als die ersten Puppen fertig waren, trat eine Änderung in dem Verhalten des *sanguinea*-Weibchens insofern ein, als es von jetzt ab öfter als bisher in dem gemeinsamen Neste weilte. Niemals aber sah ich beide Weibchen Leib an Leib gedrückt, wie es vor der Eiablage recht häufig, während der Brutpflege seltener zu bemerken war. Immer saßen sie, durch das Puppen- und Larvenhäufchen getrennt, einander gegenüber. *Fusca* hatte den hinteren Teil des Erdloches, *sanguinea* den vorderen besetzt. Streitigkeiten habe ich nicht bemerkt. Eine Änderung in dem gegenseitigen Verhalten war aber unverkennbar auch aus der großen Ängstlichkeit zu schließen, mit der das *fusca*-Weibchen jede Berührung mit dem von *sanguinea* vermied. Öfter fand ich auch das Puppenlager in zwei getrennte Häufchen gesondert, deren jedes von einem Weibchen bewacht wurde. Die Trennung ist wohl von *sanguinea* ausgegangen; denn sowie das Raubameisenweibchen seine Puppen auf einen Augenblick verließ, versuchte *fusca* dieselben den ihrigen wieder hinzuzufügen. Allem Anscheine nach stand also die Separierung der beiden Kolonien nahe bevor. Nach dem Tode der *sanguinea* wurde das *fusca*-Weibchen recht lebendig. Leider fraß es aber einige Tage später zwei Puppen auf, ohne dass es mir festzustellen möglich war, welcher Art sie angehörten. Die Artangehörigkeit der übrigen drei Puppen steht noch aus⁷⁾.

7) Siehe Nachtrag p. 580.

Nach unseren bisherigen Erfahrungen müssen wir also drei verschiedene Möglichkeiten der Koloniegründung von *F. sanguinea* annehmen: durch Adoption, durch Puppenraub und durch Allianz mit darauffolgendem Puppenraube. Diese drei Formen der abhängigen Koloniegründung folgen aber nicht derart aufeinander, dass eine die andere ablöst, sie sind auch nicht direkt auseinander entstanden, sondern wir haben in ihnen augenscheinlich nichts anderes zu sehen als Anpassungen an die jeweiligen Verhältnisse, in denen sich die zur Koloniegründung benötigten Hilfsameisen befinden.

Die befruchteten Weibchen von *sanguinea* brauchen zur Gründung ihrer Kolonien die Hilfe der *fusca* oder *rufibarbis*. Welchen Weg sie bei der Koloniegründung einschlagen müssen, hängt von den Hilfsameisen ab. Treffen die Raubameisenweibchen auf eine schwache Hilfsameisenkolonie mit Puppen, so gelingt es ihnen wohl auch heute noch, durch Raub einige Puppen in Besitz zu bekommen, die sie zu Ammen ihrer zukünftigen Brut erziehen. Meinen Beobachtungen nach scheint der Hochzeitsflug von *sanguinea* etwas später als der von *fusca* stattzufinden. Es ist daher leicht möglich, dass die Raubameisenweibchen schon erste Kolonieranlagen von *fusca* fanden, deren Brut bereits bis zum Puppenstadium gelangt war. Hier war die Beraubung natürlich sehr leicht. Andere noch nicht so weit gediehene Koloniefänge der Hilfsameisen gaben keine Möglichkeit mehr zum Puppenraube. Den Weibchen dieser Kolonien zwangen die Raubameisen ihre Gegenwart bis zu dem Zeitpunkte auf, wo deren Larven zur Einbettung kamen und beraubten sie dann. Daraus mag sich allmählich die Gewohnheit entwickelt haben, sich dem Weibchen der Hilfsameisen zu alliiieren und ihm die Aufzucht der eigenen Eier in Gemeinschaft mit denjenigen der Sklavenart zu überlassen.

Wesentlich anders liegen die Verhältnisse, wenn die *sanguinea*-Weibchen auf eine starke Kolonie von Hilfsameisen stoßen. Der Puppenraub hat hier keine Aussicht auf Gelingen. Die Weibchen müssen darum ganz andere Wege gehen und auf friedlichem Wege zu erreichen suchen, was die Kraft nicht mehr erzwingen kann. Vorbereitet mag die Koloniegründung mittelst Adoption durch die Allianzbestrebungen sein. Andererseits liegt in der Überzahl der Hilfsameisen ganz allein schon eine psychologische Nötigung zu einem anderen Verhalten der Weibchen, so dass die Koloniegründung durch Adoption den anderen beiden Arten gegenüber nicht gar so einzigartig dasteht.

Wir müssen jetzt noch die Frage erörtern, wie sich die Phylogenie der parasitischen Koloniegründung von *F. sanguinea* gestaltet.

Zur Phylogenie der parasitischen Koloniegründung von *F. sanguinea*.

Wasmann vertritt bekanntlich den Standpunkt, dass die Raubstaaten von *F. sanguinea* ontogenetisch und phylogenetisch aus Adoptionskolonien hervorgegangen sind. Er leitet *F. sanguinea* von *F. rufa* ab, wenigstens sollen die Raubameisen ein *rufa*-ähnliches Stadium durchgemacht haben. Die Schweizer Beobachtungen Wheeler's⁸⁾ lassen kaum einen Zweifel darüber, dass *rufa* ihre Kolonien durch Adoption gründet; sie ist also gleich ihren beiden Rassen: *pratensis* und *truncicola* eine temporär parasitische Art. Diese Ableitung der *sanguinea* von parasitischen Vorfahren benutzt Wasmann erstens, um eine psychologische Erklärung für die Entstehung der Sklaverei zu geben und zweitens, um die Entstehung des sozialen Parasitismus bei den Raubameisen zu begründen.

Schon Darwin⁹⁾ hat versucht, die Entwicklung des eigenartigen Sklavereinstinktes zu erklären. Er meint, dass die Puppen ursprünglich nur als Futter eingetragen wurden. Als sich aber die zufällig aufgezogenen fremden Ameisen der Kolonie als nützlich erwiesen, wurde die Gewohnheit, Puppen als Futter einzusammeln, durch die natürliche Zuchtwahl verstärkt und für den Zweck, Sklaven zu erziehen, abgeändert und dauernd befestigt.

Wasmann¹⁰⁾ betont dagegen, dass aus dem zufälligen Vorkommnis der Aufzucht fremder Puppen kein erblicher Instinkt entstehen könne, weil die Königinnen der Kolonien an der Ausübung des neuen Instinktes nicht teilnahmen, ihn also auch nicht vererben konnten. Eine indirekte Selektion durch Auswahl jener Kolonien, in deren Keimesanlage die Fähigkeit zur Erziehung von Arbeiterinnen, welche die neuen Instinktanlagen besaßen, zufällig vorhanden war, sei zu umständlich und zu weit hergeholt. Seiner Ansicht nach wurde der Grund für den Sklavereinstinkt in dem *rufa*-ähnlichen Adoptionsstadium gelegt. In diesem hypothetischen Stadium der unselbständigen Koloniegründung erwarten die *sanguinea* erst die instinktive Neigung, Arbeiterpuppen eben jener fremden Ameisenarten zu rauben und aufzuziehen, mit deren Hilfe sie ihre Kolonien heute gründen.

Nun ist aber die Aufzucht fremder Puppen in den Kolonien der Raubameisen durchaus kein zufälliges Ereignis, sondern mit Naturnotwendigkeit durch die aufblühenden räuberischen Gewohnheiten gegeben. Die Überfälle der zu Ernährungszwecken geraubten

8) Observations on some European ants. Journ. New-York, Gent. Soc. XVII, Nr. 4, Dezember 1909.

9) Entstehung der Arten, Reclam, p. 350.

10) Ursprung und Entwicklung . . . , p. 120 u. 281. — Weitere Beiträge . . . , p. 439. — Über den Ursprung des sozialen Parasitismus, der Sklaverei und der Myrmekophilie bei den Ameisen. Biol. Centralbl. XXIX, 1909, p. 626.

Brut drängte ganz von selbst zu der Aufzucht. Ermöglicht wurde sie durch die nahe Verwandtschaft von Räubern und Beraubten, die ein Übergreifen der Brutpflegeinstinkte auf die im Neste aus schlüpfenden fremden, aber verwandten Arbeiterinnen als sehr naheliegend und durchaus den natürlichen Verhältnissen nicht widersprechend erscheinen lässt. Weiter nahmen die Königinnen von *F. sanguinea* ursprünglich zweifellos an den Raubzügen ihrer Kolonien teil, darauf weisen die noch heute bei ihnen vorhandenen und ausgeübten räuberischen Instinkte hin. Die Weibchen der Raubameisen waren also sehr wohl imstande, den neuerworbenen Sklavereinstinkt zu vererben. Endlich hat Wasmann¹¹⁾ es nicht jederzeit für nötig gefunden, die Entstehung der Sklaverei aus parasitären Gewohnheiten abzuleiten, denn bei *Harpagoxenus* soll, wie auch er annimmt, der Puppenraub aus diebischen und räuberischen Gewohnheiten direkt und ohne Vermittlung eines Adoptionsstadiums entstanden sein.

Wir haben also durchaus nicht nötig, den Sklavereinstinkt von *F. sanguinea* auf einen früheren temporären sozialen Parasitismus zu gründen, und wäre er auch nur ein fakultativer. Wir können vielmehr Darwin ruhig zustimmen; die ursprünglich räuberischen Gewohnheiten der Art genügen vollkommen, um die Entstehung der Sklaverei begreiflich zu finden.

Auch für die Entwicklung des sozialen Parasitismus bei *F. sanguinea* ist ein vorausgegangenes *rufa*-ähnliches Stadium durchaus unnötig. Der soziale Parasitismus ist zweifellos eine Degenerationserscheinung und als solche charakterisiert durch eine relativ schwächliche und kleine Körperkonstitution der betreffenden Weibchen und durch den Mangel der normalen Brutpflegeinstinkte. Überall also, wo dieser soziale Parasitismus auftritt, haben wir es mit einem Herabsinken der Art zu tun, auch dort, wo, wie bei *F. sanguinea* und *Polyergus*, das Räuberhandwerk und die Sklaverei noch in der Aufwärtsbewegung begriffen, resp. auf dem Höhepunkte angelangt sind. Alle diese Arten sind durch die bei der Koloniegründung zutage tretende unbedingte Abhängigkeit von ihren Hilfsameisen in ihrer Ausbreitung stark gehemmt, und je weiter diese Abhängigkeit fortschreitet, desto weniger Aussicht haben sie, ihre Art zu erhalten. Sie sind unrettbar dem Aussterben verfallen. So angesehen, wäre vielleicht die Zweigkoloniebildung von *F. rufa* nicht als eine Einrichtung anzusehen, aus der der soziale Parasitismus der Art resultiert, sondern vielmehr darin ein Mittel zu erkennen, dem Verfall zu begegnen oder doch die Weiterentwicklung zu sichern. Das sind natürlich müßige Betrachtungen, die eigentlich nur den Zweck haben, zu zeigen, dass auch andere Auffassungen möglich sind.

11) Über den Ursprung . . . , p. 632.

Ich kann mir auch nicht denken, dass an der Definition des sozialen Parasitismus als einer Degenerationserscheinung etwas geändert wird, wenn man ihn als äußerst gering ansieht, wie Wasmann¹²⁾ dies bei seiner hypothetischen *rufa*-ähnlichen Vorstufe für *F. sanguinea* tut. Der Parasitismus kann nie so unbedeutend werden, dass er kein Parasitismus mehr ist. Die räuberischen Gewohnheiten der *sanguinea* geben einen viel besseren und natürlicheren Anknüpfungspunkt für die Entwicklung ihres sozialen Parasitismus, als das Zurückgreifen auf die Zweigkolonien von *F. rufa*. Haben wir die Sklaverei allein auf die Raubinstinkte der Art gegründet, so ist es ganz selbstverständlich, dass wir auch die parasitären Gewohnheiten mit diesen in Zusammenhang bringen müssen. Die Sklaverei ist die Ursache des sozialen Parasitismus und nicht umgekehrt.

Ganz allgemein betrachtet scheint es schon wenig einleuchtend, dass ein werdender Parasit der Ahne eines Räubers sein soll. Nach Handlirsch¹³⁾ dürfte allerdings eine derartige Ableitung keine besonderen Schwierigkeiten machen, obwohl er das Ungewöhnliche derselben dadurch betont, dass er sagt, sie scheine auf den ersten Blick absurd. Er selbst lässt ja die höchststehenden Hymenopteren aus den Ichneumoniden entstehen, deren Larven ausschließlich parasitisch leben. „Es erscheint mir der Ableitung der höheren Hymenopteren aus tiefstehenden phytophagen durch Vermittlung parasitischer Formen vom biologischen Standpunkte kein Hindernis entgegenzustehen . . .“ Meines Erachtens besteht hier aber noch ein großer Unterschied. Bei uns handelt es sich um den Parasitismus der Imago, bei Handlirsch um den der Larven. Der Parasitismus der Larven hat aber mit dem des Insekts absolut nichts zu tun. Wir wissen, dass die Larven sich relativ unabhängig von den Imagines durch Anpassungen an besondere Lebensverhältnisse entwickelt haben¹⁴⁾. Der Parasitismus der Ichneumonidenlarven ist also ein sekundärer, der meiner Ansicht nach für die Phylogenie der höheren Hymenopteren bedeutungslos ist und gleich gar nicht in Betracht kommt, wo es sich, wie hier, um den sozialen Parasitismus der Formiciden handelt. Übrigens soll die Urform der Ameisen auch nach Handlirsch eine räuberische gewesen sein, er lässt die Formiciden sich aus scolidenähnlichen Formen entwickeln. Mir scheint, ganz abgesehen von der längst anerkannten Ableitung der Ameisen von den Mutilliden, die Annahme von räuberischen Vorfahren der Ameisen schon allein um deswillen richtig, weil damit der hervorstechendste Charakterzug der Ameisengesellschaften

12) Über den Ursprung . . . , p. 590 in seiner Entgegnung an Emery.

13) Die fossilen Insekten, Leipzig 1906—1908, p. 1282.

14) Vergleiche hierzu: Deegener, Die Metamorphose der Insekten, Leipzig und Berlin 1909.

getroffen wird. Damit wäre nun freilich für die Vorfahren von *F. sanguinea* noch nichts bewiesen.

Welchen Aufschluss gibt uns nun die Ontogenie der Koloniegründung von *F. sanguinea* hierüber? — Wir haben drei verschiedene Wege der Koloniegründung kennen gelernt. Alle drei sind Anpassungen an die unselbständige Koloniegründung, also Entwicklungsstufen des sozialen Parasitismus bei *F. sanguinea*. Obwohl den *sanguinea*-Weibchen heute noch jeder dieser Wege offen zu stehen scheint, zeigen die drei Arten der Koloniegründung uns doch, wie die phylogenetische Entwicklung des sozialen Parasitismus bei den Raubameisen verlaufen ist und welchem Ziele sie zustrebt. Die ursprünglichste Form der Koloniegründung ist offenbar die durch Puppenraub, weil hier noch die der Art eigentümlichen primären räuberischen Instinkte überwiegen. Dann folgt die Verbindung des Puppenraubes mit vorausgehender Allianz. Diese Stufe entspricht schon einer weitergehenden parasitischen Degeneration. Die *sanguinea*-Weibchen erscheinen als relativ schwächliche Wesen, die den Puppenraub nur noch unter gewissen Bedingungen auszuüben vermögen, wenn nämlich an Stelle der Arbeiterinnen eine durch die aufgezwungene Allianz eingeschüchterte Königin der Hilfsameisen tritt. Die dritte Stufe ist die der Adoption mit Tötung der Königin der Sklavenart, also der vollkommene temporäre soziale Parasitismus, wie ihm *F. rufa*, *pratensis*, *truncicola* und jedenfalls auch *Polyergus* huldigen. Dass auch die Amazonenameisen, wenigstens bei uns, ihre Kolonien durch Adoption gründen, darauf scheint mir vor allem Emery's¹⁵⁾ *Polyergus*-Experiment zu deuten, dann aber auch die Tatsache, dass der ganze Charakter der Amazonenweibchen mehr an *F. truncicola* als an *F. sanguinea* erinnert. Bei der Koloniegründung durch Adoption kommen, entsprechend der wieder weiter fortgeschrittenen parasitischen Entartung, die Raubinstinkte der *sanguinea*-Weibchen überhaupt nicht mehr zur Geltung.

Phylogenetisch entsprechen also die Wege der Koloniegründung den verschiedenen Stufen des sozialen Parasitismus, in denen *F. sanguinea* abwärts schreitet. Die Adoption ist gegenüber den beiden anderen die tiefste Stufe, die der soziale Parasitismus bei *F. sanguinea* erreicht hat. Sie steht am Ende der Entwicklung, nicht etwa am Anfang.

Fassen wir die Hauptpunkte unserer Betrachtung noch einmal zusammen:

1. *F. sanguinea* ist ursprünglich eine Raubameise, ihre Sklaverei und ihr sozialer Parasitismus sind direkt aus ihren räuberischen Gewohnheiten, nicht aus einem vorausgegangenem Adoptionsstadium zu erklären.

15) Nuove osservazioni ed esperimenti sulla Formica Amazzone. R. Acc. Sc. Bologna 1909.

2. Sie gründet ihre Kolonien auf drei verschiedene Arten: durch Puppenraub, durch Allianz mit darauffolgendem Puppenraub und durch Adoption.
3. Ontogenetisch erscheinen diese drei Formen der abhängigen Koloniegründung als Anpassungen an die jeweiligen Verhältnisse, in denen sich die zur Koloniegründung benötigten Hilfsameisen befinden.
4. Phylogenetisch entsprechen sie den Stufen, in denen die Degeneration (der soz. Parasitismus) von *F. sanguinea* fortschreitet.

Nachtrag.

Bedauerlicherweise trifft die Korrektur dieser Arbeit mit dem Erscheinen von Wasmann's „Nachträgen zum sozialen Parasitismus“ zusammen. Es wäre mir lieb gewesen, Wasmann hätte meine Darlegungen lesen können, vor allem die Begründung meiner Auffassung der Phylogenie von *Formica sanguinea*; er würde dann gesehen haben, dass ich mich durchaus nicht allein auf das theoretische Axiom: ein Parasit kann nie ein Räuber werden, stütze, sondern meine Schlussfolgerungen vor allem auf den Charakter der Ameise und die ontogenetische Entstehungsgeschichte ihrer Kolonien gründen. Ich fasse *F. sanguinea* als ursprüngliche Raubameise auf, die infolge ihrer räuberischen Gewohnheiten zur Sklaverei und im engsten Anschluss daran zum sozialen Parasitismus gelangt ist. Im Gegensatz zu Wasmann halte ich die Bezeichnung parasitische Koloniegründung für außerordentlich bezeichnend. Dass es sich nicht um einen Parasitismus im engsten Sinne handeln kann, das ist selbstverständlich; aber das Lebensverhältnis der beiden bei der Gründung der Kolonie beteiligten Ameisenarten ist charakterisiert durch die Ausnützung der Hilfsameisen zum Zwecke der Erhaltung der Herrenart. Die Merkmale, die Wasmann für den Parasitismus verlangt, die organische und psychische Degeneration, sind meines Erachtens in der Kleinheit der Weibchen und in dem Verluste der Brutpflegeinstinkte gegeben. Auch die Arbeiter sind entschieden, trotz des Besitzes von mit Kaurand ausgestatteten Kiefern, schon degeneriert und für die ihren Haushalt betreffenden Arbeiten mehr oder weniger untauglich. Das geht sehr deutlich aus der Beobachtung der Seite 572 erwähnten kleinen Versuchskolonie hervor. 1908 war sie durch einen künstlich inszenierten Puppenraub gegründet worden. Sie enthielt ca. 40 *fusca*-Hilfsarbeiter und gedieh im folgenden Jahre (zur Zeit der Niederschrift obigen Manuskriptes) vortrefflich. In diesem Jahre (1910) aber zeigt die kleine Kolonie einen merkwürdigen Stillstand in der Entwicklung. Das alte Nest ist verlassen worden und ein neues unter einem Steine gegründet. Es fehlt dieser Anlage aber fast jede Miniarbeit; es ist einfach die vorhandene Höhlung ausgenützt. Die *fusca*-Sklaven sind alle ge-

storben, die *sanguinea*-Bevölkerung hat sich seit vorigem Jahre nicht vermehrt, und es sind auch nur ein paar mittelgroße Larven und ein kleines Eierpaket vorhanden. Da die Kolonie in meinem Garten ohne jede Störung lebte, aber andernteils auch keine Möglichkeit hat, sich durch Raubzüge neue Hilfsarbeiter zu verschaffen, so kann ich den Grund ihres auffallenden Zurückbleibens in der Entwicklung lediglich in der Abwesenheit von Sklaven suchen.

Wasmann's Parallelsatz: „Aus einem Parasiten kann niemals ein selbständig lebendes Tier werden, wohl aber aus einem selbständig lebenden Tiere ein Parasit; also kann auch die parasitische Koloniegründung niemals zur Bildung selbständiger ungemischter Ameisenkolonien führen,“ scheint mir nicht stichhaltig zu sein. Gewiss kann man die Ameisengenossenschaft einer Kolonie als einen Organismus auffassen, aber man hat in bezug auf die Entwicklung des sozialen Parasitismus zwischen der Degeneration der Weibchen und der der Arbeiter zu unterscheiden. Bei den temporär parasitischen Arten (*F. rufa* u. s. w.) ist zweifellos die Arbeiterschaft viel weniger degeneriert als bei den dulotischen (*F. sanguinea* u. s. w.); infolgedessen ist auch bei den ersteren die Entstehung eines ungemischten Staates noch möglich. Selbständig kann man aber die ungemischten temporär-parasitischen Kolonien auf keinen Fall nennen; denn durch das Aussterben der fremden Arbeiterschaft ist keine neue Kolonie entstanden, und wir können den späteren ungemischten Zustand der Kolonie dem gemischten Anfangsstadium derselben nicht als einen neuen Organismus gegenüberstellen. Richtig gestellt muss der Schlusssatz Wasmann's also lauten: „also kann auch aus einer parasitisch lebenden Ameise niemals eine selbständig lebende werden,“ zumal es sich um phylogenetische Schlussfolgerungen und nicht um ontogenetische handelt.

Zu Seite 573: Da das *fusca*-Weibchen noch eine weitere Puppe auffraß und die beiden überlebenden *fusca*-Arbeiter ergaben, lässt sich leider nicht feststellen, ob *sanguinea*-Puppen ursprünglich vorhanden waren. Ausgeschlossen ist nicht, dass die gefressenen drei Puppen zu *sanguinea* gehörten.

Über Hirnfurchen und Hirnwindungen.

Von L. Stieda.

Es sind in den letzten Jahren einige sehr bedeutungsvolle Abhandlungen auf dem Gebiete der Hirnanatomie erschienen; in den Fachschriften der Neurologen sind diese Abhandlungen genügend berücksichtigt worden, darüber hinaus aber kaum. Das hängt zum Teil davon ab, dass die betreffenden Abhandlungen schwer zugänglich sind, zum Teil auch, weil das größere Publikum, das sich wohl für biologische Fragen interessiert, nicht instande ist, alle Sonderchriften eingehend zu studieren. Deshalb ist es wohl berechtigt,

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): Viehmeyer Hugo

Artikel/Article: [Ontogenetische und phylogenetische Betrachtungen u^ober die parasitische Koloniegru^undung von *Formica sanguinea*. 569-580](#)