

Weitere Beiträge zur Frage der Koloniegründung bei den Ameisen,

mit besonderer Berücksichtigung der Phylogenese des
sozialen Parasitismus und der Dulosis bei *Formica*.

Von Dr. med. Rudolf Brun.

z. Zt. Assistent am Kantonsspital in Glarus.

Inhalt: I. Geschichte eines isolierten befruchteten Weibchens von *Campopnotus ligniperdus*. — II. Geschichte einer künstlichen Adoptionskolonie von *Lasius niger*. — III. Weitere Beobachtungen und Experimente zur Koloniegründung bei *Formica*, nebst kritischen Bemerkungen über die Phylogenese des sozialen Parasitismus und der Dulosis bei dieser Gattung.

Im folgenden soll eine Reihe von Beobachtungen und Experimenten niedergelegt werden, die sich namentlich auf die Verhältnisse der Koloniegründung bei den (einheimischen) Ameisen beziehen. Die nähere theoretische Würdigung dieser Beobachtungen führte mich zu einer kritischen Revision der genannten, zurzeit so aktuellen Frage der modernen Ameisenbiologie, — eine Frage, die ja vielfach an prinzipieller Bedeutung weit über den engeren Kreis der Spezialwissenschaft hinausragt und die daher auch im Biologischen Centralblatte von jeher weitgehende Berücksichtigung erfahren hat.

Bei der psychologischen Analyse mancher Beobachtungen hat sich mir — wie schon bei früherer Gelegenheit — die Theorie der „Mneme“ oder Lehre von den „Engrammen“, wie sie vor einigen Jahren von R. Semon¹⁾ aufgestellt und in zwei monumentalen Werken in glänzender Weise begründet und weiter entwickelt wurde, als überaus fruchtbar, ja unentbehrlich erwiesen: Erfüllt sie doch eines der wichtigsten, bisher aber kaum irgendwo zur Befriedigung erreichten Postulate der vergleichenden Psychologie: Die sichere Ausschaltung jedes vermenschlichenden Subjektivismus bei der Wertung psychischen Geschehens! Sie wird diesem Postulate wenigstens auf dem weiten Felde der Gedächtnisphänomene in ganz vollkommener Weise gerecht und ohne dabei den Boden des Psychischen auch nur einen Augenblick zu verlassen, um etwa einem pseudowissenschaftlichen Schematismus zu verfallen, ähnlich wie ihn die Bethe'sche Schule gezeitigt und konsequent

1) Richard Semon, Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens. 2. verbess. Aufl. Leipzig 1908, W. Engelmann. — Die mnemischen Empfindungen. Leipzig 1909, im gleichen Verlag. — Da die Lehre Semon's wohl seither in weitesten wissenschaftlichen Kreisen Eingang gefunden haben dürfte, so setze ich ihre Kenntnis im folgenden voraus. Wer sich über ihren wesentlichen Inhalt in Kürze orientieren möchte, dem seien auch noch die folgenden kleineren Abhandlungen aus der Feder Semon's empfohlen: Der Reizbegriff. *Biolog. Centralbl.* Bd. XXX, 1910, Nr. 5 u. 6. — Die physiologischen Grundlagen der organischen Reproduktionsphänomene. *Scientia*, Vol. IV, 1910, Nr. XIV, Leipzig und Bologna. — Die reizphysiologische Grundlage der organischen Reproduktionsphänomene (Mneme). *Deutsche medicin. Wochenschr.* 1911, S. 1850.

bis zum völligen Nihilismus durchgeführt hat. — Es ist das große Verdienst A. Forel's²⁾, diese eminente Bedeutung der jungen Lehre für eine wissenschaftliche vergleichende Tierpsychologie sofort mit dem ihm eigenen Scharfblick erkannt und sie mit großem Geschick besonders auf die Psychologie der Insekten angewandt zu haben.

I.

**Geschichte eines isolierten befruchteten Weibchens von
Camponotus ligniperdus.**

Am 17. Juli 1910 richtete ich ein aus zwei in der Mitte getrennten Kammern bestehendes modifiziertes Lubbocknest³⁾ ein und besetzte es wie folgt:

In die Abteilung *A* kam eine schöne *Ligniperdus*-Königin, die 3 Tage zuvor einem großen Neste am Uetliberg bei Zürich entnommen worden war, mit einem mittelgroßen Arbeiter derselben Kolonie, 3 Arbeiterkokons und einem frischen Eierpaket, das die Königin soeben produziert hatte.

Die Abteilung *B* wurde mit einem noch geflügelten *Ligniperdus*-Weibchen und einem kleinen Mänuchen derselben Art besetzt, — beide tags zuvor auf einer Exkursion im Klöntale einzeln umherschweifend gefangen.

In *A* kümmert sich, 2 Stunden später, der Arbeiter, dem übrigens ein Fühler fehlt, weder um die Brut noch um seine Königin, sondern macht vergebliche Entweichungsversuche. Auch die Königin scheint sich um ihre Eier nur wenig zu sorgen, sie wendet ihr

2) A. Forel, Das Sinnesleben der Insekten, deutsche Übersetzung von Maria Semon. München 1910. Verlag von E. Reinhardt.

3) Seit einigen Jahren verwende ich als Material für meine Lubbocknester mit Vorteil den käuflichen Insektentorf. Die überaus leichten, feingepressten Platten besitzen gerade die meist erforderliche Dicke von ca. 1 cm; sie werden, je nach Phantasie, auf einer Fläche ausgehöhlt zur Darstellung mannigfacher Kammern und Gänge, an den Schmalseiten mit feinem Drahtgeflecht umhüllt und auf Ober- und Unterfläche mit Glasplatten bedeckt, welche durch Klammern oder dergl. angepresst erhalten werden. Verbindungsröhren und ein seitlich angebrachter Wassertrog, mit rechtwinklig umgebogener Spitze in den Torf gesteckt, vervollständigen das Ganze. Die Bewässerung erfolgt dann sehr einfach durch Kapillarattraktion in dem porösen (vor Gebrauch anzufeuchtenden!) Nestmaterial und nimmt, je weiter vom Wassertrog entfernt, um so mehr ab in feiner, gradueller Abstufung; so können die Ameisen den ihnen zusagenden Feuchtigkeitsgrad jeweils selbst wählen. Auch die Ventilation lässt nichts zu wünschen übrig; sie geschieht in ausreichendem Maße durch die feinen Lücken zwischen Drahtnetz und Glasplatten. Schimmelbildung tritt selten ein und wenn sie eintritt, so bleibt sie meist auf die enge Umgebung von Nestabfällen beschränkt, die dann von den Tieren bald eingemauert werden. Die Ameisen scheinen sich in dem leicht zu bearbeitenden und naturgemäßen Material ganz wohl zu fühlen. — Die Methode eignet sich namentlich für kleinere Arten (*Lasius*) oder kleinere Kolonien größerer Arten, weniger dagegen für volkreiche Staaten großer Arten.

Hauptaugenmerk den drei Puppen zu, die sie häufig beleckt und mit den Fühlern palpiert.

In *B* (Klöntaler Weibchen mit dem fremden Männchen) macht das letztere lebhaftere Annäherungsversuche an das Weibchen; dieses öffnet anfänglich drohend die Kiefer, streichelt dann aber wenige Minuten später das hilflose Geschöpf wiederholt mit den Fühlern und füttert es sogar einige Male flüchtig. Noch am gleichen Abend bin ich Zeuge davon, wie sich das Weibchen seiner Flügel aktiv entledigt, — ein Vorgang, der schon nach 10 Minuten beendet ist.

Am 20. Juli ist der Arbeiter in *A* tot, die Eierpakete verschimmelt, auch zwei der Puppen grau, eingeschrumpft und offenbar abgestorben. Trotzdem pflegt sie die Königin noch immer wie die intakte dritte Puppe, wogegen sie einige neue, zerstreut abgelegte Eier wie die ersten vernachlässigt. Ich entferne den toten Arbeiter, die abgestorbenen Puppen und die verschimmelten Eier. 2 Stunden später hält die Königin zwei neue Eier zwischen den Kiefern und trägt sie nebst der übrig gebliebenen Puppe sorgfältig weg. — In *B* gerät das Männchen alle Augenblicke in den Honig, der sich in einer Glasröhre befindet und muss jedesmal von mir befreit werden. Das nunmehr entflügelte Weibchen kümmert sich nicht mehr um den Gefährten, sondern hat sich seitlich eine Kammer in den Torf gegraben und hält zwei Eier zwischen den Kiefern.

Am 24. Juli sind in *A* wieder sämtliche Eier verschimmelt und die Königin pflegt nun ausschließlich die ihr gebliebene Puppe. In *B* finde ich das Männchen tot in der Fütterungsröhre; es weist keine Verletzungen auf. Das Weibchen *B* hat sich in seiner Kammer ringsum eingemauert und hat acht Eier bei sich. — Da ich ein Umsichgreifen des Schimmels befürchte, richte ich am Abend ein neues geräumiges Torfnest, ähnlich dem ersten, ein, nur lasse ich jetzt die beiden Hauptkammern durch Gänge in offener Kommunikation. Die Tiere werden nun mit ihrem Besitze an Brut in die entsprechenden, diametral entgegengesetzten Abteilungen umquartiert; sie halten sich zunächst ruhig an beiden Enden auf, ohne ins Innere des Nestes vorzudringen.

Am nächsten Morgen hat sich aber die Situation ganz gewaltig verändert:

Das (etwas größere) Klöntaler Weibchen *B* befindet sich nun mit seinen acht Eiern und außerdem mit der Puppe, die vordem der Königin *A* gehört hatte, in einem näher der Mitte gelegenen, schmal semmelförmigen Gemache (*B*₁). Beide Zugänge zu dieser Kammer, sowohl gegen *A* als gegen *B* sind durch breite Wälle aus Torfmulm verrammelt; in dem nach *B* führenden Gänge sind sogar zwei solche Mauern aufgeführt. Die kleinere Königin *A* sitzt dagegen allein in der Kammer *B* (also dem früheren Aufenthaltsorte des

Weibchens *B*); die Tarsen des rechten Mittelbeines fehlen ihm; im übrigen scheint es unverletzt.

Es hat sich also offenbar während der Nacht zwischen den beiden Rivalinnen ein heftiger Kampf abgespielt, aus dem das kräftigere (und jüngere) Weibchen *B* als Siegerin hervorging. Aber damit nicht genug: *B* hat der Königin *A* außerdem ihre Puppe geraubt und aus *A* nach B_1 gebracht, ferner hat es auch die eigenen Eier aus der Kammer *B* nach B_1 hinübergeholt und sich endlich hier mit dem eigenen und dem gestohlenen Gute nach allen Seiten verschantzt, — besonders sorgfältig gegen *B*, wohin es die Beraubte verjagt hatte. — Wie nun dieser „Puppenraub“ psycho-biologisch zu bewerten sei, darüber gaben mir die folgenden Ereignisse eine, wenn auch nicht unzweideutige, so doch genügend wahrscheinliche Auskunft:

Beiden Weibchen wurde von nun an kein Futter mehr gereicht. (Bei *B* wäre ja eine Fütterung schon wegen der selbstgeschaffenen vollständigen Klausur mit Schwierigkeiten verbunden gewesen.) Das Weibchen *B* schenkt der gestohlenen Puppe liebevolle Aufmerksamkeit, und zwar unter offenkundiger Vernachlässigung der eigenen jungen Brut! Die Königin *A* sitzt unbeweglich und anscheinend in tiefer Lethargie in der Kammer *B*. Am 30. Juli hat sie noch immer keinen Versuch gemacht, sich ihres Eigentums wieder zu bemächtigen, hat auch keine neuen Eier mehr gelegt, wogegen in der Kammer B_1 nun 12 Eier liegen, — allerdings ziemlich zerstreut und unbeachtet. Die fremde Puppe wird von *B* noch immer sorgfältig gehütet, trotzdem nun auch sie eingetrocknet und offenbar abgestorben ist.

Am 1. August hat *B* die Puppe geöffnet und angefressen. Die 12 Eier werden nun plötzlich wieder sorgfältig gepflegt.

Am 7. August finde ich die Königin *A* tot in der Kammer *B*.

3. Sept. In dem Eierpaket der Königin *B* befinden sich zwei junge Larven. Das Tier ist munter und trägt seine Brut bei Störungen stets sorgfältig ins Dunkle.

Am 1. Dez. besteht die Brut bereits aus sieben jungen Larven und fünf Eiern. Ob die letzteren unter den 12 ursprünglichen Eiern übrig geblieben oder frisch hinzugekommen waren, konnte ich nicht feststellen. Da aber die Gesamtzahl gleich geblieben war, neige ich zur ersten Annahme.

Während des Winters hielt ich die Brutkammer bei einer ziemlich konstanten Temperatur von ungefähr 7° R. (zwischen den Doppelfenstern meines Zimmers). In diesen Wintermonaten blieb der Entwicklungszustand der Brut ganz unverändert, doch verschwanden die noch vorhandenen fünf Eier nach und nach spurlos. Erst Ende April 1911 setzte dann plötzlich bei einigen der kleinen Larven ein entschiedenes Wachstum ein, trotzdem

die Königin nun seit dem 1. August keine Nahrung mehr genossen hatte.

Am 7. Mai 1911 besaßen von den sieben Larven zwei schon eine Länge von 5 mm; eine war 4, die übrigen vier ungefähr 3 mm lang.

Am 13. Mai maß eine Larve 7,5 mm, eine 4, zwei 3 mm. Zwei kleine und eine der großen Larven waren verschwunden.

Am 13. Juni befand sich im Neste eine winzige, kaum 7 mm messende Puppe in einem äußerst dünn gesponnenen, strohgelben Kokon. Außerdem waren noch zwei 7 mm lange Larven und zwölf neue Eier vorhanden. Am 20. Juni waren nur noch die Puppe und 14 Eier im Neste. Anfang Juli sah man durch die dünne Puppenhaut den fertig skulptierten, aber noch ganz weißen Arbeiter durchschimmern.

Am 7. Juli war aber die Puppe spurlos verschwunden und außer der Königin nur noch 13 Eier vorhanden. Die Königin schien aber noch immer ganz munter, wiewohl sehr mager.

Ich verband nun die Kammer nach Durchstoßung einer Seitenwand mit einer Glasröhre, in welche ich ein Stückchen feuchten Zuckers brachte.

Am 9. Juli war das Nestende der Glasröhre mit feuchtem Torfmulm vermauert, der Zucker eingetrocknet. Am 15. Juli wechselte ich den Zucker in der Glasröhre, deren Nestende ich wieder öffnete. Im Neste waren nun schon wieder einige kleinste Larven ausgeschlüpft. Die Königin ging einmal in die Glasröhre und leckte flüchtig am Zucker.

Am 21. Juli fand ich die Röhre neuerdings verstopft. Die Larven waren aber rapide herangewachsen. Schon am 29. Juli lag im Neste eine frisch verpuppte Larve in einem sehr feinen und dünnen, kaum 8 mm langen Gespinste. Außerdem sah ich eine 6 mm, eine 3 mm, zwei 2 mm und sechs $1\frac{1}{2}$ mm lange Larven. In einem Kontrollneste, in welchem sich seit dem 27. Juni 1911 ein flügelloses *Ligniperda*-Weibchen ohne Nahrung befand (welches damals nur zwei Eier bei sich hatte) waren zu derselben Zeit erst wenige ganz junge Larven unter ca. 20 Eiern vorhanden!

Am 4. August hatte sich eine zweite Larve verpuppt.

Am 29. August schlüpfen kurz nacheinander, unterstützt von der Mutter, zwei winzig kleine Arbeiter aus, mit sehr schmalem und langem Thorax, kleinem Kopfe, langen Fühlern und Beinen. Daneben waren noch sieben Eier und eine 6 mm lange Larve vorhanden.

In der Folge färbten die beiden Arbeiter auffallend rasch aus, verhielten sich aber noch lange Zeit völlig passiv, indem sie der Stammutter auch die Arbeit der Brutpflege noch fast ausschließlich zu überlassen schienen. Allmählich wurden sie jedoch munterer und

legten namentlich bei Störungen des Nestes große Aufregung und einen gewissen Mut an den Tag. Da nämlich die Fütterungsröhre von den Tieren regelmäßig wieder mit Torfmulm verstopft wurde, musste ich sie bei jedem Nahrungswechsel mittelst einer eingeführten Nadel wieder öffnen, und diese Manipulation löste nun bei den kleinen Wesen jedesmal einen komischen Wutausbruch aus. Während sie derart mit der „Verteidigung“ des Nestes beschäftigt waren, brachte die Alte unterdessen die Brut in Sicherheit. Erst Ende Oktober sah ich gelegentlich einmal einen Arbeiter eine Larve ergreifen. Anfang November waren im Neste außer der Königin, die sich von ihren Strapazen sichtlich erholt hatte, noch sieben winzige Larven vorhanden. Die große Larve war schon seit längerer Zeit verschwunden. Einige *Formica*-Puppen, die ich ins Nest warf, wurden nach einigen Tagen aufgefressen. —

Diese über einen Zeitraum von fast anderthalb Jahren fortgesetzte Beobachtung ist in mehrfacher Beziehung interessant. Da ist erstens jener nächtliche Kampf der beiden Weibchen, der mit der Vertreibung, Beraubung und todbringenden Verletzung der älteren Königin endete. Wie sich diese Vorgänge im einzelnen abgespielt haben, kann leider nur vermutungsweise rekonstruiert werden. Das Wahrscheinlichste dürfte wohl sein, dass das jüngere und unternehmendere Weibchen *B* zunächst mitsamt seinen Eiern in die Kammer B_1 umzog, um sich dort häuslich einzurichten. Bei der näheren Erkundung des neuen Wohnsitzes traf es dann die Königin *A* und es entspann sich ein hartnäckiger Kampf, in dessen Verlauf die Königin *A* den kürzeren zog, verletzt wurde und unter Zurücklassung ihrer Puppe nach *B* flüchten musste. Nun holte das Weibchen *B* das verlassene Kokon nach B_1 ab und vermauerte endlich sorgfältig alle Zugänge zu der neuen Brutkammer.

Es hat sich somit wohl weniger um einen eigentlichen Puppenraub als um nachträgliche Aneignung der fremden Puppe gehandelt. Dass nun diese fremde Puppe von dem Weibchen schließlich geöffnet und angefressen wurde, beweist aber noch keineswegs, dass sie überhaupt von vornherein nur als Fraßobjekt betrachtet wurde, vielmehr geht aus dem ganzen vorherigen Verhalten des Weibchens etwas ganz anderes hervor. Denn erstens wurde ja die Puppe nicht sofort nach erfolgtem Raube gefressen, sondern erst volle 8 Tage später, nach ihrem (anscheinend) spontanen Absterben. Und zweitens wurde sie während dieser ganzen Zeit nicht etwa gleichgültig liegen gelassen, sondern im Gegenteil aufs sorgfältigste gepflegt, und zwar, wie ich nochmals ausdrücklich hervorhebe, unter offenkundiger Vernachlässigung der eigenen Brut. Und endlich wurde diese Pflege selbst nach dem Absterben der Puppe noch eine Zeitlang fortgesetzt, — ein Verhalten, wie es Ameisen bekanntlich nicht selten solchen Objekten gegenüber zeigen, die

ihnen von besonderem Werte sind: Ich erinnere nur an die meist noch tagelang fortgesetzte Beleckung verendeter Königinnen durch ihre Arbeiter, ferner an eine alte Beobachtung Forel's¹⁾, die in diesem Zusammenhange nicht unerwähnt bleiben darf, da sie die gleiche Art betrifft und auch sonst mit der vorliegenden Beobachtung gewisse Ähnlichkeiten aufweist. Als nämlich Forel einer isolierten Königin von *C. ligniperdus* eine Puppe und eine Larve von *L. fuliginosus* gab, dehnte dieses Weibchen seine mütterlichen Instinkte längere Zeit sogar auf diese heterogenen Wesen aus, ohne allerdings mit ihrer Pflege mehr zu erreichen, als unsere Königin, indem beide Geschöpfe schließlich zugrunde gingen. Aber auch hier fuhr das Weibchen mit seiner Pflege noch längere Zeit nach dem Ableben der Puppe fort und zwar selbst dann noch, als Forel die tote Nymphe aus dem Kokon gezogen hatte.

Wir haben also keinen Grund, daran zu zweifeln, dass auch in unserem Falle die fremde Puppe tatsächlich adoptiert worden war. Das Besondere dieses Falles liegt nun aber darin, dass hier die Gegenwart der fremden Arbeiterpuppe offenbar zu einer zeitweisen Verdrängung des primären Instinktes zur solitären Koloniegründung geführt hatte. Eine solche äußerte sich ganz unzweideutig in der Vernachlässigung der eigenen jungen Brut, einer plötzlichen auffallenden Gleichgültigkeit gegen dieselbe, die wohl kaum anders als in dem Sinne zu deuten ist, dass die Gegenwart der fremden Arbeiterpuppe in dem Weibchen die instinktive „Hoffnung“ (sit venia verbo!) erweckte, nunmehr auf billige Weise, d. h. ohne weitere Entbehungen und in kurzer Zeit ihren Zweck, die Gründung einer neuen Kolonie, erreichen zu können. Oder besser, instinktpsychologisch und im Sinne Semon's ausgedrückt: Durch das Vorhandensein eines Ameisenembryos, der bereits zum Puppenstadium vorgerückt ist, wurde bei dem Weibchen wenigstens vorübergehend der normale Ablauf der ganzen erst an ihrem Anfange stehenden Kette von Instinkthandlungen, welche bei *C. ligniperdus* normalerweise mit der Koloniegründung verknüpft sind, unterbrochen und direkt das Engramm der Puppenpflege ekphoriert (ausgelöst), das zeitlich erst an den Schluss der ganzen Reihe gehört. M. a. W., das Tier schien nicht gebunden an eine streng chronologische Ekphorie jener ererbten Engrammsukzessionen, sondern es war instande, bei deren Ablauf ganz erhebliche Anachronismen zu begehen.

Unsere Beobachtung — wie übrigens auch diejenige Forel's — erweist somit, dass auch schon bei einem *Ligniperdus*-Weibchen, also einer typischen Vertreterin der solitären Koloniegründung,

1) Forel, Fourmis de la Suisse 1874, p. 254.

dieser für die *Herculeanus*-Gruppe obligatorische Instinktmechanismus unter Umständen bedeutender plastischer Modifikationen fähig ist.

In der Tatsache dieses „Puppenraubes“ erblicke ich aber noch ein weiteres Moment, das vielleicht in phylogenetisch-biologischer Hinsicht nicht ohne Bedeutung ist. Es scheint mir nämlich hier eine entfernte Analogie mit der von Wheeler⁵⁾ bei der nordamerikanischen *Sanguinea*-Rasse *rubicunda* entdeckten und später von Viehmeyer⁶⁾ auch bei Weibchen unserer heimischen *F. sanguinea* experimentell bestätigten „Koloniegründung durch Puppenraub“ ganz unverkennbar.

Allerdings rauben die *Sanguinea*-Weibchen Puppen einer fremden Art, nämlich *F. fusca*, wogegen sich meine *Ligniperdus*-Königin ein Kokon der eigenen Art aneignete; das ändert jedoch an sich nichts an dem räuberischen Charakter dieser Handlung, und darauf allein kommt es hier an. Denn in derselben verrät sich nach meinem Dafürhalten eine bereits andeutungsweise vorhandene Neigung zur Preisgabe der rein solitären Koloniegründung zugunsten eines bequemeren Modus, — eine Tendenz, die allerdings nur bei ganz besonders günstiger Gelegenheit manifest zu werden vermag, in welcher man aber doch gewissermaßen eine erste Vorstufe jener bei *Sanguinea* so hoch entwickelten Neigung erblicken darf, ihre Familie als sogen. „primäre Raubkolonie“ durch gewaltsame Aneignung fremder Puppen zu begründen. —

Abgesehen von dieser mehr theoretisch interessanten Kampf- und Raubepisode ist aber der vorstehende Versuch vor allem durch seinen Ausgang bemerkenswert, indem es dem seit einem Jahre isolierten Weibchen schließlich in der Tat gelang, einige Arbeiter bis zum Imagostadium zu bringen. Die relative Seltenheit dieses Erfolges allein schon rechtfertigt eine ausführliche Publikation des Falles: Obschon nämlich die solitäre Koloniegründung bei den Ameisen von jeher als der ursprünglichste und häufigste Modus betrachtet wurde und von den meisten Autoren — gewiss mit Recht — auch heute noch so angesehen wird, ist es doch eigentümlicherweise bisher nur in vereinzelten Fällen gelungen, auch den experimentellen Beweis des Faktums, *in vitro*, zu erbringen. Es kann nicht meine Aufgabe sein, diese Frage an Hand der spärlichen in der Literatur niedergelegten Fälle hier ausführlich zu erörtern, — wer sich dafür interessiert, findet die betreffenden kasuistischen Angaben in dem vorzüglichen Handbuch Escherichs⁷⁾;

5) Wheeler, On the Founding of Colonies by Queen-Ants. Bull. Am.-Mus. of Nat. Hist. New-York 1906, Vol. XXII, IV.

6) Viehmeyer, Zur Koloniegründung der parasitischen Ameisen. Biolog. Centralbl. Bd. 28, 1908, Nr. 1.

7) Escherich, Die Ameise. Braunschweig 1906.

nur eine neuere, besonders schöne Beobachtung Forel's⁸⁾ möge hier Erwähnung finden, da sie sich gleichfalls auf unsere Art, *C. ligniperdus*, bezieht. Durch diese Beobachtung stellte Forel m. W. zuerst die merkwürdige Tatsache fest, dass ein isoliert gehaltenes *Ligniperdus*-Weibchen in seinem Brutkessel nicht allein volle 9 Monate ohne jede Nahrungszufuhr von außen bestehen kann, sondern während dieser langen Fastenzeit sogar einige junge Arbeiter aufziehen kann. Auch er konstatierte dabei das sukzessive Wiederverschwinden der jüngeren Brutstadien auf Kosten einiger weniger Larven, die allein zur Ausreifung gelangen. Aus diesen Tatsachen leitet Forel mit Recht einen obligatorischen und für die ganze Periode der Koloniegründung geltenden Instinkt zur Cenobiose (Fastinstinkt) ab, dessen Wirkung erst nach dem Ausschlüpfen der ersten Arbeiter zu erlöschen beginnt.

Auch der vorliegende Versuch schien zunächst ganz wie die Beobachtung Forel's verlaufen zu wollen: Unser Weibchen blieb volle elf Monate, nämlich vom 1. August 1910 (an welchem Tage es die abgestorbene Puppe angefressen hatte) bis Anfang Juli 1911 trotz absoluter Nahrungsabstinenz vollkommen munter und hatte es bereits zu einer Puppe gebracht, deren Ausschlüpfen unmittelbar bevorstand. Dabei waren sämtliche Eier schon im Herbst 1910 ausgeschlüpft; die aus ihnen hervorgegangenen Larven blieben aber während des Winters im Anfangsstadium ihrer Entwicklung stehen und erst im Frühjahr 1911 setzte dann bei einigen — offenbar auf Kosten der übrigen — ein rasches Wachstum ein. Anfangs Juli schien dann aber die unbekannte Vorratskammer der Mutter plötzlich erschöpft zu sein und sie opferte nun sonderbarerweise gerade die schon fertig entwickelte Puppe zugunsten einiger ganz junger Saison Eier. Damit hätte nun wahrscheinlich die ganze Episode ihr Ende gefunden, wenn ich nicht von diesem Zeitpunkte an (7. Juli) der Königin wieder etwas Nahrung gereicht hätte. So aber brachte sie es fertig, aus diesen Eiern in ganz unglaublich kurzer Zeit, nämlich in $1\frac{1}{2}$ Monaten, zwei allerdings sehr kleine Arbeiter zu erziehen. Da die junge Brut eines ohne Nahrung gehaltenen Kontrollweibchens während dieser Zeit nicht die geringsten Fortschritte machte, kann es keinem Zweifel unterliegen, dass diese im Vergleich zur I. Generation beispiellos rasche Entwicklung tatsächlich der erneuten Nahrungszufuhr von außen zuzuschreiben ist. Diese vorzeitige Unterbrechung der Cenobiose und noch mehr die Vernichtung der bereits fertig entwickelten Puppe zeigt die beginnende Degeneration der normalen Instinkte des Weibchens an, — eine Degeneration, wie sie auch im Falle

8) Forel, Histoire d'une femelle de *C. ligniperdus*. Ann. de la soc. entomol. Belg. 1902, p. 180 u. 291.

Forel's schließlich eintrat und deren letzte Ursachen vielleicht in der künstlichen Gefangenschaft zu suchen sind. Um so höher ist aber die nachträgliche individuell-plastische Leistung dieses Weibchens einzuschätzen, unter Preisgabe der normalen Instinkte den ganzen Kreislauf aufs neue zu beginnen und die Koloniegründung zum glücklichen Ende zu führen.

II.

Geschichte einer künstlichen Adoptionskolonie von *Lasius niger*.

Im August 1910 hatte ich eine Anzahl geflügelter Männchen und Weibchen von *L. niger* unmittelbar vor dem Hochzeitsfluge von der Oberfläche verschiedener Nester unseres Gartens (Zürich) abgefangen und in ein großes Einmachglas mit etwas feuchter Erde gesetzt. Von dieser Gesellschaft waren Anfang Dezember noch drei — nunmehr flügellose — Weibchen übrig, von denen eines einen angeschwollenen Hinterleib hatte und zahlreiche Eier legte, die aber in der Folge wieder verschwanden.

Am 24. Dezember grub ich im Garten ein kleineres *niger*-Nest aus und setzte einige hundert Arbeiter mit zahlreichen Eierpaketen und jüngeren Larven in eines meiner modifizierten Lubbocknester aus Presstorf (s. Anm. 4), bzw. ließ sie aus einem Sacke hineinandern. Eine Königin konnte ich nicht erwischen. Im warmen Zimmer erwachten die Tierchen bald aus ihrer winterlichen Erstarrung und richteten sich wohnlich ein. — Es muss schon hier ausdrücklich bemerkt werden, dass ich anlässlich jenes Sommerexperimentes auch dieser Kolonie einige Weibchen entnommen hatte.

Am 29. Dezember setzte ich eines der drei isolierten Weibchen, und zwar das mit dem aufgetriebenen Abdomen, in das Futternest der neuen Kolonie. Es wurde sofort heftig angegriffen und während des ganzen Tages fixiert und umhergezerrt; am Abend lag es mit eingezogenen Beinen wie tot in einer Ecke des Hauptnestes. Tags darauf spazierte es aber ganz munter im Neste umher und verweilte dann lange in der Verbindungsröhre zum Futterneste, umgeben und gepflegt von einer stets wachsenden Zahl von Arbeitern; bei genauerem Zusehen wurde ich gewahr, dass es mit der Eiablage beschäftigt war. Einige der frisch gelegten Eier wurden von Arbeitern aufgenommen und in die Brutkammern geschafft: Das Weibchen war zweifellos adoptiert worden.

Am 31. Dezember fand ich jedoch die neue Königin verendet, aber völlig unversehrt und noch immer umgeben und beleckt von einer Schar Trabanten. Wahrscheinlich war das Tier den am Tage vor der Adoption erlittenen Misshandlungen nachträglich erlegen.

Ich setzte nun gleichzeitig die beiden übrigen Weibchen ins Futternest: Zu meiner Überraschung wurden beide fast unmittelbar angenommen und ins Hauptnest gebracht, wo sich bald um jedes Weibchen ein „Hofstaat“ bildete.

Im Januar 1910 blieb die Situation im Neste so ziemlich dieselbe; beide Königinnen wurden eifrig gepflegt, legten jedoch zunächst keine Eier. Die bei der Einrichtung des Nestes vorhanden gewesenen Eier waren sämtlich zu jungen Larven ausgewachsen, wogegen die Winterlarven in der Entwicklung zunächst stehen blieben.

Am 23. Februar fanden sich in einer zentralen Brutkammer, wo sich auch die eine der beiden Königinnen konstant aufhielt, einige Eier. Am 11. März war schon ein großes Eierpaket vorhanden; die Königin saß mit dick angeschwollenem Hinterleib auf den Larven. Das andere Weibchen dagegen hielt sich allein, d. h. ohne „Hofstaat“ in einem Gange an der Peripherie des Nestes auf; sein Abdomen erschien jungfräulich schlank.

Während der folgenden Wochen war ich im Militärdienste von Zürich abwesend. Bei meiner Rückkunft am 27. März fand ich die Brutkammer vollgepfropft mit Eierklumpen, die vermutlich alle von der dort anwesenden Königin stammten. Das andere, offenbar unfruchtbare Weibchen lag zerstückelt, mit verstümmelten Extremitäten und abgetrenntem Abdomen in einer Abfallkammer des Nestes!

In der Folge beobachtete ich in dem nunmehr monogynen Neste nichts mehr von Belang: Die überwinterte Brut entwickelte sich im Laufe des Frühjahrs rasch bis zur Reife; aus den Puppen gingen ausschließlich Arbeiter hervor. Die Larven aus den Frühjahrseiern verpuppten sich im Herbst und lieferten gleichfalls nur Arbeiter. Schon am 1. Dezember erschienen die Winterer in großer Zahl, obschon das Nest bei einer Temperatur von nur 7° R. gehalten wurde. Anfang Februar ging die Kolonie leider zugrunde, nachdem sie einmal unvorsichtigerweise Nachts einer Temperatur von -5° R. ausgesetzt gewesen war. —

Zu dieser Beobachtung nur wenige Bemerkungen.

Was zunächst die im Eingange geschilderten Adoptionsexperimente betrifft, so muss auf eine psychologische Analyse derselben von vornherein verzichtet werden, und zwar deshalb, weil das Experiment leider in der Beziehung nicht rein war, sondern eine wesentliche Fehlerquelle aufweist. Da ich nämlich als Versuchskolonie ein Nest benutzte, dem ich schon im Sommer einige Weibchen entnommen hatte, ist es nicht ausgeschlossen, dass die übrig gebliebenen und nun zu den Adoptionsexperimenten benutzten Weibchen, soweit sie prompt adoptiert werden, ursprünglich eben dieser Versuchskolonie angehört hatten und daher jetzt einfach als Familienglieder wieder erkannt worden sind. Freilich müsste man dann weiter voraussetzen, dass diese beiden Weibchen ihren ursprünglichen Koloniergeruch ein halbes Jahr lang getreulich bewahrt hatten, trotzdem sie während dieser Zeit mit zahlreichen Angehörigen

fremder Kolonien in inniger Gemeinschaft gelebt hatten. Dass diese Erklärung auch etwas Gezwungenes hat, wird jeder zugeben; ich bin daher mindestens ebenso geneigt, die fragliche zweite, fast momentan erfolgte Doppeladoption auf eine engraphische Wirkung des vorausgegangenen Adoptionsexperimentes zurückzuführen, — etwa in dem Sinne, dass die kaum erst aufs neue „weisellos“ gewordenen *Lasius* nun die mit der zuerst adoptierten Königin gemachten günstigen Erfahrungen per Analogiam auf die Nachfolgerinnen übertrugen, so dass deren Erscheinen jetzt unmittelbar den Engrammkomplex des „Königinneninstinktes“ zur Ekphorie brachte. Und diese mächtige mnemische Erregung trug den Sieg über die simultanen Reizwirkungen des „Fremdgeruches“ deshalb sofort davon, weil sie, im Gegensatz zu diesen, positiv effektbetont (d. h. „lustbetont“) war.

Ungleich merkwürdiger als die Adoption der beiden Weibchen ist aber die nachträgliche Beseitigung der einen Königin, nachdem dieselbe doch nahezu 3 Monate im Neste nicht nur geduldet, sondern von den Arbeitern ganz wie ihre Rivalin behandelt worden war. Die hochgradige Verstümmelung des eliminierten Weibchens schließt die Möglichkeit eines spontanen Todes mit Sicherheit aus und weist vielmehr darauf hin, dass wir hier das Opfer einer mit der größten Hartnäckigkeit durchgeführten Exekution vor uns haben und zwar einer Exekution, die mit solcher Gründlichkeit nur die eigenen Arbeiter haben vornehmen können (eine Eifersuchtshandlung von seiten der anderen Königin dürfte auch deshalb kaum in Frage kommen, weil diese letztere während ihrer Hauptlegeperiode die zentrale Brutkammer überhaupt nicht mehr verlassen hatte).

Bekanntlich steht die Tatsache, dass eine Königin durch die eigenen Arbeiter hingerichtet wird, in der Ameisenbiologie keineswegs vereinzelt da. Seit den grundlegenden Untersuchungen Wheeler's⁹⁾ über die parasitäre Koloniegründung gewisser amerikanischer *Formica*-Weibchen (*consocians*) und namentlich seitdem uns Santschi (bei Forel¹⁰⁾) durch eine Reihe klassisch zu nennender Beobachtungen und Experimente über die hochinteressanten parasitischen Sitten der nordafrikanischen arbeiterlosen *Wheeleria Santschii* aufgeklärt hat, haben wir uns vielmehr sogar mit der paradoxen Tatsache abfinden müssen, dass Ameisen ihre eigene und einzige Königin gesetzmäßig hinschlachten, sobald ein Weibchen der parasitischen Art bei ihnen eingedrungen und zur Adoption gelangt ist. Noch mehr; — diese merkwürdigen Tatsachen, die in

9) Wheeler, How the queens of parasitic . . . ants establish their colonies. Bull. Americ. Mus. Nat. Hist. 1905, V, Octob.

10) Forel-Santschi, Moeurs des Fourmis parasitiques des genres *Wheeleria* et *Bothriomyrmex*, Revue Suisse de Zoolog. 1906, Bd. 14, 1.

der gesamten Biologie wohl einzig dastehen dürften, haben erst den Schlüssel geliefert zum vollen Verständnis einer ganzen Reihe längst bekannter Verhältnisse bei unserer heimischen Ameisenfauna, die bisher in ein völliges Dunkel gehüllt waren; vor allem, was den Ursprung der gemischten Kolonien von *Tetramorium* mit *Strongylognathus* oder *Anergates*, von *Tapinoma* mit *Bothriomyrmex* u. a. m. betrifft. Sie wurden so zur festen Grundlage, auf der die moderne Lehre von der sozialparasitären Koloniegründung bei den Ameisen, dank den vereinten erfolgreichen Bemühungen von Forschern wie Wheeler, Emery, Wasmann, Viehmeyer allmählich sich aufbaute.

Was bedeutet nun aber der Königinmord bei den Ameisen? Zweifellos ein regulatives Prinzip, welches, als allgemeine Tendenz zur Monometrose, im Interesse einer gewissen Vereinfachung des sozialen Betriebes tätig ist. Von diesem Gesichtspunkte aus ist auch die vorliegende Beobachtung an *L. niger* zu verstehen; — nicht als vereinzeltes Vorkommnis, sondern als ein Symptom von allgemeinerer Bedeutung: Wir dürfen sie einreihen unter jene große Gruppe sozialbiologischer Korrekturen, aus deren zahlreichen Einzelfällen, soweit sie bisher bekannt geworden sind, wir eine durch alle Zwischenstufen kontinuierlich fortschreitende phylogenetisch-biologische Reihe aufstellen können, an deren Endpunkt als hochdifferenzierter und durch Überentwicklung gleichsam outrierter Spezialfall die Tötung der eigenen Königin zugunsten der fremden Parasitin dasteht. In ähnlichem Sinne scheint wenigstens auch Forel¹¹⁾ die Tötung eines zweiten Weibchens bei *L. niger* verwerthen zu wollen, wenn er anlässlich seiner geistvollen epikritischen Bemerkungen zu den Entdeckungen Santschi's auf eine dahin gehörende Beobachtung v. Buttel's¹²⁾ hinweist.

Die psychologischen Mechanismen dieser eigentümlichen Instinktregulationen sind indessen noch in ziemliches Dunkel gehüllt. Für zahlreiche Fälle, namentlich überall dort, wo bei parasitischen Weibchen Mikrogynie besteht, mag die alte Forel'sche Erklärung zutreffen, dass die Ameisen im allgemeinen diejenige Brut zur Aufzucht bevorzugen, die ihnen am wenigsten Arbeit macht, denn eine auffallende Kleinheit solcher Weibchen dürfte wohl kaum anders denn als spezielle Anpassung an den sozialen Parasitismus zu deuten sein (indem eine kleine Königin naturgemäß auch kleinere und weniger zahlreiche Eier produziert). Im vorliegenden Falle versagt aber diese Erklärung schon deshalb, weil ja hier gerade umgekehrt das kleinere und sicher zum mindesten weniger frucht-

11) Forel, l. c., p. 64.

12) v. Buttel-Reepen, Soziologisches und Biologisches vom Ameisen- und Bienenstaat. Wie entsteht eine Ameisenkolonie? Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiologie. Bd. 12, 1905, S. 20.

bare Weibchen umgebracht wurde. Eine weitere Komplikation liegt darin, dass die Tötung erst 3 Monate nach der Adoption erfolgte, während welcher Zeit die beiden Weibchen von den Arbeitern genau gleich behandelt, d. h. als Königinnen respektiert wurden.

Gerade dieser letztere Umstand gibt uns nun aber die Lösung des Rätsels an die Hand: Woher dieser plötzliche Umschwung in der Gesinnung der Arbeiter? Ich glaube, es ist kein Zufall, dass er gerade in der Zeit der großen Legeperiode sich bemerkbar machte, nachdem die andere Königin durch massenhafte Eierproduktion als zur Stammutter vollkommen qualifiziert sich ausgewiesen hatte, womit die fortdauernde Sterilität des zweiten Weibchens in unvorteilhaftester Weise kontrastierte. So geschah es, dass die Arbeiter von diesem letzteren mehr und mehr abwendig wurden (tatsächlich war ja der schließlichen Tötung zunächst eine Periode der Gleichgültigkeit vorausgegangen, die sich zur Genüge in einer völligen Isolierung äußerte) und endlich zur Hinrichtung des zunächst gleichsam nur auf Zusehen adoptierten und nun endgültig als unnützes Glied der Gesellschaft erkannten Gastes schritten.

Es wäre nicht undenkbar, dass ähnliche psychologische Dispositionen auch in anderen Fällen, z. B. bei der Tötung der alten *Monomorium*-Königin nach Aufnahme des parasitischen *Wheeleria*-Weibchens mit im Spiele wären, indem ja auch die Legeperiode der Parasitenweibchen erst nach ihrer Adoption, im Hochsommer, eintritt, also zu einer Zeit, wo die arteigene Königin längst keine Eier mehr produziert. Dasselbe dürfte auch für die „parasitischen“ *Formica*-Arten zutreffen. Soviel über die psychologische Seite der Frage. Es liegt mir fern, dieselbe auf Grund dieser einzigen Beobachtung etwa in dem angedeuteten Sinne entscheiden zu wollen, — die vorstehenden Bemerkungen sollen nur einen Weg weisen, auf dem künftige experimentelle Forschungen einer Lösung vielleicht näher kommen können.

III.

Weitere Beobachtungen und Experimente zur Koloniegründung bei *Formica*, nebst kritischen Bemerkungen über die Phylogenese des sozialen Parasitismus und der Dulosis bei dieser Gattung.

Die Entdeckung des temporären sozialen Parasitismus der Weibchen gewisser *Formica*-Arten durch Wheeler gab Wasmann bekanntlich Anlass zur Aufstellung einer eigentlichen „biologischen Phylogenie“ für große und weitverzweigte Formengruppen, indem sie mit einem Schlage ein helles Licht auf die Genese gewisser anderer, in der ganzen Ameisenwelt weit verbreiteter Instinkte, wie Dulosis und Myrmekophilie, zu werfen schien. Ganz besonders günstig für solche biologisch-phylogenetische Studien liegen die

Verhältnisse bei der Gattung *Formica*, wo sowohl sozialer Parasitismus als Dulosis in einer ganzen Reihe von Übergangsformen und zwar noch nirgends etwa in einseitiger Spezialisierung und Überentwicklung, sondern vielmehr in ihren primitiveren Entwicklungsstufen vertreten sind. Trotz dieser für die Forschung günstigen Umstände — oder vielleicht gerade wegen dieser verwirrenden Mannigfaltigkeit — ist auch hier eine Einigung noch keineswegs erzielt, im Gegenteil, — gerade in bezug auf die phylogenetischen Verhältnisse von *Formica* ist die Literatur der letzten Jahre an Kontroversen besonders reich. Es dürfte deshalb die Veröffentlichung meines eigenen, allerdings bescheidenen Beobachtungsmaterials, insofern dasselbe zur Klärung dieser überaus verwickelten Frage beizutragen vermag, nicht überflüssig sein.

1. *F. fusca* und ihre Rassen.

In seiner Arbeit über die Ameisen Luxemburgs berichtet Wasmann¹³⁾, dass in den Nestern der *F. fusca* i. sp. meist mehrere Königinnen angetroffen werden. Auch ich fand diese „Pleometrose“¹⁴⁾ bei *fusca* so häufig, dass ich nicht anstehe, sie hier als die Regel anzusehen (wenigstens bei der genannten Rasse), und zwar selbst für Kolonien mit sehr geringer Volkszahl. Darüber nur zwei Beispiele:

1. Im Mai 1910 fand ich auf einer mit Geröll bedeckten Waldlichtung im Zollikerwalde (bei Zürich) im Umkreise von nur wenigen Quadratmetern fast unter jedem größeren Stein kleine *Fusca*-Ansiedelungen, die alle ausnahmslos mehrere Königinnen (2—5) von makrogynem Typus enthielten, dafür aber nur ganz wenig Arbeiter von meist stattlicher Größe und etliche Eierpakete. Ein Nest wies nur fünf Königinnen ohne Arbeiter auf, eine einzige Kolonie besaß eine etwas größere Volkszahl (etwa 50 Arbeiter). Nirgends Pseudogynen.

2. Am 19. März 1911 fand ich am Schild oberhalb Glarus eine ganz schwache *fusca*-Kolonie mit nur wenigen, aber durchschnittlich recht großen Arbeitern, zwei makrogynen Königinnen und zwei frischen Eierpaketen. Keine Pseudogynen. (Leider hatte ich in beiden Fällen versäumt, die Umgegend nach *Myrmica*-Kolonien und etwa darin vorhandenen parasitischen Käfern (*Atemeles*) zu durchforschen)¹⁵⁾. —

13) Wasmann, Zur Kenntnis der Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg III, S. 76. — Archives trimest. de l'Institut Royal Grand-Ducal 1909, IV.

14) Über diesen Begriff vgl. auch: Wasmann, Nachträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen. — Biol. Centralbl. 1910, Nr. 13, S. 453.

15) Wasmann (l. c.) führt nämlich die geringe Volkszahl in solchen alten pleometren *Fusca*-Kolonien auf deren Infektion mit *Atemeles* (parasitische larvenfressende Staphyliniden) zurück, deren internationale Beziehungen (die Käfer wandern im Sommer aus *Myrmica*-Kolonien bei den *fusca* ein) er schon früher aufs schönste nachgewiesen hatte. Die Pleometrose soll in solchen heimgesuchten Kolonien ein Präventivmittel gegen das Aussterben sein.

Um nun zu ermitteln, ob man die Pleometrose bei *fusca*, ähnlich wie das bei *F. rufa* vorkommt, auch auf sekundäre Adoption koloniefremder Weibchen zurückzuführen berechtigt wäre, stellte ich verschiedene Adoptionsexperimente in vitro an: Sie ergaben ausnahmslos in allen Fällen, wo die betreffende Versuchskolonie schon eine Königin besaß, ein negatives Resultat; aber auch in weisellosen, selbst sehr schwachen Kolonien von *fusca* i. sp., *rufibarbis*, *glebaria* gelang es mir nie, fremde befruchtete Weibchen, gleichviel, ob sie derselben oder einer fremden Rasse angehörten, zur Adoption zu bringen¹⁶⁾, — wohl aber in einem Falle bei *F. cinerea*, aber auch da erst nach Wiederholung des Versuches bei derselben Kolonie:

4. Am 11. Juni 1910 fand ich auf einer Gartenmauer in Zürich ein flügelloses *cinerea*-Weibchen, das von zwei *cinerea*-Arbeitern einer benachbarten Kolonie an den Kiefern und an einem Beine festgehalten wurde. Ich befreite es und nahm es mit nach Hause. Am 15. Juni bevölkerte ich ein Lubbocknest mit etwa 100 *cinerea*-Arbeitern, die einer sehr volkreichen, an derselben Straße gelegenen Kolonie entstammten. Nun setzte ich mein *cinerea*-Weibchen unmittelbar in dieses Nest: Es wurde sofort heftig angegriffen, nur von wenigen Arbeitern beleckt, nicht gefüttert. Tags darauf lag es verstümmelt und tot im Neste.

5. Am 18. Juni gelang es meinem Freunde H. Kutter, beim Aufdecken einer steinernen Platte ein mächtiges *cinerea*-Nest bloßzulegen und eine Königin zu erwischen. Ich setzte sie noch am gleichen Tage in eine Fütterungsröhre meiner weisellosen Kolonie, von wo sie sofort ins Nest spazierte. Lauer Angriff! Von zahlreichen Arbeitern wird die Königin von Anfang an beleckt, von anderen allerdings an verschiedenen Extremitäten gepackt, aber jeweilen bald wieder losgelassen. Ein einzigesmal sah ich einen kleinen Arbeiter sein Abdomen krümmen. Das Weibchen seinerseits biss wiederholt wütend um sich, besonders wenn es gleichzeitig von zwei Angreifern fixiert war und es gelang ihm dann meistens, sich vorübergehend frei zu machen. Im übrigen war aber sein Benehmen eher auf „passive Resistenz“ gerichtet.

Am 19. Juni wurde die Königin noch immer zeitweise umhergezerrt, blieb jedoch die meiste Zeit frei und wurde im allgemeinen von den Arbeitern eher gemieden.

Am 20. Juni saß sie mitten unter den Arbeitern, wurde eifrig beleckt und hatte zahlreiche Eier gelegt.

Merkwürdig ist hier das Gelingen eines zweiten Versuches, nachdem das erste Weibchen ohne weiteres getötet worden war.

16) Nach Wasmann werden fremde Königinnen der gleichen Rasse sogar noch heftiger von den *fusca* angegriffen als *rufa*-Weibchen!

Wurde es zurückgewiesen, weil es nicht befruchtet war? Dagegen würde nach Fielde-Forel¹⁷⁾ seine Flügellosigkeit sprechen. Am wahrscheinlichsten ist auch hier wieder das veränderte Benehmen der Arbeiter zurückzuführen auf eine engraphische Nachwirkung des ersten Experimentes, in dem Sinne, dass die schon während der Exekution der ersten Königin zwar gewonnenen, aber unerschwellig gebliebenen Engramme des „Königininstinktes“ jetzt infolge Wiederholung der Reize, welche damals engraphisch gewirkt hatten, zur manifesten Ekphorie gelangten, — simultan assoziiert mit dem (zweifellos schon damals als „Kontrastengramm“ simultan assoziierten) mnemischen Komplex der „Weisellosigkeit“. —

Diese Experimente werden durch die beiden folgenden Beobachtungen gewissermaßen ergänzt:

6. Ende Juli 1910 wurde ein einzeln umherschweifend gefundenes flügelloses *cinerea*-Weibchen in einem Einmachglase mit feuchtem Sand einquartiert. Nach einigen Tagen hatte es sich eine Kammer gegraben und einige Eier gelegt. Als ich aber im September nachsah, waren die Eier wieder verschwunden, das Weibchen jedoch noch munter wie zuvor. Nach 14 Tagen begann es sichtlich zu kränkeln und starb schließlich ohne ersichtliche Ursache.

7. Im August 1911 sah ich in Glarus ein ungeflügeltes *cinerea*-Weibchen, das einer Mauer entlang umherstrich, in unmittelbarer Nähe einer großen *cinerea*-Kolonie; es versuchte wiederholt in verschiedenen Mauerspalten Eingang zu finden. Ich nahm es mit und setzte es in ein mit feuchtem Sand gefülltes Lubbocknest, wo es zwar eine Kammer grub, jedoch keine Eier legte und Anfang Oktober trotz reichlicher Nahrungszufuhr starb. —

Fassen wir die Resultate dieser Beobachtungsreihe über *F. fusca* zusammen, so lässt sich folgendes sagen:

1. Die Pleometrose scheint bei *F. fusca* die Regel zu sein. (Bei *cinerea* ist dieser Punkt wegen der meist mangelhaften Zugänglichkeit der Nester natürlich schwer nachweisbar; doch dürfte die Pleometrose nach den vorstehenden Beobachtungen gerade bei dieser Rasse sehr häufig sein.)

2. Da bei den meisten Rassen keinerlei Neigung zur Adoption fremder Königinnen besteht, so kann diese Pleometrose im wesentlichen nur auf Retention von nestbefruchteten Weibchen in den Kolonien beruhen, nicht auf Adoption koloniefremder Weibchen¹⁸⁾.

3. Hochzeitsweibchen, die nach dem Fluge auf fremde Erde gelangen, sind demnach auf selbständige Koloniegründung angewiesen.

17) Forel, Recherches biologiques récentes de Miss Adele Fielde. Bull. Soc. Vaud. Nat. XXXIX, 1903, Nr. 146.

18) Vgl. auch Wasmann, l. c., S. 77.

4. Dagegen ist bei *F. cinerea* eine unselbständige Koloniegründung, mittelst Adoption in fremden Nestern gleicher Rasse (also nach dem Muster von *F. rufa*) nicht unwahrscheinlich. Für eine solche Möglichkeit sprechen neben dem positiven Adoptionsexperiment Nr. 5 ganz besonders die Beobachtungen 6 und 7; nach diesen möchte es sogar scheinen, als ob die Weibchen von *F. cinerea* die Fähigkeit zur solitären Koloniegründung überhaupt verloren hätten; — zum mindesten scheint dieselbe hier mit großen Schwierigkeiten verknüpft zu sein. Falls diese Vermutung sich als richtig erweise, würde also *F. cinerea* biologisch gewissermaßen eine vermittelnde Übergangsstufe zwischen der *fusca*- und der *rufa*-Gruppe repräsentieren, — eine Betrachtungsweise, die auch sonst manches für sich hat, sobald man die übrigen biologischen Charaktere dieser von allen Typen der *fusca*-Gruppe wohl am höchsten differenzierten und auch morphologisch mit am schärfsten definierten Subspezies berücksichtigt: Ihr kühnes räuberisches Wesen, ihre karnivore Lebensweise, ihre „vie au grand air“ und ganz besonders die meist sehr beträchtliche Volkszahl ihrer älteren Kolonien lassen sie biologisch viel besser mit einer der großen acervikolen *Formica*-Arten in Parallele setzen, als mit ihren Verwandten der *Fusca*-Gruppe. In Glarus, wo *cinerea* äußerst häufig ist und in der Talsohle der Linth die übrigen Rassen nahezu verdrängt hat, kommen auch eigentliche vielnestige Kolonien vor mit vielen Tausenden von Einwohnern. So war ich beispielsweise im Sommer 1911 Zeuge davon, wie eine solche mächtige, die ganze Südterrasse des Glarner Kantonsspitals beherrschende Riesenkolonie wegen Störung durch eine vorgenommene Reparatur auswanderte: Der Umzug dauerte bei beständig schönem Wetter volle 8 Tage! Es ist klar, dass so volkreiche Kolonien kaum durch eine einzige Königin unterhalten werden können. —

Was die Pleometrose bei den übrigen Rassen anbelangt, so dürfte dieselbe doch kaum allein als Palliativmittel gegen die *Atemeles*-Infektion aufzufassen sein, schon deshalb nicht, weil sie bei *F. rufibarbis*, die doch ebenfalls lebhaftes *Atemeles*-Zucht betreibt, nur wenig ausgesprochen ist oder sogar ganz vermisst wird.

Ich frage mich, ob nicht auch die häufigen Sklavenjagden von *F. sanguinea*, die ja im gleichen Sinne wie die *Atemeles*-Plage, nämlich durch fortwährende Dezimierung der Arbeiterzahl der Kolonien wirken, für die Erscheinung mit verantwortlich gemacht werden könnten; dafür würde sprechen, dass die Pleometrose gerade bei *F. fusca* i. sp., die ja von den *Sanguinea* weitaus am häufigsten als Sklaven benutzt werden, auch am ausgesprochensten ist. Doch sind das einstweilen noch müßige Betrachtungen von rein hypothetischem Wert, die nur den Zweck haben sollen, zu zeigen,

dass wir die Pleometrose von *F. rufa* kaum direkt von der viel primitiveren Form, in der sie bei *F. fusca* i. sp. auftritt, abzuleiten berechtigt sind, sondern dabei wohl besser zunächst von einer *cinerea*-ähnlichen Vorstufe ausgehen.

2. *F. rufa* und ihre Rassen.

a) *F. rufa* i. sp. L. und *pratensis* De Geer.

Eine viel bedeutendere Rolle als bei *fusca* spielt die Pleometrose im sozialen Leben gewisser Formen der *Rufa*-Gruppe, in erster Linie bei *F. rufa* i. sp. L. und *pratensis* De Geer; — ihre Bedeutung für den besonderen Verbreitungsmodus dieser Rassen wurde von Wasmann¹⁹⁾ schon 1905 richtig erkannt und ist kürzlich von mir²⁰⁾ an Hand neuer Beobachtungen und Überlegungen bestätigt worden.

Welch enormen Umfang die Pleometrose bei *F. rufa* annehmen kann, wird durch folgende Befunde ersichtlich:

1. Am 5. März fand mein Bruder, Edgar Brun, in vier benachbarten Nestern einer mächtigen *Rufa*-Kolonie bei Kempththal zusammen über siebenzig Königinnen. Ich benutzte dieses willkommene Material in der Folge zu zahlreichen Adoptionsexperimenten, auf welche unten noch zurückzukommen ist.

2. Ende Mai 1911 entdeckte mein junger Freund H. Kutter in einer Waldschlucht am Zürichberge ein kleineres *Rufa*-Nest (Höhe des Haufens nur 30 cm), aus welchem er bei wiederholter Durchsichtung innerhalb 2 Wochen je 58, 120 und 78, zusammen also die fabelhafte Zahl von 256 flügellosen Weibchen zutage förderte!

In diesen beiden Fällen handelte es sich um lauter echte (makro- und mesogyne) Weibchen mit Flügelnarben, nicht etwa um Pseudogynen.

3. Anfang Oktober 1911 fand ich bei Glarus ein sehr kleines, zwischen Steinen halbverstecktes *Rufa-pratensis*-Nest, das bei kaum 200 Arbeitern und wenig Brut nicht weniger als 27 Königinnen enthielt, darunter 2 *pratensis*, 17 von gemischtem Typus (*rufa-pratensis*) und 8 *rufa* i. sp.

Es ist klar, dass solche Massenanhäufungen befruchteter Königinnen in ein- und demselben Nest oder in der gleichen Kolonie, wie sie die Fälle 1 und 2 darboten, in der Hauptsache nur durch Inzucht zustande kommen können, — dadurch nämlich, dass in jeder Saison ein beträchtlicher Teil der jungen Männchen- und Weibchengeneration am Ausfluge verhindert und so zur Kopulation

19) Wasmann, Ursprung und Entwicklung der Sklaverei... Biol. Centralbl. 1905, S. 196ff.

20) Brun, Zur Biologie und Psychologie von *Formica rufa* und anderen Ameisen. Biol. Centralbl. 1910, S. 542ff.

im Neste gezwungen wird. Auf der anderen Seite beweist aber die Gegenwart nicht weniger rassenfremder Königinnen im Neste des dritten Falles, — der in dieser Hinsicht einer analogen Beobachtung Wasmann's²¹⁾ vollkommen an die Seite zu stellen ist —, dass die exzessive Pleometrose bei *F. rufa* (und *pratensis*) nicht ausschließlich durch Nachzucht von nestbefruchteten Königinnen unterhalten wird, sondern unter Umständen auch durch sekundäre Adoption koloniefremder befruchteter Weibchen. Und diese Annahme ist auch experimentell aufs beste gestützt, indem sowohl Wasmann's²²⁾ wie meine eigenen Adoptionsversuche übereinstimmend ergaben, dass keine Ameisenart so leicht zur Adoption fremder Königinnen zu bringen ist wie *F. rufa*, selbst wenn solche in größerer Zahl gleichzeitig oder zu wiederholten Malen in derselben Kolonie eingeführt werden.

Ein Blick auf umstehende Tabelle, in welcher die Resultate meiner Adoptionsexperimente in schematischer Kürze wiedergegeben sind, wird diesen Satz bestätigen:

Unter 12 Versuchen verliefen eigentlich nur 2 (1 und 9) negativ, doch bleibt es auch hier zweifelhaft, ob der Tod des betreffenden Weibchens wirklich infolge der von den Arbeitern erlittenen Verletzungen eintrat. Auch im Falle 5 war das Resultat insofern zweifelhaft, als das nach 30 Minuten adoptierte Weibchen nachträglich, und zwar schon am nächsten Tage, zugrunde ging; allerdings herrschte zu derselben Zeit auch im Stammneste, dem diese Königin entnommen war (sie gehörte zu jenen 70 Weibchen der vorstehenden Beobachtung 1), eine große Sterblichkeit. In zwei weiteren Fällen (3 und 11) war das Resultat gemischt, insofern wenigstens von den gleichzeitig in größerer Zahl eingeführten Königinnen nicht alle adoptiert worden sind. Doch ist die Zahl der zur Adoption gelangten Weibchen besonders im Falle 3 eine sehr stattliche und es beweisen gerade diese beiden Versuche deutlicher als alle übrigen die Richtigkeit des oben aufgestellten Satzes. Die übrigen sieben Fälle sind schlankweg positiv und fallen insbesondere durch die kurze Zeit auf, die jeweilen zur Adoption erforderlich war.

In ganz besonders schöner Weise war ferner auch hier, namentlich bei den an den Kolonien *a*, *c* und *g* angestellten Versuchsreihen 1—3, 5—6, 11—12 der Einfluss der mnemischen Engraphie zu beobachten, d. h. der fördernde Einfluss, den vorausgegangene Experimente (auch wenn diese selbst noch negativ ausfielen) auf die später ausgeführten hatten: Die momentane Adoption zahlreicher gleichzeitig eingeführter Königinnen in den

21) Wasmann, Über den Ursprung des sozialen Parasitismus, der Sklaverei und der Myrmekophilie bei den Ameisen. Biol. Centralbl. 1909, S. 596.

Übersicht über einige Adoptionsexperimente bei *F. rufa*.

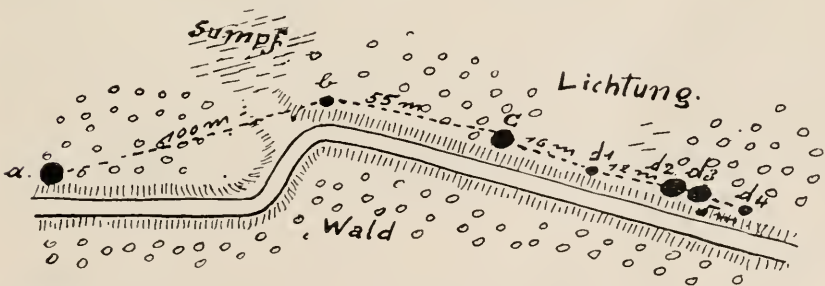
Kolonie	Erablierung der Kolonien	Nr.	Datum der Experimente	Zahl der eingebrachten Königinnen	Resultat
a) Künstliche Mischkolonie <i>F. rufa-protensis</i> ²²⁾	10. V. 07 im Garten	1	Anfang IV. 08	1 (frei umher- schweifend)	Im „Weiselkäfig“ nach 12 ^h tot (keine Verletzung)
		2	Mitte IV. 08	ca. 20 (aus 2 Nestern x und y)	Etwa die Hälfte nach 1 ^h , von den übrigen die Mehr- zahl am anderen Tage adoptiert, nur 2 geötet.
		3	Ende IV. 08	7 (aus Nest y)	Sämtlich sofort adoptiert
b) 300 <i>Rufa</i>	28. XII. 09 Torfnest	4	6. III. 10	2	Nr. 1 nach 10 Minuten, Nr. 2 nach 15 Minuten adoptiert
		5	9. IV. 10	1	Adoption nach 1 ^{1/2} ^h , tags darauf tot
c) ca. 500 <i>Rufa</i>	9. IV. 10 Torfnest	6	10. IV. 10.	1 (gleiches Nest wie 5)	Unmittelbar adoptiert
		7	6. III. 10.	2	1 nach 15 Minuten, 2 etwas zögernder adoptiert
e) Natürl. Mischkolonie <i>F. rufa</i> — <i>fusca</i> ²²⁾	4. IV. 10. Laubbock	8	24. V. 11.	1 (nach Aussterben der <i>fusca</i> und Tod der Königin)	Nach 1 ^{1/2} ^h adoptiert
		9	Frühjahr 1911 Terrarium	1	Nach 20 Minuten betritt und an den Kiefern ins Nest gezogen, tags darauf tot
f) ca. 1000 <i>Rufa</i> (K. Emmelins)	Terrarium	10		1 (am gleichen Tage)	Nach 12 Minuten adoptiert
		11	Sommer 1911 Terrarium	10	Etwa die Hälfte nach 10 Minuten adoptiert, die übrigen à froid geötet
g) ca. 3000 <i>Rufa</i> (H. Kutter)	Terrarium	12		Einige weitere	Unmittelbar adoptiert

²²⁾ Beschrieben im Biol. Centralbl. 1910: Zur Biologie und Psychologie von *Formica rufa* und anderen Ameisen. S. 532 u. 543.

Fällen 3 und 12 (auch im 6. Falle), die auffallende Beschleunigung der Adoptionszeit im Falle 10 dürften kaum auf andere Weise zu erklären sein. —

Die biologische Bedeutung einer solchen systematischen Pleometrose ist leicht einzusehen. Sie garantiert zunächst, infolge der Gegenwart zahlreicher Eierlegerinnen, eine größere Volkszahl der einzelnen Kolonie; im weiteren ermöglicht sie aber auch die Ausrüstung zahlreicher Zweigkolonien des Stammnestes mit befruchteten Königinnen, ermöglicht ein relativ selbständiges Gedeihen derselben und kann so allmählich zur Bildung eigentlicher Ameisenreiche führen, wie sie bekanntlich bei *F. rufa* nicht selten beobachtet werden. Indem nun endlich solche vom Stammneste relativ weit entfernte Ableger mit der Zeit jede Verbindung mit letzterem abbrechen, geben sie Anlass zur Entstehung neuer, selbständiger Kolonien: So dient also die Pleometrose mittelbar auch wiederum der Verbreitung der Art. Obschon dieser Vorgang direkt nur selten und nicht leicht zu beobachten ist, dürfte er doch, wie Wasmann und ich²³⁾ gezeigt haben, bei *F. rufa* sehr häufig vorkommen, — so häufig, dass man die „Koloniegründung durch Spaltung“ bei dieser Art geradezu als den Normalmodus zu bezeichnen berechtigt ist: Dafür sprechen, neben Erwägungen, welche die lokalgeographische Verbreitung der Rasse betreffen, vor allem auch zahlreiche mehr mittelbare Beobachtungen. Eine solche Beobachtung, die mein Freund H. Kutter im Sommer 1910 im Hochgebirge machte, und die durch ihre sehr genauen Detailfeststellungen besonders wertvoll ist, sei hier mitgeteilt:

Längs einer Bergstraße, die in der Gegend von Furna im Prättigau (Kt. Graubünden) durch den Hochwald zieht, liegen auf einer Strecke von ungefähr 200 m im ganzen sieben größere und kleinere *Rufa*-Nester in unregelmäßigen Abständen verteilt. Die Situation war etwa folgende (siehe Abbildung):



23) In meiner letzten Arbeit (Biol. Centralbl. 1910, S. 541) habe ich einen sehr schönen, von meinem Bruder Edgar direkt beobachteten Fall von Koloniespaltung ausführlich mitgeteilt.

Kutter stellte nun durch eine Reihe von Experimenten unter diesen Nestern die folgenden Beziehungen fest:

- a zu b: befreundet! (Kolonie 1: a, b),
- a, b zu c: feindlich (Kolonie 2: c),
- c zu d_1 : feindlich,
- d_1-d_4 : befreundet (Kolonie 3: d_1, d_2, d_3, d_4).

Die Anordnung dieser drei *Rufa*-Kolonien ist eine derartige, dass es sehr schwer hält, an eine unabhängige Entstehung derselben zu glauben, — um so weniger, als im weiten Umkreise des betreffenden *Rufa*-Gebietes keine weitere Kolonie mehr besteht. Eine Neugründung selbständiger Kolonien durch ausgeschwärmte Weibchen ist bekanntlich nur durch deren Adoption bei *F. fusca* möglich; sie würde natürlich am Anfange sehr kleine Staaten bedingen, die wohl kaum in so naher Nachbarschaft alter Riesennester hätten aufkommen können. Diese Bedenken gelten ganz besonders für das einzelstehende Nest c, eine sehr starke selbständige Kolonie, die aber von dem nächstgelegenen Neste der Kolonie d nur 16 m entfernt ist. Es liegt nahe, in diesem Neste c den ursprünglichen Mittelpunkt zu vermuten, von dem aus die Kolonisation des günstig gelegenen Straßenbords allmählich vor sich gegangen ist. Nach links wäre dann zunächst das Zweignest b (55 m), nach rechts d_1 gegründet worden, — Kolonien, die dann ihrerseits ihre Beziehungen zum Stammneste aufgegeben und die verschiedenen Zweignester: Nach rechts d_2, d_3, d_4 von d_1 aus, nach links a von b aus gegründet hätten. Auffallend bleibt dabei, dass das große Nest a seine Verbindung mit der weit entfernten (100 m Luftlinie), schwachen und offenbar im Absterben begriffenen Kolonie b noch nicht aufgegeben zu haben schien; das dürfte sich so erklären, dass erst zu Beginn dieser Saison 1910 der größte Teil der Einwohner des Nestes b diesen Platz verlassen hat und nach a übersiedelt ist, ohne indessen in Wirklichkeit noch eine Verbindung mit der Stammkolonie zu unterhalten. Da aber die Spaltung erst vor kurzer Zeit erfolgt war, reagierten die beiden Parteien natürlich noch freundschaftlich gegeneinander. Bei Wiederholung des Versuchs im Sommer 1911 hätte es sich wahrscheinlich gezeigt, dass jetzt die beiden Nester voneinander völlig unabhängig geworden sind. — Jedenfalls zeigen diese Überlegungen, dass man bei solchen *Rufa*-Staaten die schwächsten Nester nicht immer als die jüngsten ansehen darf, sondern dass diese im Gegenteil vielfach den ältesten, aber zur Zeit der Beobachtung schon halb verlassenen Kolonien entsprechen. —

Dass nun aber neben der für *F. rufa* normalen „Koloniegründung durch Spaltung“ auch bei dieser Art der echte soziale Parasitismus Wheeler's gelegentlich vorkommen kann, ist durch die Entdeckung der seltenen natürlichen Mischkolonien

F. rufa-fusca durch Wasmann²⁴⁾, Wheeler²⁵⁾, ferner durch meinen Bruder und mich²⁶⁾ über jeden Zweifel festgestellt worden. Zudem haben diese Befunde in neuerer Zeit durch Wasmann's²⁷⁾ Versuche über Adoption von *Rufa*-Weibchen in *Fusca*-Kolonien auch eine schöne experimentelle Bestätigung gefunden. Zwei weitere Experimente dieser Art, die sich allerdings zu widersprechen scheinen, seien hier mitgeteilt:

1. Am 12. März 1910. 4^h 50 abends setzte ich eine *Rufa*-Königin direkt aus ihrem Stammneste zu einer kleinen Zahl von *fusca* i. sp.-Arbeitern in ein Torfnest. Sie wurde sofort heftig angegriffen, doch gelang es ihr bald, sich wieder frei zu machen. Um 6^h war sie wieder inmitten eines Knäuels *fusca* fixiert; sie riss sich abermals los, floh in eine Ecke, wurde aber von einer großen *fusca* verfolgt und an den Kiefern wieder in den Knäuel hineingezogen; dort wurde sie nun längere Zeit in Ruhe gelassen. Später versuchte eine kleine *fusca*, sie an einem Beine in die Ausgangsröhre zu zerren; ihr Vorhaben scheiterte jedoch an dem passiven Widerstande des um vieles größeren Tieres. Tags darauf lebte das Weibchen noch, schien aber sehr reduziert, wurde von den *fusca* nur noch selten belästigt. Am 15. fand ich es tot im Neste. —

2. Am 18. Mai 1911 setzte ich ungefähr 100 *Rufibarbis* mit einigen 20 Larven verschiedenen Alters in ein Lubbocknest. Am 23. Mai 4^h 15 abends brachte ich eine *Rufa*-Königin ohne Quarantäne, direkt aus ihrem Nestverbande in eine Glasröhre dieses *Rufibarbis*-Nestes. Die Tiere waren unmittelbar vorher mit Zuckersaft gefüttert worden. — Die Königin verharrte 10 Minuten in der Röhre, versuchte dann, den Watteverschluss zu entfernen und ins Freie zu entkommen und spazierte endlich, nachdem ihr das misslungen war, um 4^h 25 entschlossen ins Nest; am Eingange wurde sie aber von einem dort Wache haltenden Arbeiter übel empfangen und wieder in die Röhre zurückgejagt. Der nachdrängende Arbeiter wurde nun aber seinerseits von dem energisch wieder vorrückenden Weibchen attackiert und nach kurzem „Handgemenge“ einfach über den Haufen gerannt, worauf das Weibchen definitiv ins Nest gelangte. Dort wurde es zunächst beim Eingange fixiert und in lauer Weise angegriffen; schon um 4^h 45 aber sah ich es von einer *Rufibarbis* mehrere Minuten anhaltend beleckt! Um 5^h saß das Weibchen unbehelligt in einer entfernten Ecke des Nestes, drängte sich dann plötzlich mitten in einen Haufen von Arbeitern hinein, die

24) Wasmann, Weitere Beiträge . . . Biol. Centralbl. XXVII, 1908, S. 258 (2 Fälle).

25) Wheeler, Observations on Some European Ants. Journ. of New York Entomolog. Soc. XVII, 1910, S. 173 ff. (3 Fälle).

26) Brun, l. c. S. 542 ff. (4 Fälle).

27) Wasmann, Biol. Centralbl. 1908, S. 358 ff. und 1909, S. 663.

eben Zuckersaft aufleckten; es wurde von denselben überhaupt nicht beachtet. Schließlich drängte sich die Königin mitten in den zentralen Knäuel der *Rufibarbis* hinein, drang bis zu den Larven vor und setzte sich auf dieselben, — wieder ohne im mindesten beachtet, geschweige denn angefeindet zu werden! Auch um 1^h nachts saß sie noch immer ruhig auf dem Bruthaufen. Am 24. Mai 9^h morgens dasselbe Bild: Die Königin sitzt im Zentrum der *Rufibarbis* und wird von denselben beleckt und gefüttert.

Der positive Ausfall dieses Versuches ist um so beweisender, als hier die Zahl der *fusca* eine relativ bedeutende war und es sich um eine Rasse handelte, die im allgemeinen eher für stärker und kriegerischer gilt als *fusca* i. sp.

Den vorstehenden Experimenten wäre noch eine Beobachtung in freier Natur an die Seite zu stellen, die wohl sicher hierher gehört und die ich meinem jungen Freunde Karl Emmelius aus Zürich verdanke:

Derselbe beobachtete am 26. Juni 1910 gegen Abend an einer Straßeböschung ein flügelloses *Pratensis*-Weibchen, das in auffälliger Weise auf dem moosbewachsenen Boden hin- und herlief. Bei genauerem Zusehen bemerkte er, dass das Weibchen von vier *fusca*-Arbeitern lebhaft verfolgt wurde, die es beständig von hinten her zu attackieren suchten, was das Weibchen indessen durch geschickte Drehbewegungen und durch drohende Gebärden zu verhindern wusste; es machte aber keine Miene, zu fliehen, sondern schien vielmehr die Angreifer beschwichtigen zu wollen. Das schien ihr auch in der Tat zu gelingen; wenigstens machte es den Eindruck, als ob die Feindseligkeiten zusehends mildere Form annahmen. Leider wurde die Beobachtung hier abgebrochen. — 2 m vom Schauplatze dieses Kampfspieles entfernt fand Emmelius ein schwach bevölkertes *fusca*-Nest mit kaum 100 Einwohnern; eine Königin war trotz sorgfältigster Durchsuchung nicht auffindbar. —

Der ganze Vorgang erinnert lebhaft an eine von Wasmann²⁸⁾ mitgeteilte Beobachtung von H. Schmitz, wo eine *Sanguinea*-Königin in ganz ähnlicher Weise in der Nähe eines *Fusca*-Nestes umherstrich, ohne indessen hier von den *fusca* überhaupt beachtet zu werden.

Nach allem scheint es, als ob bei allmählicher Annäherung die Aufnahme befruchteter *Rufa*-(und *pratensis*-)Weibchen in *Fusca*-Kolonien auf keine allzu großen Schwierigkeiten stoßen würde.

b) *F. truncicola*.

Über die Koloniegründung dieser schönen *Rufa*-Rasse besitze ich keine eigenen Erfahrungen, da dieselbe in der Umgebung von

28) Wasmann, Biol. Centralbl. 1908, S. 370.

Zürich nicht vorkommt, bzw. sehr selten ist. Die betreffenden Verhältnisse sind ja übrigens durch Wasmann längst in befriedigender Weise dahin aufgeklärt worden, dass *F. truncicola* einen bereits zum obligatorischen temporären Sozialparasitismus übergegangenen Zweig der *Rufa*-Gruppe repräsentiert, dem denn auch schon morphologisch deutliche Zeichen einer beginnenden Anpassung an diesen Modus (Mikrogynie leichten Grades) anhaften.

3. *F. exsecta*.

Auch hier verfüge ich nur über sehr spärliche eigene Erfahrungen. Im wesentlichen gilt von dieser Art dasselbe, was soeben über *F. truncicola* gesagt worden ist; auch an ihr wies Wasmann²⁹⁾ bekanntlich den obligatorischen temporären Sozialparasitismus überzeugend nach; zugleich stellte er fest, dass hier die Anpassung an diese „degenerative“ Form der Koloniegründung unter allen *Formica*-Arten weitaus am weitesten geht, indem sie sich nicht mehr allein auf eine exquisite Kleinheit der Weibchenform beschränkt, sondern auch schon zu einer sekundären (korrelativen) Verkleinerung der Arbeiterform geführt hat.

Da indessen auch natürliche Adoptionskolonien *exsecta-fusca* bisher nur selten gefunden worden sind³⁰⁾, glaube ich auch meinen Fall, den einzigen, den ich bisher entdeckte, hier mitteilen zu sollen:

Im Juni 1911 fand ich auf Untersock, einer Alpe ob Glarus, unter dichtem Buschwerk am Fuße einer sehr ameisenreichen Halde (sie beherbergt u. a. neben zahlreichen Kolonien von *F. fusca*, auch *F. rufa*, *pratensis*, *truncicola*, *sanguinea*, ferner *C. ligniperdus* und *L. fuliginosus*) ein sehr kleines, ungemein zierlich angelegtes Nest aus feinem vegetabilem Material; der sehr schlanke Oberbau ragte wie ein Türmchen kerzengerade etwa 20 cm über das Heidegras empor; er maß an der Basis kaum 15 cm Durchmesser. Beim Köpfen der Nestkuppe kamen zunächst nur einige 30 sehr kleine Arbeiter der Mischrasse *exsecto-pressilabris* zum Vorschein; tiefer unten quollen aber auf einmal zahlreiche *fusca* i. sp. hervor; besonders nachdem ich noch den flachen Stein, auf dem der Oberbau errichtet war, aufhob, hätte man glauben können, ein reines *fusca*-Nest vor sich zu haben. Eine *exsecta*-Königin war leider bei der Kürze der mir zur Verfügung stehenden Zeit nicht aufzufinden, ebensowenig eine *fusca*-Königin. Das Zahlenverhältnis zwischen *fusca* und *exsecta* mochte ungefähr $\frac{2}{3}$ zu $\frac{1}{3}$ betragen. — Etwa

29) Wasmann, Weitere Beiträge . . . Biol. Centralbl. 1908, S. 298. — Zur Kenntnis . . . etc. III, Archives trimest. de l'Institut R. Gr.-Ducal, 1909, IV, S. 41.

30) Über den letzten von Wasmann beschriebenen Fall siehe Biol. Centralbl. 1908, S. 730.

300 m entfernt auf einem Hugelplateau fand ich noch am gleichen Tage zwei weitere kleine *exsecta*-Kolonien, die aber keine *fusca* mehr aufwiesen. Sonst war weit und breit keine *exsecta*-Kolonie mehr zu entdecken. —

(Schluss folgt.)

Biologie und Entwicklungsmechanik.

Von Professor Dr. Oppel, Halle a. d. Saale.

Nussbaum, M., Karsten, G., Weber, M., Lehrbuch der Biologie fur Hochschulen. Mit 186 Abbildungen im Text. 529 Seiten. Leipzig 1911. Wilhelm Engelmann.

Ein Lehrbuch der Biologie fur Hochschulen, also auch fur Universitaten, muss den derzeitigen Stand der Forschung in seinen hochsten Leistungen in seinen Zielen, Mitteln und empirischen und theoretischen Ergebnissen, sei es nur kurz oder ausfuhrlich darstellen. Wir haben daher das Buch mit Freude und mit groem Interesse zur Hand genommen.

Jeder der drei auf dem Titel genannten Autoren hat selbstandig einen Abschnitt bearbeitet. Nussbaum gibt „experimentelle Morphologie“, Karsten und Weber die Biologie im Sinne Haeckel’s als okologie, als Lehre von den Lebensbedingungen und Lebensverhaltnissen der Pflanzen und Tiere.

Der erstere Abschnitt hatte also, um der Ankundigung im Titel zu entsprechen, obschon er nur den nichts Kausales besagenden Namen experimentelle Morphologie tragt, den Lesern des Buches das Wesentliche der unter dem Namen Entwicklungsmechanik zuerst in Deutschland entstandenen und von da in alle Kulturlander verbreiteten, von W. Roux begrundeten, Forschungsrichtung darzubieten gehabt. Eine kurze Hindeutung auf die neuere kausale Forschung im Vorwort erweckt auch die Vorstellung, dass dies geschehen sei. Das ware in der Tat sehr zeitgema gewesen. Dadurch wurde das Buch einem wissenschaftlichen Bedurfnis entsprochen haben. Der Leser, welcher den 162 Seiten starken Abschnitt in dieser Voraussicht durchliest, erfahrt aber eine Enttauschung. In den reichlichen Literaturverzeichnissen kommt zwar die Abkurzung Arch. f. Entw.-Mech. allenthalben vor. Im Text aber findet sich nicht allein das Wort Entwicklungsmechanik kein einziges Mal, sondern auch der Geist derselben fehlt in der ganzen Darstellung. Dies programmatische Wort wird also absichtlich vermieden. Der Verfasser gehort somit wohl zu jenen jetzt nur noch vereinzelt vorkommenden Autoren, die sich in Roux’ Arbeiten nicht genugend eingelesen haben, um zu wissen, dass Roux unter diesem Namen von Anfang an nicht etwa nur das der „Mechanik“ des Physikers zugehorige Geschehen, sondern im Sinne Kant’s alles mechanistische, d. h. der Kausalitat unterstehende Geschehen versteht, so dass es alles physikalische und chemische

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [32](#)

Autor(en)/Author(s): Brun Rudolf

Artikel/Article: [Weitere Beiträge zur Frage der Koloniegründung bei den Ameisen. 153-180](#)