

von anerkannter Wichtigkeit, und ihre Lösung auf Grund reichen Tatsachenmaterials verspricht für die vergleichende Tierpsychologie und die Entwicklungstheorie wertvolle Lichtblicke.

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.

(Schluss.)

4. *F. sanguinea*.

Um die Aufklärung der Koloniegründungsverhältnisse bei *F. sanguinea* hat sich H. Viehmeyer ganz besonders verdient gemacht: Nachdem dieser Forscher zunächst experimentell festgestellt hatte, dass auch die Weibchen der europäischen „Raubameise“ ihre Kolonien ganz wie die nordamerikanische Rasse *rubicunda* von Wheeler durch Puppenraub als primäre Raubkolonien gründet³¹⁾, kam er auf Grund seiner weiteren, sehr schönen Beobachtungen³²⁾ zu dem Ergebnis, dass bei *F. sanguinea* mindestens drei Arten von Koloniegründung angenommen werden müssen, nämlich:

1. durch Puppenraub (primäre Raubkolonie),
2. durch Adoption bei *fusca* (primäre Adoptionskolonie) und
3. durch Allianz mit einer *Fusca*-Königin, die später — sobald sie der Räuberin die nötigen Hilfsameisen geliefert hat, von derselben umgebracht wird (primäre Allianzkolonie).

An dieser Stelle möchte ich nun noch auf einige weitere Momente aufmerksam machen, die Viehmeyer bei Aufstellung seiner phylogenetischen Schlussfolgerungen völlig übersehen zu haben scheint, obschon sie m. E. für die ganze Frage der phylogenetischen Stellung von *F. sanguinea* von ausschlaggebender Bedeutung sind. Zwei dieser Momente hat Wasmann³³⁾ schon 1908 hervor gehoben und mit Recht auf die vollkommene Analogie hingewiesen, die *sanguinea* darin mit *rufa* verbindet: Ich meine die ausgesprochene Neigung auch dieser Art zur Zweigkoloniebildung und zweitens die damit im Einklang stehende experimentell erwiesene Tatsache, dass auch junge *Sanguinea*-Weib-

31) Viehmeyer, Zur Koloniegründung der parasitischen Ameisen. Biol. Centralbl. 1908, Nr. 1.

32) Viehmeyer, Beobachtungen und Experimente zur Koloniegründung von *Formica sanguinea* Latr. Zeitschr. f. wissensch. Insektenbiologie 1909, S. 353 und 390. — Ontogenetische und phylogenetische Betrachtungen über die parasitische Koloniegründung von *F. sanguinea*. Biol. Centralbl. 1910, S. 569.

33) Wasmann, Weitere Beiträge . . . Biol. Centralbl. 1908, S. 377.

chen von Arbeitern ihrer Art (solange dieselben wenigstens nicht zu zahlreich seien) sehr leicht adoptiert werden.

Was zunächst die Bildung von Zweigkolonien betrifft, so handelt es sich dabei keineswegs immer nur um die sogen. „Saisonnester“, die abwechselnd nur einen Teil des Jahres hindurch bewohnt werden, sondern ebenso oft auch um echte, dauernd und gleichzeitig mit dem Stammneste bewohnte Nebennester. Einen ganz exzessiven Fall solcher „Polycalie“ hat jüngst Forel³⁴⁾ beschrieben: Im Berggelände des Jorat oberhalb Lausanne entdeckte er 1910 einen aus über 40 Einzelnestern bestehenden Riesenstaat von *Sanguinea*; die Arbeiter waren durchweg auffallend klein und — was weitaus am meisten auffiel — sämtliche Nester waren absolut frei von *Fusca*-Sklassen! Also ein Zustand, wie er bisher nur bei der gesetzmäßig sklavenlosen nordamerikanischen Rasse „*aserva*“ beobachtet wurde! Mit Recht erklärt sich Forel diesen außerordentlichen Befund in der Weise, dass hier ein Zusammenwirken ganz besonderer Umstände einen Zustand erzeugt habe, wie er normalerweise bei *F. rufa* vorkommt, nämlich eine Retention befruchteter Weibchen zum Zwecke der Bildung von Zweigkolonien. Der Forel'sche Fall bildet somit in der Tat einen direkten Übergang zum *Rufa*-Typus, wie er in vollkommenerer Weise gar nicht gedacht werden könnte; er spricht m. a. W. dafür, dass *F. sanguinea* nicht nur morphologisch, sondern auch biologisch unmittelbar von der *Rufa*-Gruppe abgeleitet werden muss.

Auch meine Erfahrungen weisen durchaus auf eine solche Ableitung hin. Erstens ist nach den Befunden, die mein Bruder im Kempthaler *Sanguinea*-Gebiete erhob, sowohl Polycalie als auch Pleometrose bei der Raubameise die Regel; es gelang ihm bei gründlicher Untersuchung (die hier wegen der schweren Zugänglichkeit der meisten Nester, die gewöhnlich in alte Baumstrünke eingebaut sind, nicht leicht ist) fast immer, mehrere Königinnen (bis 5!) in einem Neste aufzufinden. Im weiteren gelang es meinem Bruder und mir, bei ein und derselben, sehr volkreichen Kolonie, die bereits im Besitze einer Königin war, sogar wiederholt, weitere befruchtete Weibchen zur Adoption zu bringen:

Im Juni 1909 setzten wir das Gros zweier sehr volkreicher Kempthaler Kolonien, A und B, die wir in einem großen Sack gemischt hatten, im Garten (in Zürich) aus; dabei kam unter großen Mengen Brut auch eine *Sanguinea*-Königin zum Vorschein, die von

34) Forel, Une colonie polycalique de „*Formica sanguinea*“ sans esclaves dans le Canton de Vaud. Proc. du 1er Congrès international d'entomologie 1910, p. 101.

den untereinander völlig einigen Angehörigen beider Kolonien mit großer Aufmerksamkeit behandelt wurde. Noch am selben Abend, sobald sich die Tiere in der neuen Umgebung einigermaßen orientiert hatten, wurde eine zweite, aus einem fremden Neste C stammende Königin mitten auf das umhergestreute Nestmaterial gesetzt; sie wurde fast unmittelbar aufgenommen. Die Kolonie gedieh in der Folge vortrefflich und unternahm noch im gleichen Sommer einen Raubzug gegen eine mittelstarke *Rufa*-Kolonie unseres Gartens, die wir vor 2 Jahren daselbst etabliert hatten. (Die nähere Schilderung dieser Expedition siehe Biol. Centralbl. 1910, S. 536 ff.)

Im Jahre 1910 kamen die ersten *Sanguinea* schon am 23. Febr. zum Vorschein und entfalteten schon im April ein reges Treiben. Am 5. März 1910 fand mein Bruder in einem großen *Sanguinea*-Neste D bei Kempththal fünf flügellose Weibchen in einer Kammer beisammen; zwei davon wurden mitgenommen und mit 16 Arbeitern in einem Torfnest etabliert. Am 21. März befand sich ein großer Eierklumpen im Neste. Am 10. April waren zwei Eierpakete vorhanden. Am 24. April setzte ich das Nest dicht beim Haupteingange unserer *Sanguinea*-Siedelung im Garten aus und öffnete die Verbindungsröhren. Draußen trieben sich etwa 20 alte *Sanguinea* herum; bald kamen etliche heran und drangen vereinzelt in das Nest ein, wurden aber im Inneren übel empfangen und wieder hinausgejagt. Nun begannen aber die Insassen des Torfnestes ihrerseits ins Freie zu dringen und wurden darin alsbald von den beiden Königinnen nachgeahmt, — doch hielten sich diese vorerst noch vorsichtig in der Verbindungsröhre auf. Da drang plötzlich wieder eine große Garten-*Sanguinea* in diese Röhre ein, packte die vordere Königin ohne weiteres an den Mandibeln und zog sie heraus; — die andere folgte freiwillig nach. Die beiden Weibchen waren bald von herzudrängenden Arbeitern umringt und wurden schließlich nach einigem Tiraillement ins Hauptnest gebracht. Auch die Eierklumpen wurden versorgt; selbst die fremden Arbeiter schienen nur sehr gelinde Anfeindungen zu erfahren. — Am nächsten Nachmittage sah ich beide Weibchen dicht neben dem Haupteingange des Gartenestes in einer von zwei Einfassungssteinen gebildeten Rinne sitzen; sie waren umringt von Ameisen und wurden von denselben eifrig beleckt; nur eine kleine *Sanguinea* hielt eine der Königinnen krampfhaft an einem Beine fest. Ich befreite sie; anstatt zu fliehen, lief sie schnurstracks ins Nest hinein. — Im gleichen Jahre erzeugte die aufblühende Kolonie, die sich mittlerweile in zwei Nester gespalten hatte, neben zahlreichen Arbeiterpuppen auch einige geflügelte Weibchen.

Kritische Bemerkungen über die Phylogenese des sozialen Parasitismus und der Dulosis bei *Formica*.

Es war, wie ich schon zu Anfang dieses Abschnittes andeutete, eine sehr glückliche Idee, aus den verschiedenen Entwicklungsstufen des sozialen Parasitismus, wie sie uns bei *Formica* entgegen treten, eine „biologische Phylogenie“ der Gattung zu rekonstruieren. Am konsequentesten und zugleich am vollständigsten ist diese Idee bisher wohl von Wasmann durchgeführt worden. Welche Schlussfolgerungen bezüglich der Wasmann'schen Theorie ergeben sich nun aus dem vorliegenden Beobachtungsmaterial?

Darüber herrscht nun wohl heute allgemeine Übereinstimmung, dass die höheren acervikolen *Formica*-Arten nicht nur morphologisch, sondern auch biologisch irgendwie von der *Fusca*-Gruppe abgeleitet werden müssen, bezw. dass ein *fusca*-ähnlicher Typus an den Anfang des Entwicklungsschemas von *Formica* zu setzen ist. Dabei ist aber keinen Augenblick zu vergessen, dass die heute lebenden Formen der *Fusca*-Gruppe längst nicht mehr dem primitiven Idealtypus von *Formica* entsprechen, sondern alle schon mehr oder minder differenziert sind; von der Urform der fossilen „*Formica flori*“ bis zu den hochentwickelten Staaten von *cinerea* besteht eine weite Kluft, — ein Entwicklungsgang, der wohl am wahrscheinlichsten durch die überhandnehmende Gewohnheit der Pleometrose und die dadurch ermöglichte größere Machtentfaltung des sozialen Betriebes eingeleitet worden ist und als dessen höchste zurzeit realisierte Entwicklungsmöglichkeit wohl *F. cinerea* betrachtet werden darf, deren Staatenleben, wie wir oben gezeigt haben, in mancher Beziehung gewissermaßen eine Übergangsstufe zum *Rufa*-Typus darstellt.

Während nun aber die Pleometrose bei *fusca* im allgemeinen (*cinerea* ausgenommen) doch mehr ein gelegentliches Auskunftsmitglied bedeutet, sehen wir dieselbe bei *F. rufa* (und *pratensis*) recht eigentlich zum System erhoben: Sie dient hier nicht mehr nur der notdürftigen Erhaltung einer Kolonie, sondern vor allem auch deren machtvoller Ausbreitung nach außen durch Gründung von Zweigkolonien in großem Maßstabe. So sehen wir schließlich bei dieser Formengruppe den Normalmodus der Kolonieneugründung durch einzelne Hochzeitsweibchen geradezu in den Hintergrund gedrängt und durch den Modus der Kolonien spaltung ersetzt, wodurch die Staatenentwicklung bei *rufa* eben zu jener Blüte gelangt ist, wie sie in der ganzen übrigen paläarktischen Ameisenfauna nicht mehr annähernd erreicht worden ist. Durch sekundäre Selbstständigmachung solcher abgespaltener Nester können nun im weiteren auch neue Kolonien entstehen, so dass also dieser Modus wenigstens mittelbar auch wieder der Koloniegründung dient.

Wie ist nun die Gewohnheit der Pleometrose bzw. der Zweigkoloniebildung entstanden? Ich gehe mit Wasmann darin einig, in diesen Erscheinungen Anpassungen an spezielle Lebensbedingungen, oder, wie Wasmann sich ausdrückt, an die besonderen Bedürfnisse des arktischen Waldes zu erblicken. Das geht allein schon aus der lokalgeographischen Verbreitung dieser Rassen hervor; — ein Moment, auf das ich schon 1908 von meinem Bruder aufmerksam gemacht wurde: Beide Rassen sind nämlich keineswegs überall, sondern nur stellenweise häufig; relativ große Landparzellen beherbergen keine einzige Kolonie, während in anderen wieder ein Nest am andern zu finden ist, — im Gegensatz zu den ubiquistischen Arten wie *Lasius niger*, *Tetramorium*, *Myrmica rubra* u. a., deren Kolonien man so ziemlich in jedem Terrain findet. Wenn sich nun *P. rufa* und *pratensis* dergestalt an ganz bestimmte Vegetationsverhältnisse angepasst haben, so müssen sie solche auch möglichst ausnutzen. Daher ist es für sie von größerem Vorteile, die Verbreitung ihrer Rasse jeweilen durch größtmögliche Ausbreitung der einzelnen Kolonie, welche gerade in einem solchen günstigen Gebiete gelegen ist, zu suchen, als durch Gründung möglichst zahlreicher neuer Kolonien (mittelst ausgeschwärmter Weibchen) in vielleicht ganz ungeeignetem Terrain. Das können sie aber nur auf dem Wege der Nachzucht von Ersatzköniginnen, welche einerseits, in größerer Zahl in einem Neste vereinigt, den zur Ausrüstung von Zweignestern nötigen Arbeiterüberschuss produzieren, andererseits selbst diesen Zweigniederlassungen als notwendige „Mitgift“ beigegeben werden können. Indem so in jeder Saison eine größere Menge junger Geschlechtstiere, vielleicht der größte Teil der jungen Weibchen- und Männchengeneration am Hochzeitsfluge gehindert und zur Inzucht, d. h. zur Nestbefruchtung zurückbehalten wird, indem ferner auch von den ausgeschwärmten Weibchen jeweilen ein großer Prozentteil wieder in *Rufa*-Kolonien Aufnahme findet, erfährt der normale erblich fixierte „Koloniegründungsinstinkt“ der Weibchen im Wandel der Generationen eine immer größere Schwächung und Abblassung; — die erbliche Mneme büßt an Frische ein, da sie sich oft viele Generationen lang nicht mehr betätigen konnte (d. h. nicht mehr zur Ekphorie gelangte).

So beschaffen, kommen nun die Weibchen, welche zum Hochzeitsfluge zugelassen wurden³⁵⁾, befruchtet auf fremde Erde. Ihr

35) Ein Modus, der zur Vermeidung der gänzlichen, auf die Dauer rassenverderbenden Inzucht doch auch bei *P. rufa*, wenn auch in beschränkterem Maße, beibehalten werden musste.

ursprünglicher Koloniegründungsinstinkt ist von Grund aus modifiziert, d. h. sie sind unfähig zur selbständigen Koloniegründung geworden. An die Stelle des instinktiven Dranges, sich irgendwo eine verborgene Kammer zu graben, um dort einsam und unbehelligt von Feinden ihre Eier auf Kosten des eigenen Leibes aufzuziehen, ist ein durch die hohe Sozietät der Art im allgemeinen und durch die von ihren Vorfahren ererbten Engramme (deren beständiges Umgebensein von pflegenden Arbeitern) gesteigertes soziales Bedürfnis getreten, das die Tiere gebieterisch treibt, Arbeitergesellschaft zu suchen um jeden Preis.

Einmal auf diesem Wege, gibt es für sie im wesentlichen nur drei Möglichkeiten, die auch alle bei *F. rufa* tatsächlich realisiert sind:

1. Da nicht wenige Riesenstaaten von *F. rufa* mit ihren zahlreichen Einzelnestern ein relativ weites Gebiet beherrschen, werden viele Weibchen noch innerhalb des Rayons des eigenen Staates zur Erde zurückgelangen und in peripheren Nestern desselben Aufnahme finden: Erste Entwicklungsstufe des sozialen Parasitismus bei *F. rufa*: Parasitismus bei Arbeitern der gleichen Kolonie (Wheeler).

Weitaus die meisten Weibchen werden aber den Weg zur eigenen Kolonie nicht mehr zurückfinden und somit auf Adoption in fremden Kolonien angewiesen sein.

2. Von diesen wiederum wird es mindestens einer großen Mehrzahl gelingen, Nester der eigenen Art — gleicher oder fremder Rasse — aufzufinden: Zweite und dritte Entwicklungsstufe des sozialen Parasitismus bei *F. rufa*.

3. Ein kleiner Rest von Weibchen, denen auch das nicht möglich war (indem sie z. B. in gänzlich *rufa*-freien Gebieten zur Erde gelangten (die jüngsten Fälle Wheeler's scheinen hierher zu gehören), ist dann allerdings auf Adoption bei fremden Arten (unter denen wohl unter gewöhnlichen Umständen nur *F. fusca* in Betracht kommt) angewiesen: Vierte und letzte Entwicklungsstufe des sozialen Parasitismus bei *F. rufa*.

Damit haben wir den sozialen Parasitismus der *Formica*-Weibchen völlig zwanglos über eine Reihe von Zwischenstufen aus der Pleometrose von *F. rufa* abgeleitet. Das gleichzeitige Vorkommen aller dieser Zwischenstufen bzw. das bloß fakultative und relativ seltene Auftreten des ausgebildeten Sozialparasitismus bei der genannten Art weist mit allem Nachdrucke darauf hin, dass diese biologisch äußerst wichtige Erscheinung hier erst im Entstehen begriffen ist oder m. a. W., dass *F. rufa* in der Entwicklung des sozialen Parasitismus noch auf einer verhältnismäßig primitiven Stufe steht. Ich muss dies nochmals ausdrücklich gegen Wheeler bemerken, der

F. rufa neuerdings unter die obligaten Sozialparasiten einzureihen geneigt ist. —

Bis hierher decken sich unsere Ausführungen, wie ersichtlich, so ziemlich mit der geistvollen Theorie, die Wasmann über die Entstehung des sozialen Parasitismus bei den Ameisen so meisterhaft entwickelt hat. Während aber Wasmann sich darauf beschränkte, diesen Entwicklungsgang rein biologisch darzustellen und zu begründen, haben wir zugleich auf engrammtheoretischer Grundlage gezeigt, wieso die Pleometrose mit Notwendigkeit zur überhandnehmenden Degeneration und schließlich zum dauernden Verluste des Instinktes der solitären Koloniegründung führen musste und es hat damit die Wasmann'sche Theorie auch ihre ausreichende psychologische Begründung gefunden, — nachdem sich dieselbe bisher nicht nur von biologischen, sondern auch von morphologischen, paläontologischen und vergleichend-geographischen Gesichtspunkten aus als die weitaus am besten fundierte erwiesen hat.

Auch darin müssen wir Wasmann nach unseren oben mitgeteilten Beobachtungen durchaus zustimmen, dass sich *F. sanguinea* biologisch direkt an den *Rufa*-Typus anschließt und daher wohl auch von einem *rufa*-ähnlichen Stadium abzuleiten ist. Nun ist aber bekanntlich gerade im Hinblick auf die Verhältnisse bei dieser Art von Forschern wie Emery, Viehmeyer, Wheeler die Wasmann'sche Theorie in neuerer Zeit hart angefochten, ja in ihren wesentlichsten Punkten geradezu auf den Kopf gestellt worden. Das immer wiederkehrende Hauptargument in dieser Polemik ist der Satz: „Aus einem Parasiten kann nie ein Räuber werden, also kann eine Raubameise im Laufe ihrer stammesgeschichtlichen Entwicklung auch nie ein sozialparasitisches Stadium durchlaufen haben, und wäre es auch nur ein fakultatives, wie bei *F. rufa*. Vielmehr wäre nach Emery³⁶⁾ nicht allein bei den dulotischen, sondern selbst für die heute gesetzmäßig sozialparasitischen Ameisen der von Wheeler und Viehmeyer entdeckte Puppenraub als der ursprünglichste Modus der Koloniegründung anzusehen, aus dem sich Dulosis einerseits, obligater Sozialparasitismus andererseits sekundär entwickelt haben sollen. Dieser sogen. „Raubweibchentheorie“ Emery's hat sich Viehmeyer im wesentlichen angeschlossen.

Es kann nicht meine Aufgabe sein, die verschiedenen, eben nur kurz skizzierten Einwände gegen Wasmann's Theorie hier nochmals eingehend zu widerlegen, — das hat Wasmann zur Genüge selbst besorgt. Ich möchte an dieser Stelle nur auf einige Punkte noch hinweisen, welche im speziellen die Entstehung

36) Emery, Über den Ursprung der dulotischen, parasitischen und myrmekophilen Ameisen. Biolog. Centralbl. 1909, Nr. 11.

der Dulosis bei *Formica* betreffen und die ich besonders Viehmeyer³⁷⁾ entgehalten muss:

Erstens kann natürlich davon keine Rede sein, die Raubstaaten von *sanguinea* von „parasitischen“ Vorfahren abzuleiten; das hat, wenn ich ihn recht verstehe, auch Wasmann nirgends behauptet: Nicht auf *F. rufa* in ihrer Eigenschaft als fakultativ parasitische Art geht die *Sanguinea*-Gruppe zurück, sondern auf ein *rufa*-ähnliches Stadium mit seiner Neigung zur Pleometrose und Zweigkoloniebildung und daher rührendem Verluste der Fähigkeit zur selbständigen Koloniegründung. Von solchen Vorfahren zweigte dann eine besonders kräftige und mit höheren psychoplastischen Fähigkeiten begabte Rasse ab, deren Weibchen teils noch den alten Modus, sich in Kolonien der gleichen Art aufnehmen zu lassen, beibehielten, teils aber auch, bei höherer Begabung und sofern ihnen das erstere nicht gelang, zum Puppenraube bei *fusca* schritten oder endlich sich gelegentlich auch einmal an ein in Koloniegründung begriffenes *Fusca*-Weibchen heranmachten, um dasselbe später zu berauben und zu morden.

So betrachtet, verliert aber der berühmte Satz vom Parasiten, der nicht zum Räuber werden kann, jede Bedeutung als Argument gegen die Ableitung von *sanguinea* von *rufa*-ähnlichen Vorfahren, denn nicht von dem Parasiten *Rufa* stammt *sanguinea* ab, sondern lediglich von *rufa*-ähnlichen Formen mit Verlust der selbständigen Koloniegründung. Dieser Verlust involviert aber doch noch keineswegs eine parasitische, sondern zunächst nur eine abhängige Koloniegründung; eine solche lässt aber eine ganze Reihe anderer Möglichkeiten offen, unter ihnen die von Viehmeyer bei *Sanguinea* gefundenen. Er bedeutet auch an sich noch keine Degeneration, sondern kann im Gegenteil zum Ausgangspunkte höherer und höchster Entwicklung werden, wie das ja bei *F. rufa* wie *sanguinea* tatsächlich zutrifft. Die Behauptung Viehmeyer's³⁸⁾, diese Arten seien infolge ihres sozialen Parasitismus „unrettbar dem Aussterben verfallen“, klingt angesichts der Riesenstaaten von *F. rufa* doch mehr als sonderbar, — so sonderbar wie die „organische und psychische Degeneration“, deren deutliche Merkmale Viehmeyer selbst bei *sanguinea* schon festgestellt haben will angesichts der hohen psychoplastischen Fähigkeiten gerade dieser Spezies. Und wenn endlich Viehmeyer³⁹⁾ zur Rettung der psychologischen Phylogenie seiner primären Raubstaaten sogar erklärt, dass die Königinnen von *F. sanguinea*

37) Viehmeyer, Bemerkungen zu Wasmann's neuester Arbeit . . . Zool. Anz. 1910, S. 450. — Ontogenetische und phylogenetische Betrachtungen über die parasitische Koloniegründung von *Formica sanguinea*. — Biol. Centralbl. 1910, S. 569.

38) Biol. Centralbl. 1910, S. 576.

39) l. c., S. 576.

„ursprünglich zweifellos an den Raubzügen ihrer Kolonie teilnahmen“ und zum Beweise hierfür die noch heute bei ihnen zutage tretenden räuberischen Instinkte anführt, so haftet diesen Ausführungen der Stempel der Verlegenheit zu deutlich an, als dass sie hier ernstlich in Diskussion gezogen zu werden brauchten —

Nichtsdestoweniger ist zuzugeben, dass Wasmann's Herleitung der Dulosis (bei *Formica*) „aus einem Anfangsstadium des sozialen Parasitismus“, d. h. aus einem fakultativen Adoptionsstadium entschieden die schwächste Seite seiner im übrigen so klar und logisch aufgebauten Theorie darstellt. Was ihn zu dieser Annahme veranlasst zu haben schien, war im wesentlichen jene äußerliche Analogie, welche die dauernd gemischten (also dulotischen) Kolonien mit den temporär gemischten (d. h. parasitisch gegründeten) zu verknüpfen scheint und die eine Ableitung jener aus diesen gewiss nahelegt. Allein so bestechend dieser Analogieschluss auf den ersten Blick erscheint, so ungenügend begründet und einer strengen Kritik kaum standhaltend erweist er sich bei näherem Zusehen: Erstens steht es ja noch nicht einmal fest, ob wirklich die sozialparasitäre Koloniegründung bei *sanguinea* der häufigste Modus ist, — geschweige denn, ob er es in der Ahnenreihe dieser Art je gewesen ist. Vielmehr scheinen die Beobachtungen Wheeler's und Viehmeyer's übereinstimmend dem Puppenraub die Hauptrolle zuzuweisen, die meinigten der Koloniegründung durch Pleometrose und Spaltung. Aber selbst wenn wirklich *F. sanguinea* einstmals ein vorwiegend sozialparasitisches Stadium (d. h. Adoption bei *fusca*) durchlaufen haben sollte, so ist in der Tat — darin muss Viehmeyer und Emery beiepflichtet werden — nicht recht einzusehen, was denn ihre spätere Dulosis mit dieser Erscheinung zu tun hat, bzw. wieso sie sich gerade im Zusammenhange mit dieser Gewohnheit hätte entwickeln können. Denn diese ganze Ableitung hat doch nur dann einen rechten Sinn, wenn man sich vorstellt, dass die ursprünglich sozialparasitischen Weibchen allmählich zum Puppenraube, bzw. zur Rauballianz übergangen und diese räuberischen Dispositionen dann auf die von ihnen erzeugten Arbeiter weiter vererbten. Dann aber brauchen wir den sozialen Parasitismus als Vorstufe der Dulosis überhaupt nicht mehr, im Gegenteil wird derselbe dann unserer Annahme eher hinderlich, indem nicht einzusehen ist, weshalb diese Weibchen den bequemerem Modus der passiven Adoption bei *fusca* je wieder zugunsten eines der beiden genannten, so ungleich schwierigeren hätten aufgeben sollen. Zudem beweist ja gerade die Tatsache, dass bei den obligaten Sozialparasiten (wie *truncicola* und *ersecta*) jede Umkehr zur Dulosis völlig ausgeschlossen erscheint, wie unnötig der soziale Parasitismus für die Erklärung der Dulosis ist. Nur insofern können wir eine solche Vorstufe gelten lassen, als darunter eine der beiden von uns bei *F. rufa* unterschiedenen

„subparasitischen“ Zustände des sozialen Parasitismus bei Kolonien der eigenen Art verstanden wird, indem eine solche Vorstufe, wie wir oben gezeigt haben, tatsächlich die notwendige Vorbedingung bildet für den Verlust der Fähigkeit zur solitären Koloniegründung. Von einer solchen Vorstufe aus können aber die betreffenden Weibchen ebensogut direkt zum Puppenraub oder zur Rauballianz gelangen, wie zum obligaten sozialen Parasitismus!

Nun hat aber Wasmann, wenn ich ihn recht verstehe, einen subparasitischen Zustand in diesem Sinne als Vorstufe der Dulosis gar nicht gemeint, so wenig, wie er die oben deduzierte Umkehr eines bereits fertig entwickelten Sozialparasitismus zur Dulosis postulieren wollte — und darin hat ihn Viehmeyer völlig missverstanden — vielmehr führt er die Dulosis bei *sanguinea* auf direkte engraphische Beeinflussung der Arbeiter in den durch sozialen Parasitismus gegründeten Kolonien zurück: Durch die Gegenwart der *fusca* im Neste sollen die jungen *sanguinea* veranlasst werden, nun ihrerseits die auf ihren Raubzügen erbeuteten *Fusca*-Puppen — und nur diese — aufzuziehen, da deren Geruch dem ihrer einstigen Pflegerinnen ähnlich ist. Auch dieser „psychologische Grund“ der Wasmann'schen Hypothese scheint mir nicht stichhaltig. Denn erstens ist ja *F. sanguinea* gar nicht ausschließlich zur Aufzucht von *Fusca*-Puppen geneigt, sondern nimmt, sobald sie nur Gelegenheit hat, ganz unterschiedslos auch Puppen anderer verwandter Arten als Sklaven an; — doch könnte das immerhin als sekundäre bereits erblich fixierte Analogieassoziation erklärt werden, ebenso wie die Tatsache, dass auch die Arbeiter in anderweitig (d. h. nicht sozialparasitär) gegründeten Kolonien, genau gleich starke Neigung zur Dulosis zeigen. Nicht aber wird durch Wasmann's Hypothese erklärt, wie diese Neigung zur Aufzucht fremder Puppen überhaupt je eine Steigerung bis zur ausgeprägten Dulosis hatte erfahren können, denn die Arbeiter, welche allein die betreffenden Engramme besaßen, konnten dieselben ja niemals weiter vererben.

Alle diese Gründe führen mich dazu, die Wasmann'sche Hypothese von der Entstehung der Dulosis bei *Formica* aus dem temporären fakultativen Sozialparasitismus abzulehnen, — so sehr ich im übrigen den ersten Teil seiner Theorie, die Ableitung dieses sozialen Parasitismus selbst aus den bei *rufa* gegebenen Vorstadien anerkannt habe. Ich habe mich im vorstehenden zu zeigen bemüht, dass wir der erstgenannten Hypothese gar nicht bedürfen, indem sich die Dulosis bei *Formica sanguinea* viel einfacher und ungezwungener aus den bei dieser Art so hochentwickelten räuberischen Instinkten im allgemeinen erklären lässt, — um so eher, als ja derartige Dispositionen, wie im ersten Abschnitte dieser Arbeit ge-

zeigt wurde, sich in ihren ersten Anfängen schon bei Weibchen nachweisen lassen, die ihre Kolonien sicher obligatorisch selbständig gründen, wie *C. ligniperdus*. Wie nun im einzelnen aus solchen Anfängen die Dulosis sich entwickelt hat — ob auf dem Umwege des Puppenraubes der Weibchen oder mehr direkt —, ist ein Problem für sich, dessen endgültige Lösung künftigen Forschungen vorbehalten bleiben muss.

Ernst Küster, Die Gallen der Pflanzen.

Ein Lehrbuch für Botaniker und Zoologen. X und 437 Seiten, mit 158 Abbildungen im Text. — S. Hirzel, Leipzig 1911.

Die Einleitung bringt nach einer Definition des Begriffes Galle, der so weit gefasst ist, dass z. B. die durch *Aecidium* verbildeten Sprosse der Euphorbien darin Platz finden, eine anziehende Skizze der bis jetzt nirgends dargestellten Geschichte der Gallenforschung.

Die gallenerzeugenden Tiere und Pflanzen (unter den letzteren auch die Loranthaceen) und die gallentragenden Pflanzen werden in systematischer Aufzählung cursorisch vorgeführt. Ausführliche Darstellung findet dann die Morphologie der Gallen. Im Anschluss an die Bezeichnungsweise der menschlichen Pathologie, der der Verf. schon früher gewisse Termini zur Charakterisierung pathologischer Gewebebildungen am Pflanzenkörper entlehnt hat, werden die Gallen zunächst in zwei große Gruppen gesondert, als organoide und histioide, je nachdem es sich um Anomalien der Organbildung oder der Gewebebildung handelt. Wie von einer solchen Schematisierung zu erwarten, führt diese Unterscheidung dann und wann zu künstlichen Trennungen; die Gallen z. B., die der Algenpilz *Albugo candida* an Kreuziferen hervorruft, sind nämlich den histioiden zuzurechnen, wenn sie an der Sprossachse auftreten, den organoiden, wenn sie die Blüten deformieren. Das Primäre ist eben auch bei vielen organoiden Gallen eine Veränderung der Gewebebildung, und je nach dem Ort am Pflanzenkörper kommt es zur Missgestaltung ganzer Organe oder aber zu unscheinbaren lokalen Volumveränderungen. Im allgemeinen scheint aber die vom Verf. gewählte Abgrenzung der zwei Hauptgruppen gute Dienste zu tun. Unter den organoiden Gallen werden dann unterschieden Formanomalien, die in der Veränderung der Blattformen, Bildung von Niederblättern an Stelle von Laubblättern, in der Vergrünung von Blüten zum Ausdruck kommen; weiter Anomalien der Blattstellung und der Verzweigung (vor allem in Hexenbesen); endlich Neubildung von Organen, wie die Erzeugung von Wurzeln am Stengel von *Poa nemoralis* unter der Einwirkung von *Mayetiola poae*, die Durchwachsung von Blüten, die Entwicklung von Staubblättern in brandkranken weiblichen Blüten von *Melandrium*. Unter den

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. 216-226](#)