

Biologisches Centralblatt.

Begründet von J. Rosenthal.

In Vertretung geleitet durch

Prof. Dr. Werner Rosenthal

Priv.-Doz. für Bakteriologie und Immunitätslehre in Göttingen.

Herausgegeben von

Dr. K. Goebel

und

Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik

Professor der Zoologie

in München.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig.

Der Abonnementspreis für 12 Hefte beträgt 20 Mark jährlich.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Die Herren Mitarbeiter werden ersucht, alle Beiträge aus dem Gesamtgebiete der Botanik an Herrn Prof. Dr. Goebel, München, Luisenstr. 27, Beiträge aus dem Gebiete der Zoologie, vgl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte an Herrn Prof. Dr. R. Hertwig, München, alte Akademie, alle übrigen an Herrn Prof. Dr. Werner Rosenthal, z. Z. Nürnberg, Roonstr. 13, einzusenden zu wollen.

Bd. XXXV.

20. März 1915.

N^o 3.

Inhalt: Wasmann, Über Ameisenkolonien mit Mendel'scher Mischung. — Nachtsheim, Entstehen auch aus befruchteten Bieneiern Drohnen? — Polimanti, Physiologische Untersuchungen über das pulsierende Gefäß von *Bombyx mori* L. — Fischer, Berichtigungen zu O. Prochnow's analytischer Methode bei den Temperaturexperimenten mit Schmetterlingen. — Schneider, Die rechnenden Pferde — Sedgwick und Wilson, Einführung in die allgemeine Biologie.

Über Ameisenkolonien mit Mendel'scher Mischung¹⁾.

(Zugleich 208. Beitrag zur Kenntnis der Myrmekophilen.)

Von E. Wasmann S. J. (Valkenburg, Holland).

Schon 1910 (Biol. Centralbl. XXX, Nr. 13, S. 457) habe ich darauf aufmerksam gemacht, dass unter den fünf verschiedenen Erklärungsversuchen für die bisher bekannten anormal gemischten Kolonien aus Rassen der *rufa*-Gruppe (*rufa-truncicola*, *pratensis-truncicola*, *rufa-pratensis*) auch die Kreuzungshypothese berücksichtigt werden muss, um zu einem allseitigen Verständnis der sehr mannigfaltigen tatsächlichen Befunde zu gelangen. Beispiele für die übrigen Erklärungen durch primäre oder sekundäre Allometrose in ihren verschiedenen Formen der Allianz- und Adoptionskolonien etc. wurden dort bereits angeführt. Bei Besprechung der Kreuzungshypothese wurde bemerkt, dass wegen der früheren Er-

1) Eine vollständigere Behandlung dieses Themas wird gegeben werden im II. Bande des im Druck befindlichen Buches „Das Gesellschaftsleben der Ameisen. Das Zusammenleben von Ameisen verschiedener Arten und von Ameisen und Termiten. Gesammelte Beiträge zur sozialen Symbiose bei den Ameisen“. 2. Aufl., Münster i. W. 1915.

scheinungszeit der geflügelten Geschlechter von *rufa* und *pratensis* gegenüber jenen von *truncicola* die Kreuzungsmöglichkeit zwischen den beiden ersteren Rassen eine weit größere ist als zwischen ihnen und *truncicola*, und dass hieraus auch die größere Häufigkeit der *rufa-pratensis*-Kolonien im Vergleich zu den *rufa-truncicola*- und den *truncicolo-pratensis*-Kolonien ganz zwanglos sich erklären lasse. Ich fügte ferner damals schon bei: „Da nach den Mendel'schen Gesetzen der Rassenhybriden in der zweiten Hybridengeneration eine Spaltung der elterlichen²⁾ Merkmale eintritt, könnten die aus Kreuzung von *rufa* und *truncicola* oder *truncicola* und *pratensis* stammenden Kolonien sogar Arbeiterinnen beider Formen scharf getrennt enthalten, ohne dass wir deshalb genötigt wären, auf die Anwesenheit von Königinnen beider Rassen, also auf Allometrose, in jener Kolonie zu schließen.“

1. Ein solches Beispiel bietet die in jener Arbeit von 1910 (S. 459) provisorisch in Klammern erwähnte *pratensis-truncicola*-Kolonie bei Luxemburg, über welche die Beobachtungen und die genauen Untersuchungen der Nestbewohner noch nicht abgeschlossen waren. Ich glaubte sie damals für eine stark geschwächte *pratensis*-Kolonie halten zu sollen, in welcher nachträglich auch eine Königin der Bastardform *truncicolo-pratensis* Aufnahme gefunden hatte. Diese Erklärung musste ich jedoch seither bei näherer Prüfung der tatsächlichen Verhältnisse, die hier für die Mendel'sche Hypothese ohne Zuhilfenahme einer Allometrose sprechen, wesentlich ändern, wie sich aus dem folgenden Berichte ergibt.

Die gemischte Kolonie wurde am 12. April 1910 auf dem Südabhang von Schötter-Marial bei Luxemburg-Stadt von mir und meinem Kollegen H. Klene S. J. entdeckt und als *truncicola*-Kolonie Nr. 19³⁾ in mein stenographisches Tagebuch eingetragen. Leider war sie Ende Juni (während meiner Abwesenheit in Lipp-springe) vollständig ausgewandert und wurde nicht wiedergefunden. Die Kämpfe mit einer benachbarten starken *Polyergus*-Kolonie (Nr. 7⁴⁾, mit *rufibarbis* und *glebaria* als Sklaven) hatten sie wahrscheinlich vertrieben.

Jene *pratensis-truncicola*-Kolonie hatte ihr Nest unter einem großen Stein und war verhältnismäßig schwach; ein Haufenbau über dem Steine war nicht vorhanden, woraus zu schließen ist, dass die Kolonie noch relativ jung war. Die Gesamtzahl der Ar-

2) Richtiger muss es heißen der „großelterlichen Merkmale,“ da es ja um die F²-Generation sich handelt, und die elterlichen Unterschiede in der F¹-Generation manchmal gar nicht zur phänotypischen Erscheinung kommen.

3) Im III. Teil der „Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg“ (Arch. trimestr. Inst. Grand-Ducal IV., fasc. 3 u. 4, 1909) schließt die Statistik der *truncicola*-Kolonien bei Luxemburg-Stadt mit Nr. 16 (S. 32).

4) Ebenfalls im III. Teil der „Ameisen v. L.“ noch nicht enthalten.

beiterinnen, die ich während meiner Besuche in diesem Neste sah, betrug höchstens 250. Unter diesen waren etwa $\frac{1}{5}$ reine *truncicola* (von 5—8 mm), $\frac{4}{5}$ reine *pratensis* (von 4,5—8 mm); Übergänge zwischen beiden Rassen waren bloß spärlich und in schwachem Grade vorhanden, indem nur einige wenige *truncicola* (von 5—6 mm) auf Kopf und Rücken einen Anflug von grauschwarzer *pratensis*-Färbung zeigten⁵⁾. Entflügelte Weibchen fand ich bei mehreren aufeinander folgenden Untersuchungen des Nestes im ganzen 12. Es waren sämtlich *pratensis*-Königinnen von verschiedener Größe (8,5—10 mm), aber mit weniger mattem Rücken und Hinterleib als die Normalform, durch stärkeren Glanz (besonders des Hinterleibes) und schwächere Pubescenz einen deutlichen *rufa*-Einschlag verratend — aber nicht so stark glänzend wie *rufa*! —, während die Färbung ganz den dunklen *pratensis*-Charakter hatte, sowohl am Rumpf wie an den Extremitäten; nur ein Individuum mit ein wenig helleren, teilweise braunroten Beinen war darunter⁶⁾. Meine anfängliche Annahme, dass auch eine echte, hellgefärbte *truncicola*-Königin im Neste sich befinde, musste ich bei wiederholter sorgfältiger Untersuchung des Nestes als irrtümlich aufgeben. Auch eine als solche phänotypisch erkennbare Bastardkönigin *truncicolo-pratensis* war nicht zu finden.

Wie ist die sonderbare Mischung dieser Kolonie und der scheinbare Widerspruch zwischen dem phänotypischen Charakter der Weibchen und der Arbeiterinnen in derselben zu erklären? Meines Erachtens haben wir hier einen interessanten Fall Mendel'scher Kreuzung vor uns, der folgendermaßen zu deuten ist:

Die zahlreichen entflügelten Weibchen im Neste gehörten wahrscheinlich der ersten Tochtergeneration (F¹), einer Kreuzung zwischen einem *truncicola*-♂ und einem *pratensis*-♀ an und folgten daher dem „Uniformitätsgesetz“, indem sie sämtlich phänotypisch untereinander gleich waren. Zugleich zeigten sie „totale Dominanz“ der dunklen *pratensis*-Färbung über die „völlig rezessive“ helle *truncicola*-Färbung (Dominanz von Schwarz über Rot), verbunden mit einem scheinbar neuen, in Wirklichkeit aber atavistischen Einschlag⁷⁾ von *rufa*-Skulptur. Ein Teil der im April 1910 vor-

5) Individuen mit angedunkeltem Rücken findet man übrigens unter den mittleren und kleineren Arbeiterinnen auch in reinen, ungemischten Kolonien von *truncicola*.

6) 6 Königinnen und mehrere Dutzend Arbeiterinnen aus dieser Kolonie befinden sich in meiner Sammlung. Der Färbungsgegensatz zwischen den hellroten Arbeiterinnen von *truncicola* und den fast schwarzen von *pratensis* ist sehr auffallend.

7) Solche atavistische Rückschläge sind in der ersten Filialgeneration von Rassenkreuzungen im Pflanzen- wie im Tierreich bekanntlich oft beobachtet, z. B. das Wiederauftreten der Wildfärbung bei Kreuzung von andersfarbigen Mäuserassen. Siehe die Werke von Bateson, Baur, Goldschmidt, Haecker u. s. w. Diese

gefundenen *pratensis*-Arbeiterinnen — vielleicht die Hälfte derselben oder $\frac{2}{5}$ der gesamten Arbeiterzahl — gehörte wahrscheinlich ebenfalls der F¹-Generation an; auch bei ihnen dominierte daher die dunkle *pratensis*-Färbung total über die helle *truncicola*-Färbung, d. h. es waren keine *truncicola* unter ihnen. Ein eventueller Skulptureinschlag von *rufa* konnte bei den Arbeiterinnen⁸⁾ ohnehin nicht so deutlich sichtbar werden wie bei den Weibchen.

Aus der Paarung von in jenem Neste erzeugten Männchen der F¹-Generation mit Weibchen der nämlichen Generation⁹⁾ ging dann 1909 durch Inzucht die zweite Tochtergeneration (F²) hervor, in welcher nach dem „Spaltungsgesetz“ die Komponenten des großelterlichen Eigenschaftspaares in den verschiedenen Gruppen der Enkel getrennt zutage treten. Nach dem Spaltungsgesetz bei Monohybriden haben wir hier wegen der Dominanz von *pratensis* über *truncicola* das phänotypische Verhältnis von 3 : 1 zu erwarten, d. h. auf eine *truncicola*-Arbeiterin kamen drei *pratensis*-Arbeiterinnen¹⁰⁾. Für die Richtigkeit dieser Erklärung spricht auch der Umstand, dass unter den *truncicola*-Arbeiterinnen trotz ihrer geringen Zahl sich relativ mehr große Individuen befanden als unter den *pratensis*, wo die mittleren und kleinen weit überwogen; die größten Arbeiterinnen sind aber als der jüngeren Generation angehörig zu betrachten, da bei *Formica* die Größe der Arbeiterinnen von der ersten Generation an zunimmt¹¹⁾. Die Gesamtzahl der Arbeiterinnen beider Generationen F¹ und F² musste daher aus $\frac{4}{5}$ *pratensis* und $\frac{1}{5}$ *truncicola* sich zusammensetzen, wie es die Befunde von 1910 zeigten. Leider konnte wegen des Verschwindens der Kolonie die Entwicklung der Ende April zahlreich vorhandenen Eierklumpen nicht verfolgt werden. Unter den frisch entwickelten

„Hybridatavismen“ sind nach Abel die einzigen bisher experimentell bestätigten Entwicklungsrückschläge. Vgl. die Diskussion über das Thema „Atavismus“ in den Verh. d. Zool. Bot. Gesellsch. Wien vom 26. Febr. und 12. März 1913 (Verh. 1914, Heft 1 u. 2).

8) Einige der betreffenden kleinen bis mittelgroßen (5—6,5 mm langen) *pratensis* jener Kolonie zeigen allerdings eine schwächere, *rufa*-ähnlichere Behaarung als die übrigen, namentlich als die größeren Exemplare aus demselben Neste (in meiner Sammlung).

9) Wahrscheinlich waren nicht alle die zahlreichen entflügelten Weibchen von 1910 befruchtet, sondern nur eines oder zwei. Sonst hätte die Zahl der Arbeiterinnen eine größere sein müssen; auch war der Hinterleib der meisten Arbeiterinnen nur schmal, besonders der kleineren. — Die Fortpflanzung durch Inzucht (Paarung in oder nahe bei dem Neste) kommt bei *rufa* und *pratensis* nicht selten vor.

10) Beide Rassen sind relativ (im Vergleich zu *rufa*) stark behaart. Bei *truncicola* sind die abstehenden Haare gelb, bei *pratensis* grau.

11) Es kommt hierbei nicht so sehr auf das Alter der Königin an wie auf jenes der Kolonie. Eine junge Königin erzeugt in einer bereits einigermaßen erstarkten Kolonie schon in der ersten Generation größere Arbeiterinnen, weil die Ernährungsbedingungen der Larven günstiger sind.

Ameisen hätten sich die Prozentverhältnisse von *pratensis* und *truncicola* genau feststellen lassen.

2. Es ist dies wohl der erste Versuch, die Mendel'schen Gesetze auch auf die Rassenkreuzung bei Ameisen anzuwenden. Trotz der großen Schwierigkeiten, die hier der Beobachtung entgegenstehen, dürften doch weitere Forschungen die Richtigkeit der Mendel'schen Theorie auch auf diesem Gebiete bestätigen. Manche der bisher für Allianzkolonien gehaltenen, aus Arbeiterinnen verschiedener Rassen derselben Art gemischten Kolonien von *Formica*, *Dorymyrmex*, *Pogonomyrmex*, *Messor* u. s. w. werden sich bei näherer Prüfung günstiger erweisen für eine Erklärung durch die Kreuzungshypothese. Auf einige in der Literatur verzeichnete Fälle möchte ich hier noch kurz aufmerksam machen.

Forel¹²⁾ erwähnt eine volkreiche gemischte Kolonie von *truncicola* mit *pratensis*, die er am 30. April 1875 bei München fand. Die Arbeiterinnen umfassten außer einer großen Zahl reiner *truncicola* und reiner *pratensis* auch eine beträchtliche Menge (un bon nombre) von Übergängen zwischen beiden. Nähere Prozentverhältnisse sind leider nicht angegeben. Geflügelte Geschlechter waren um jene Jahreszeit nicht vorhanden, und das Nest wurde nicht näher auf die Königinnen untersucht. Ich vermute, dass es sich hier um eine Kolonie handelte, deren Königin der F¹-Generation aus einer Kreuzung zwischen *pratensis*-♂ und *truncicola*-♀ angehörte und durch Inzucht befruchtet war. Es wird dies durch die verschiedene Mischung jener Kolonie im Vergleich zu der von mir oben erwähnten vom April 1910 nahe gelegt. Je nachdem in der P-Generation das Männchen *truncicola* und das Weibchen *pratensis* ist oder umgekehrt, lässt sich wohl auch hier wie z. B. bei den Kreuzungen zwischen Goldhahn und Silberhenne (nach den Versuchen von Hagedoorn¹³⁾) ein verschiedenes Spaltungsergebnis erwarten. Für die Annahme einer Allometrose spricht die Mischung jener Forel'schen Kolonie nicht, da es zu unwahrscheinlich ist, dass eine reine *truncicola*-Königin mit einer reinen *pratensis*-Königin und mit einer Königin der „Var. *truncicolo-pratensis*“ sich hier zusammengefunden haben sollte. Es sei übrigens bemerkt, dass letztere „Varietät“ wohl überhaupt nur als eine Hybridform aufgefasst werden kann ebenso wie die „Var. *rufotruncicola*“ und die „Var. *crunicoloides* For.“ der *F. truncicola*. Wahrscheinlich gilt dasselbe auch für die sehr häufige „Var. *rufopratensis*“ von *F. pratensis* und auch für manche der als eigene „Varietäten“ oder sogar „Rassen“ aufgestellten zwischen *F. fusca* und *rufibarbis* stehenden Formen.

12) Études myrmécol. en 1875, p. 27 (59) (Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. XIV).

13) Zitiert bei Baur, Einführung in die experimentelle Vererbungslehre, S. 150.

Ein anderes Beispiel einer sehr wahrscheinlich Mendel'schen Kreuzung bietet eine aus *rufa* und *truncicola* gemischte Kolonie, die ich am 25. April 1889 bei dem Dorfe Panheel (bei Roermond, Holl. Limburg) fand¹⁴). Die ziemlich volkreiche Kolonie, deren Haufenbau um einen alten Strunk angelegt war, bestand aus ungefähr $\frac{1}{4}$ (25%) *truncicola*-Arbeiterinnen und $\frac{3}{4}$ (75%) *rufa*, mit ganz allmählichen Übergängen zwischen beiden; letztere bildeten beiläufig 25% der Gesamtbevölkerung. Die größten Individuen waren ausschließlich reine *truncicola*; unter den mittleren waren einige ebenfalls reine *truncicola*, ferner zahlreiche Übergänge von der *truncicola*-Färbung zur *rufa*-Färbung und endlich reine *rufa*; die kleinen Arbeiterinnen hatten ausschließlich nur *rufa*-Färbung (Kopf oben ganz braun, Vorder- und Mittelrücken teilweise). Aber auch letztere zeigten (ebenso wie die übrigen *rufa* dieser Kolonie) in den zahlreichen, aber nur sehr kurzen, gelben Börstchen des Hinterleibs einen kleinen Einschlag von *truncicola*-Behaarung (nach den Exemplaren in meiner Sammlung). Geflügelte Geschlechter waren in dieser Jahreszeit nicht vorhanden¹⁵). Eine Königin wurde wegen des festen Strunkes nicht gefunden. Dass hier, wie ich bereits 1891 aussprach, ein Kreuzungsprodukt zwischen *truncicola* und *rufa* vorlag, dürfte ziemlich sicher sein. Die Königin dieser Kolonie gehörte wahrscheinlich der F¹-Generation an, und die Spaltung erfolgte in der von ihr abstammenden F²-Generation im Verhältnis von: 1 *truncicola*: 1 *rufa-truncicola*: 2 *rufa*, also nach dem Spaltungsgesetz der Monohybriden. Theoretisch müsste das Verhältnis eigentlich lauten: 1 *truncicola*: 2 *rufa-truncicola*: 1 *rufa*. Aber bei partieller Dominanz von *rufa* über *truncicola* wird unter den *rufa-truncicola* der *rufa*-Charakter überwiegen, wodurch das obige phänotypische Verhältnis herauskommen würde.

Merkwürdig ist, dass diese Kolonie im September des nämlichen Jahres nur noch 5% Arbeiterinnen der reinen *truncicola*-Färbung aufwies gegen 25% im Frühjahr. Die im September durch Aussieben des Nesthaufens gefundenen Gäste waren die nämlichen wie bei *F. rufa*: *Dinarda Märkeli* Ksw., *Thiasophila angulata* Er., *Notothecta flavipes* Grav., *N. anceps* Er., *Oxyptoda haemorrhou* Sahlbg., *Stenus aterrimus* Er. und *Formicoxenus nitidulus* Nyl.

14) Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen, 1. Aufl., 1891, S. 173 (Die 2. Aufl. ist im I. Bande von „Das Gesellschaftsleben der Ameisen“ als Teil I mit derselben Paginierung enthalten, Münster i. W. 1915.)

15) In reinen *rufa*-Kolonien sind sie Ende April öfters schon zur Paarung fertig. Am 29. April 1890 sah ich bei Exaten bereits mehrere geflügelte Männchen und Weibchen und ziemlich viele entflügelte Weibchen von *rufa* auf Wegen umherlaufen. 1893 fand bereits am 17. und 18. April ein Paarungsflug von *rufa* statt. Die geflügelten Weibchen wurden jedoch nur auf Wegen laufend, nicht fliegend, angetroffen.

Eine ähnliche Zusammensetzung wie der Herbstbefund obiger Kolonie zeigte auch eine *rufa-truncicola*-Kolonie, die ich bei Derenbach im Luxemburger Ösling am 23. Mai 1906 fand¹⁶⁾. Das Nest war in die Schieferplatten einer Mauer gebaut und über demselben erhob sich ein Haufen von *rufa*-Bauart. Unter den ca. 5000 Arbeiterinnen waren etwa 5% von reiner *truncicola*-Färbung, und zwar ausschließlich große Individuen; unter den übrigen großen Arbeiterinnen hatte ein Teil Übergänge zur *rufa*-Färbung; die mittleren und kleinen waren ausschließlich *rufa*, aber auch hier (wie im vorigen Falle von 1889) zeigte sich durch die gelben Börstchen namentlich der letzten Hinterleibssegmente ein leichter Einschlag von *truncicola*-Behaarung. Die Königin konnte wegen der festen Steinplatten der Mauer nicht gefunden werden. Geflügelte Geschlechter waren im Haufen nicht zu sehen. An der nämlichen Stelle hatte sich im August 1904 eine reine *truncicola*-Kolonie befunden, die jetzt durch die *rufa-truncicola*-Kolonie ersetzt war. Ich neigte deshalb 1910 (Biol. Centralbl. XXX, S. 458) zur Annahme, dass in jener *truncicola*-Kolonie nachträglich eine Königin von *rufa* oder von einer Bastardform *rufa-truncicola* aufgenommen worden sei. Gegenwärtig scheint mir jedoch, dass die Mischung jener Kolonie sich ohne Allometrose einfacher erklären lässt, durch die Kreuzungshypothese allein. Wenn die ursprüngliche Königin der Kolonie ein Bastardweibchen der F¹-Generation aus einer Kreuzung zwischen *rufa* und *truncicola* war, dann trat wegen des Uniformitätsgesetzes (bei Dominanz von *truncicola* über *rufa*) in der von ihr direkt abstammenden Generation noch keine Spaltung ein, sondern dieselbe hatte das Aussehen reiner *truncicola* (1904). Erst beim Auftreten der F²-Generation (durch Paarung eines Weibchens der F¹-Generation mit einem Männchen derselben Kolonie) erfolgte die Spaltung in *truncicola*, *rufa* und Übergangsformen. Allerdings müssten wir dann wegen des starken Überwiegens der *rufa* 1906 für die F²-Generation einen „Dominanzwechsel“ annehmen.

Forel¹⁷⁾ erwähnt eine aus der schwarzen und der gelben Varietät von *Dorymyrmex pyramicus* Rog. gemischte Kolonie aus Faisons in Nord-Karolina, welche mehrere, einige Meter voneinander entfernte Nester bewohnte, in denen die Arbeiterinnen sämtlich aus schwarzen *pyramicus* und gelben *pyramicus flavus* bestanden, und zwar ohne Übergänge zwischen beiden Färbungen. In einem der Nester, das er aufgrub, fanden sich sowohl Männchen und

16) Siehe „Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg“ III, S. 20. Meine Begleiter P. H. Schmitz und V. Ferrant unterstützten mich bei der Untersuchung des Nestes.

17) Excursion myrmecologique dans L'Amerique du Nord (Ann. Soc. Ent. Belg. 1899), p. 422, und: Ebauche sur les moeurs des Fourmis de l'Amer. du Nord (Rivista d. Sc. biol. II, n. 3, 1900), p. 5 Sep.

Weibchen von *pyramicus* als auch Männchen von *pyramicus flavus*. Forel nahm daher hier eine Allianzkolonie an, entstanden durch eine Verbindung von befruchteten Weibchen beider Varietäten. Es kann aber auch ebensogut eine Bastardkolonie gewesen sein, deren Königin der F¹-Generation aus einer Kreuzung beider Varietäten angehörte und durch Inzucht befruchtet war; in der von ihr abstammenden F²-Generation trat dann die Spaltung der Färbungscharaktere in die schwarze und gelbe Varietät wieder ein.

Wheeler¹⁸⁾ fand bei Aguas Calientes in Mexiko im Dezember 1900 einen großen Nestkegel der „Ackerbauameise“ *Pogonomyrmex barbatus* Sm., dessen Bewohnerschaft aus der typischen *barbatus*-Form mit schwarzem Kopf und Thorax und aus der ganz roten Var. *molifaciens* Buckl. zu ungefähr gleichen Teilen gemischt war, und zwar ohne Übergänge zwischen beiden Formen. Ein tieferes Aufgraben des Nestes war wegen des harten Bodens nicht möglich. Aber Wheeler glaubte, diese gemischte Kolonie in ähnlicher Weise wie die obenerwähnte von *pyramicus niger* und *flavus* für eine Allianzkolonie halten zu müssen, die aus der Verbindung zweier oder mehrerer Königinnen der beiden Varietäten entstand. Auch ich teilte früher diese Ansicht¹⁹⁾. Heute scheint mir jedoch, dass der Befund Wheeler's ebensogut oder noch besser erklärlich ist, wenn wir annehmen, dass es um die F²-Generation einer Bastardkolonie sich handelte, deren Königin der F¹-Generation aus einer Kreuzung zwischen beiden Varietäten angehört hatte. Die Mischung der Kolonie zu „ungefähr gleichen Teilen“ aus Arbeiterinnen beider Färbungen stimmt allerdings nicht mit dem einfachen Mendel'schen Spaltungsgesetz bei Monohybriden. Es fehlt jedoch eine nähere Kontrolle der wirklichen Mischungsverhältnisse, und zudem gibt es auch Mendelfälle komplizierterer Art (mit Faktorenabstoßung etc.), wo das phänotypische Zahlenresultat 1:1 ist²⁰⁾.

Moggridge²¹⁾ berichtet, dass er beim Öffnen eines großen *Messor*-Nestes bei Cannes in Südfrankreich die Kolonie zu ungefähr gleichen Teilen zusammengesetzt fand aus Ameisen, „which in colour and appearance might be said to represent the three forms *structor*, *barbara* and the redheaded variety of the latter. There were also a few ants with pale yellowish brown heads (Mentone and Cannes)“. Diese Angabe klingt zwar stark mendelistisch, dürfte aber in ihrer Deutung große Vorsicht erfordern. Die Arbeiterinnen mit blass

18) The compound and mixed nests of American Ants 1901, Part. II, p. 723 (American Naturalist XXXV, Nr. 417).

19) Neues über die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen. 1901—1902, S. 22—23, Sep. (Allgem. Zeitschr. f. Entomol. Bd. VI—VII).

20) Siehe z. B. Baur, a. a. O. S. 150.

21) Harvesting ants and trap-door spiders. London 1873, p. 64.

gelbbraunem Kopf, von denen ausdrücklich bemerkt wird, dass sie nicht bloß in diesem Neste, sondern auch anderswo sich fanden (Mentone und Cannes), scheiden offenbar aus als unausgefärbte Individuen. Wenn die übrigen Arbeiterinnen jener Kolonie wirklich aus den drei Formen: *Messor structor*, *barbarus* und der Varietät des letzteren mit hell blutrotem Kopfe zusammengesetzt war, so haben wir vielleicht die F²-Generation einer Mendel'schen Kreuzung zwischen *barbarus* und *structor* vor uns; Näheres lässt sich darüber nicht sagen.

[Ich fand im März und April 1912 bei Gardone und an anderen Punkten der Umgebung des Gardasees zahlreiche Kolonien von *Messor barbarus structor*²²⁾ Var. *tyrrhenica* Em., aber nur sehr wenige von *Messor barbarus barbarus* Var. *nigra* André. Eine der letzteren Kolonien (31./3.) zeigte eine leichte Beimengung von Strukturelementen des *structor*. Die Bildung des Epinotums und der Fühlerbasis sowie die tiefschwarze, glänzende Färbung entsprach *barbarus niger*, aber bei den mittleren und großen Arbeiterinnen war der Kopf trotz des Glanzes viel deutlicher und dichter gestreift als bei der reinen *barbarus-niger*-Form derselben Gegend. Wenn bei jener Kolonie auch vielleicht ein Kreuzungsprodukt zwischen *barbarus* und *structor* vorlag, so lässt es sich doch nicht in Zusammenhang mit den Mendel'schen Gesetzen bringen.]

3. Diese der Ameisenliteratur entnommenen Andeutungen über Kolonien mit Mendel'scher Mischung werden hoffentlich dazu beitragen, dass die Myrmekologen ihre Aufmerksamkeit nicht bloß auf die aus verschiedenen Arten, sondern auch auf die aus verschiedenen Rassen oder Varietäten zusammengesetzten Kolonien richten und bei Erklärung der letzteren die Kreuzungshypothese und das Verhältnis der Befunde zu den Mendel'schen Gesetzen mehr berücksichtigen als bisher. Am günstigsten für diesen Zweck sind jene Kolonien, die aus Rassen von extrem kontrastierender Färbung wie *Formica truncicola* und *pratensis* gebildet sind, zumal hier auch die Übergangsformen zwischen beiden Rassen von den reinrassigen Individuen sich leichter unterscheiden lassen. Die tatsächlichen Mischungsverhältnisse der Arbeiterschaft des Nestes müssen auf ihre prozentuale Zusammensetzung möglichst genau geprüft werden, namentlich unter den frisch entwickelten Individuen. Dasselbe gilt auch für die geflügelten Geschlechter, wenn solche vorhanden sind. Ferner muss sorgfältig untersucht werden, welche Königinnen (bzw. welche alte, entflügelte Weibchen) vorhanden sind. Aus dem Vergleichen dieser drei Kompo-

22) In Emery's Fassung als Rasse von *barbarus* ausgedrückt. Vgl. dessen: Beiträge zur Monographie der Formiciden des paläarkt. Faunengebietes III. S. 437 ff. (Deutsch. Ent. Zeitschr. 1908).

nennten untereinander können sich dann die Anhaltspunkte zur Beurteilung eines Mendel-Falls ergeben. Unter den Arbeiterinnen können sich neben jenen der F²-Generation, wo die Spaltung der großelterlichen Allelomorphen zutage tritt, auch noch solche der uniformen F¹-Generation finden. Unter den Königinnen können, wenn mehrere Jahre nacheinander Inzucht im Neste stattgefunden hat, solche der P-Generation (von welcher die Kreuzung ausging) neben solchen der F¹-Generation und der F²-Generation etc. nebeneinander vorfinden. Wenn man also in einem solchen Neste beispielsweise eine reine *pratensis*-Königin, eine reine *truncicola*-Königin und eine (F¹-)Königin von *pratensis*-Färbung mit einem (atavistischen) Einschlag von *rufa*-Skulptur entdeckt, so darf man daraus noch nicht ohne weiteres auf Allometrose schließen, da es sich ja um Weibchen ein und derselben hybriden Generationsreihe handeln kann. Dadurch wird selbstverständlich auch die Aufklärung der Spaltungsverhältnisse in der tatsächlich vorliegenden Arbeiterschaft einer solchen Kolonie bedeutend erschwert. Weil die Spaltung der Charaktere erst in der F²-Generation beginnt, kann die Beobachtung Mendel'scher Fälle in freier Natur überhaupt nur bei Kolonien einsetzen, deren Arbeiterschaft dieses Stadium erreicht hat. Hierdurch wird abermals die Deutung der Genesis der betreffenden Kreuzungsergebnisse erheblich schwieriger, weil man die Vorgeschichte der Kolonie nicht kennt.

Nur selten werden die Anhaltspunkte zur Entscheidung der Frage, ob eine Mendel'sche Spaltung vorliegt oder nicht, so günstig sein wie in der eingangs von mir beschriebenen Kolonie *pratensis-truncicola* von Luxemburg 1910. Da hier unter den zahlreichen tatsächlich vorgefundenen entflügelten Weibchen im Neste weder eine *truncicola*-Königin, noch eine reine *pratensis*-Königin, noch eine Zwischenform zwischen beiden, sondern lauter Weibchen von *pratensis*-Färbung mit einem Einschlag von *rufa*-Skulptur waren, während die Arbeiterschaft in einem Verhältnis von 4:1 aus scharf geschiedenen *pratensis* und *truncicola* bestand, war es hier ausgeschlossen, die Mischung der Kolonie durch Allometrose zu erklären, sei es nun auf dem Wege der Allianz zwischen den ursprünglichen Königinnen (primäre Allometrose) oder auf dem Wege der nachträglichen Adoption einer *truncicola*-Königin in dem *pratensis*-Neste (sekundäre Allometrose). Es blieb also nur die Mendel'sche Erklärung übrig, weil durch die phänotypische Verschiedenheit der entflügelten Weibchen von den Arbeiterinnen ein deutlicher Gegensatz zwischen einer hybriden F¹-Generation und F²-Generation im Mendel'schen Sinne ausgedrückt war. Dabei bleiben allerdings die oben gegebenen Details der Genesis dieses Falles noch hypothetisch²³⁾, da weder

23) Die Königin der P-Generation war nach meiner Voraussetzung ein reines *pratensis*-Weibchen, das von einem *truncicola*-Männchen befruchtet worden war.

die Vorgeschichte jener Kolonie vor April 1910 noch die weitere Entwicklung derselben im Sommer aus den vorhandenen Eierklumpen beobachtet werden konnte.

Manche Vererbungsforscher werden es befremdlich finden, dass ich nicht den Vorschlag mache, auf dem viel sichereren experimentellen Wege die Mendel'schen Gesetze der Kreuzung zwischen Ameisenrassen zu untersuchen. Prof. R. Goldschmidt-München sprach mir auf der Versammlung deutscher Naturforscher in Münster i. W. im September 1912 seine Wünsche in dieser Richtung aus. Ich machte ihn auf die Schwierigkeiten aufmerksam, die der praktischen Verwirklichung dieses Vorschlages entgegenstehen. Für Myrmekologen, die mit der Lebensweise und namentlich der Fortpflanzungsweise der Ameisen und ihrem diesbezüglichen Verhalten in künstlichen Beobachtungsnestern vertraut sind, brauche ich dies kaum zu bemerken. Einen eine ganze Reihe von Punkten umfassenden Plan zu einer experimentellen Kreuzung zwischen *pratensis* und *truncicola* habe ich zwar längst skizziert. Da sich hierbei jedoch die praktische Wahrscheinlichkeit des Gelingens derselben als quasi Null herausstellte, sehe ich von einer Veröffentlichung desselben lieber ab.

4. Anhang. Über das relative Alter unserer *rufa*-Rassen, mit Berücksichtigung ihrer Gäste.

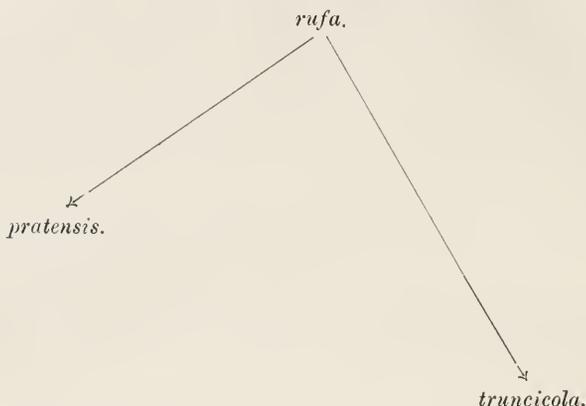
Um die Verschiedenheit der Resultate besser verständlich zu machen, die bei Kreuzungen zwischen *pratensis* und *truncicola* einerseits und zwischen *rufa* und *truncicola* andererseits sich ergeben, sei darauf aufmerksam gemacht, dass *rufa* die älteste und weitverbreitetste unserer drei europäischen *rufa*-Rassen ist²⁴⁾, und dass wir *pratensis* und *truncicola* als nach verschiedenen Richtungen von ihr biologisch divergierende jüngere Zweige aufzufassen haben, wie das umstehende Schema andeutet.

Rufa ist dem Leben im arktischen Wald durch ihren hohen Haufenbau am besten angepasst; *pratensis* hat sich dem Leben am offenen Waldrand und auf Wiesen durch ihren tieferen und flacheren, der Austrocknung besser widerstehenden Haufenbau angepasst; *truncicola* endlich, die als jüngste der drei Rassen anzusehen ist, hat sich noch mehr vom Waldleben emanzipiert; ihr Nest

Wegen der großen Zahl der *pratensis*-Arbeiterinnen schrieb ich einen Teil derselben der F¹-Generation zu, welcher auch die tatsächlich vorgefundenen entflügelten Weibchen angehörten. Die P-Königin fand ich dagegen nicht. Entweder war sie schon gestorben oder sie ist mir unter den 12 *pratensis*-farbigen Weibchen entgangen. Nur 6 derselben wurden zur Untersuchung mitgenommen, 6 im Neste gelassen. Unter diesen kann auch ein Weibchen mit matterem Hinterleib gewesen sein, das ich wegen der Geringfügigkeit des Skulpturunterschiedes übersah.

24) Siehe hierüber auch „Über den Ursprung des sozialen Parasitismus“ u. s. w. (Biolog. Centralbl. 1909, Nr. 19—22, 2. Kapitel).

ist häufig unter Steinen und gleicht auch durch den kleineren, aus feinerem Material bestehenden Haufen mehr demjenigen von *sanguinea* als von *rufa* und *pratensis*. In ihrer Koloniegründung ist sie vom fakultativen zum obligatorischen temporären sozialen Parasitismus übergegangen, indem ihre Weibchen regelmäßig durch fremde Hilfsameisen (*fusca*) sich adoptieren lassen, während *rufa* und *pratensis* meist Arbeiterinnen der eigenen Art und Rasse, bezw. der eigenen Kolonie (Zweigkoloniebildung) hierzu benutzen.



Aus dem im obigen Schema angedeuteten Verhältnis, in welchem *truncicola* zu *rufa* und *pratensis* steht, erklärt sich wahrscheinlich der atavistische Einschlag von *rufa*-Skulptur in der F¹-Generation bei einer Kreuzung zwischen *truncicola* und *pratensis* sowie die Dominanz der *pratensis*-Färbung über die *truncicola*-Färbung in der F¹- und F²-Generation einer solchen Kolonie (s. o. S. 115 ff.).

Von besonderem Interesse für die stammesgeschichtlichen Beziehungen von *F. truncicola* zu *rufa* und *pratensis* sind ihre Gäste. Diese liefern ein wertvolles biologisches Dokument für ihren phylogenetischen Zusammenhang mit jenen Rassen und für ihr relatives Alter. Dieses Thema erfordert eigentlich auf Grund meines reichen Sammlungsmaterials namentlich bezüglich der bisher am besten erforschten myrmekophilen Koleopteren eine eigene umfangreiche Arbeit und kann hier nur kurz skizziert werden.

Rufa hat weitaus die meisten Gastarten, *pratensis* etwas weniger, *truncicola* am allerwenigsten, und zwar haben die beiden letzteren nur solche gesetzmäßige Gäste, die entweder auch bei *rufa* vorkommen oder von *rufa*-Gästen direkt abzuleiten sind²⁵⁾. So fehlen z. B. unter den gesetzmäßigen *pratensis*-Gästen zwei der größeren myrmekophilen Staphyliniden, *Dinarda*

25) Die durch ihre dunklere Färbung von *Thiasophila angulata* Er. abweichende *Thias. peca* Motsch. kommt nicht bloß bei *pratensis* vor, sondern auch bei *rufa* neben der ersteren (Valkenburg).

Märkeli und *Quedius brevis*, obwohl sie in den *rufa*-Nestern derselben Gegend häufig sind. *Truncicola* scheint ihre Gäste überhaupt nur aus *rufa*- oder *pratensis*-Nestern der betreffenden Gegend zu erhalten, die zu ihr übergehen, und sie hat je nach dem Alter ihrer Niederlassung daselbst teils nur auffallend wenige Gäste (z. B. bei Luxemburg), teils eine größere Anzahl (z. B. bei Lippssprunge i. W.). Bei *rufa* und *pratensis* dagegen ist die „Gastgarnitur“ ihrer Nester in den verschiedensten Gegenden ihres Verbreitungsbezirkes eine viel konstantere und gleichmäßigere.

Eine ausgesprochene Differenzierung zwischen den Gästen von *rufa*, *pratensis* und *truncicola* findet sich nur bei den größten ihrer Symphilen, nämlich bei den Staphyliniden der Gattung *Atemeles*²⁶). *At. pubicollis* Bris. hat als Larvenwirt *F. rufa* und ist über das ganze Verbreitungsgebiet der Wirtsameise, wengleich sporadischer als die übrigen *rufa*-Gäste, verbreitet. Die Entstehung dieser Anpassung ist daher als eine relativ alte anzusehen im Vergleich zu den folgenden. *At. pratensoides* Wasm., der den *pubicollis* bei *F. pratensis* vertritt, ist zwar morphologisch als „eigene Art“ von *pubicollis* abgegrenzt, kommt aber nur äußerst selten vor trotz der großen Häufigkeit des Wirtes; er ist bisher überhaupt nur in einem *pratensis*-Neste bei Luxemburg 1903 gefunden worden. Er ist wahrscheinlich durch eine relativ rezente, lokal begrenzte Anpassung von *pubicollis* an *F. pratensis* hervorgegangen. *At. pubicollis* subsp. *truncicoloides* Wasm., der den *pubicollis* bei *truncicola* vertritt, ist nur als Rasse von ihm abgegrenzt und im Vergleich zum Verbreitungsgebiet der Wirtsameise äußerst selten (Lippssprunge i. W. und Niederranna in Niederösterreich). Seine Anpassung an *truncicola* ist auf einen relativ rezenten, lokal begrenzten Übergang von *pubicollis* zur Lebensweise bei *truncicola* zurückzuführen²⁷).

Unter den myrmekophilen Acarinen hat *truncicola* von *pratensis* an manchen Orten den *Loelaps (Hypoaspis) laevis* Mich. erhalten, der bei *pratensis* allgemein häufig ist, bei *rufa* dagegen fehlt und daselbst durch den panmyrmekophilen *Loelaps (Hypoaspis) myrmecophilus* Berl. ersetzt ist.

Besonders auffallend ist, dass sämtliche gesetzmäßigen *truncicola*-Gäste aus *rufa*-(oder *pratensis*-)Nestern der betreffenden Gegend stammen, kein einziger dagegen aus *sanguinea*-Nestern, wengleich letztere ebendort zahlreich sind. Dies ist um so auffallender, weil

26) Vgl. Die Anpassungscharaktere der *Atemeles* (Extr. d. I. Congr. Intern. d'Entomologie Bruxelles, 1910, p. 265—272).

27) Vgl. auch: Beispiele Artenbildung bei Ameisengästen und Termitengästen (Festschr. Rosenthal, 1906, S. 43—58 und Biolog. Centralbl. XXVI, Nr. 17—18).

der Nestbau von *truncicola* weit mehr jenem von *sanguinea* gleicht als jenem von *rufa* oder *pratensis*! Da die myrmekophilen Insekten auf ihrer Wanderung von einem Neste zum andern durch den Geruchssinn geleitet werden, ist jene Erscheinung wohl nur daraus zu erklären, dass die umherstreifenden *rufa*-Gäste vom *truncicola*-Geruch angezogen werden wegen der zwischen beiden Wirtsrassen bestehenden nahen Verwandtschaft, während für die *sanguinea*-Gäste der *truncicola*-Geruch indifferent bleibt.

Unter den *sanguinea*-Gästen ist nur *Lomechusa strumosa* an einigen Orten von ihrer normalen Wirtsameise auch gelegentlich zu *F. rufa* bzw. zu *F. pratensis* übergegangen. Für ihr Vorkommen bei *F. truncicola* liegen überhaupt keine zuverlässigen Funde vor, obwohl der Nestbau dieser Ameise demjenigen ihres normalen Wirtes am ähnlichsten ist. Die an *F. sanguinea* angepasste *Dinarda dentata* Grav., die als die älteste unserer zweifarbigen *Dinarda*-Rassen zu betrachten ist, wird bei *rufa* durch *D. Märkeli* vertreten²⁸⁾; *D. dentata* ist nur in einzelnen Überläufern sehr selten bei *rufa* gefunden worden trotz ihrer großen Häufigkeit bei *sanguinea*. *Hetaerius ferrugineus* ist ein gemeinschaftlicher Gast sämtlicher einheimischer *Formica*-Arten, mit besonderer Vorliebe für *F. fusca*, und kommt bei *sanguinea* weit häufiger vor als bei *rufa* und *pratensis*; bei *truncicola* habe ich ihn überhaupt noch nie gefunden. Übrigens scheidet er wegen seiner Neigung zur Panmyrmekophilie ohnehin aus unserer obigen Betrachtung aus.

Diese Andeutungen dürften zur Genüge zeigen, dass uns die Myrmekophilienkunde auch über die phylogenetischen Beziehungen zwischen manchen Ameisenarten und Rassen wertvolle Aufschlüsse zu geben vermag.

Zum Schluss noch eine berichtigende Bemerkung. Es ist mir niemals eingefallen, unsere heutige *Formica sanguinea* von unserer heutigen *F. truncicola* oder von irgendeiner heutigen Art oder Rasse der *rufa*-Gruppe abzuleiten. Solche Anachronismen möge man mir deshalb auch nicht zuschreiben. Was ich in meiner Arbeit von 1909 (Über den Ursprung des sozialen Parasitismus etc.) zu zeigen suchte und wohl auch gezeigt habe, ist, dass wir in der biologischen Phylogenese von *F. sanguinea* ein *rufa*-ähnliches (bzw. ein *truncicola*-ähnliches) Stadium anzunehmen haben.

28) Die bei *F. truncicola* von mir gefundenen *Dinarda* sind kaum als eigene Varietät von *Märkeli* zu trennen, indem die Oberseite des Hinterleibes (entsprechend der stärkeren Behaarung von *truncicola* im Vergleich zu *rufa*) ein wenig dichter und länger behaart ist als bei *Märkeli* und meist auch die ersten Hinterleibsringe etwas heller (rötlich) gefärbt sind. Aber die Unterschiede sind sehr gering und nicht einmal konstant, so dass sie schwerlich eine systematische Abtrennung der bei *truncicola* lebenden Form von der bei *rufa* lebenden rechtfertigen.

Nachschrift.

In vorliegender Arbeit wurde angenommen, daß die hier erwähnten gemischten Kolonien von *truncicola* mit *pratensis* und von *truncicola* mit *rufa* dem Spaltungsgesetz der Mendel'schen Monohybriden folgen. Es wurde dabei hauptsächlich auf die leicht sichtbaren Färbungscharaktere Bezug genommen, auf die Skulptur- und Behaarungsverhältnisse nur nebenbei, zumal die Details der letzteren nur unter der Lupe wahrnehmbar sind und daher keine Prozentverhältnisse für dieselben bei der Beobachtung der Kolonien in freier Natur sich aufstellen lassen. Eine mikroskopische Nachprüfung der Skulptur und Behaarung der Arbeiterinnen in den beiden Kolonien *truncicola-rufa* (Derenbach 1906) und *truncicola-pratensis* (Luxemburg 1910) machte es mir jedoch sehr wahrscheinlich, dass die Behaarung und Skulptur unabhängig von der Färbung mendeln, ja vielleicht sogar wieder unabhängig voneinander. Die Mischungsverhältnisse dieser Kolonien wären infolgedessen nach den Spaltungsgesetzen der Di- bzw. der Trihybriden zu beurteilen. Siehe meine spätere Arbeit: Luxemburger Ameisenkolonien mit Mendel'scher Mischung (Monatsberichte der Gesellsch. Luxemburger Naturfreunde 1915).

Entstehen auch aus befruchteten Bieneneiern Drohnen?

Eine Kritik der Anschauungen O. Dickel's über die Geschlechtsbestimmung bei den Hymenopteren, insbesondere bei der Honigbiene.

Von Hans Nachtsheim, Freiburg i. Br.

Wieder einmal wird der Versuch gemacht, die Dzierzon'sche Theorie zu stürzen. In den beiden letzten Nummern des vorigen Jahrganges dieser Zeitschrift veröffentlicht Otto Dickel einen längeren Aufsatz, betitelt „Zur Geschlechtsbestimmungsfrage bei den Hymenopteren, insbesondere bei der Honigbiene“. Er meint, dass seine Darlegungen „der Auffassung einer syngamen Geschlechtsbestimmung bei der Biene, bei der sie ja als am gesichertsten gilt, den Boden vollständig entziehen.“ Wenn ich auch nicht glaube, dass ein wirklicher Kenner der Biologie der Hymenopteren und speziell der Honigbiene sich infolge der Dickel'schen Ausführungen veranlasst sehen wird, seine Ansichten über die Dzierzon'sche Lehre einer Revision zu unterziehen, so wird, da Dickel kein schlechter Anwalt seiner Sache ist, vielleicht doch manch einer, der mit den Verhältnissen weniger vertraut ist, sagen: „Die Fortpflanzungsverhältnisse bei der Honigbiene — wie bei den Hymenopteren überhaupt — scheinen doch trotz der zahlreichen Untersuchungen und trotz der jahrzehntelangen Diskussionen noch

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: [35](#)

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

Artikel/Article: [Über Ameisenkolonien mit Mendel'scher Mischung. 113-127](#)