

## Die mitteleuropäischen Beobachtungen von *Harpagoxenus*<sup>1)</sup> *sublevis* Mayr.

Von H. Viehmeyer, Dresden.

Die Entdeckung dieser seit dem Jahre 1848 aus dem nördlichen Europa (Finnland, Schweden, Dänemark) bekannten Ameise in Sachsen und weiterhin auch in anderen Teilen Mitteleuropas würde wenig zu bedeuten haben, wenn sie uns nicht zugleich eine wesentliche vervollständigung unserer Kenntnis ihrer Morphologie und Biologie gebracht hätte. Wohl bei keiner Art unserer mitteleuropäischen Ameisenfauna ist die Lebensgeschichte so lange in tiefes Dunkel gehüllt gewesen wie bei dieser. An die 50 Jahre kannte man nur die Arbeiter, so daß man schon an eine parthenogenetische Fortpflanzung der Art dachte. Der Schwede Gottfrid Adlerz machte uns dann 1896 zuerst mit den Geschlechtern bekannt. Die Weibchen waren flügellos und arbeiterähnlich (ergatoid). Über die Lebensweise vermutete man allerdings von Anfang an, daß die Art parasitisch bei den Ameisen lebe, in deren Nestern sie ausschließlich gefunden wurde, nämlich bei *Leptothorax acervorum* und *muscorum*<sup>2)</sup>; aber damit erschöpfte sich auch die gesamte Kenntnis. Erst Adlerz gab uns auf Grund seiner eingehenden Beobachtungen und sorgfältigen Untersuchungen ein gutes Bild der Lebensverhältnisse unserer Art. 1906 fand ich dann die Ameise bei Dresden und entdeckte dabei eine zweite, und zwar geflügelte Weibchenform. Seither ist die Art auf dem ganzen Zuge des sächsischen Erzgebirges (Tharandt, Oberrittersgrün, Brambach i. V.), weiter im Böhmer Walde (Bayr. Eisenstein) und im Rie-engebirge (Brückenberg) von mir gefunden worden, Emmelius entdeckte sie im Engadin, Dr. K. Wolf teilte mir ihre Entdeckung (brieflich) aus Kärnten mit, so daß die Vermutung naheliegt, daß die „nordische Ameise“ auch in Mitteleuropa weit verbreitet ist. Wir kommen auf die Verbreitung später noch zurück und wollen zuerst die parasitische Lebensweise der Art genauer betrachten.

Die Beobachtungen der Ameise in Sachsen bringen hierin zu meist eine vollständige Bestätigung der schwedischen. Am besten lassen sich die *Harpagoxenus* mit den Amazonenameisen (*Polyergus*) vergleichen. Wie diese sind sie Raubameisen und gänzlich auf die Unterstützung ihrer Hilfsameisen, die sie sich auch wie *Polyergus* durch Puppenraub verschaffen, angewiesen. Nestbau, Versorgung der Nachkommenschaft und selbst die Erhaltung des eigenen Lebens

1) olim *Tomognathus*.

2) Stolpe (1882, p. 134) fand einen einzelnen Arbeiter (= ergatoides ♀?) bei *L. tuberum*. Es muß dahingestellt bleiben, ob bezüglich der Wirtsameise nicht eine Verwechslung mit *L. muscorum* vorliegt; *L. t.* ist nicht wieder als Hilfsameise von H. beobachtet.

bleibt den erwähnten beiden Hilfsameisen überlassen, während die *Harpagoxenus* selbst als einzige Beschäftigung die Ausplünderung der *Leptothorax*-Nester betreiben. Die eigentlichen Arbeiterinstinkte sind bei ihnen bis auf geringe Rudimente erloschen; sie reichen gerade noch aus, ein paar nicht allzu unreife *Leptothorax*-Puppen zum Ausschlüpfen zu bringen, was bei dem Fehlen des Kokon wenig sagen will. Im übrigen sind sie wie die Amazonen ganz und gar auf ihre Hilfsameisen angewiesen und haben auch das Fressen verlernt. Sie lassen sich von den *Leptothorax* aus dem Kropfe füttern, und nur wenn ihre Mundteile zufällig einmal mit der Wunde eines Beutetieres oder einem Flüssigkeitströpfchen in Berührung kommen, nehmen sie noch selbständig Nahrung auf. Ihren morphologischen Ausdruck findet ihre Unselbständigkeit in den Oberkiefern, die abweichend von den sichelförmigen Mandibeln der Amazonen breitreieckig sind. Aber diese an die Kiefern des Pheidolesoldaten erinnernden Mandibeln entbehren der Zähne. Ihr Kaurand ist absolut glatt und schneidig und damit für Verrichtungen wie sie z. B. der Nestbau und die Brutpflege fordern, ganz untauglich. Lediglich als Transportmittel stehen sie noch auf der Höhe, und außerdem geben sie natürlich auch gute Waffen im Kampfe ab.

Der Charakter der *Harpagoxenus* als Raubameisen steht seit Adlerz einwandfrei fest. Es erübrigt sich hier, nur kurz einige mitteleuropäische Beobachtungen als Bestätigung zu geben. Zweimal hatte ich Gelegenheit, einen Raubzug zu beobachten, einmal bei Dresden (Juni 1906) und dann im Riesengebirge (August 1919). Noch beweiskräftiger ist die Tatsache, daß ich — wie Adlerz einmal — in einer *Harpagoxenus*-Kolonie beide Arten der Hilfsameisen antraf (Brambach 1916).

Adlerz hat die Beobachtung gemacht, daß die *Harpagoxenus*, welche *L. muscorum* zu Hilfsameisen hatten, durchschnittlich etwas kleiner als die bei *L. acervorum* lebenden waren. Diese Beobachtung scheint keine zufällige zu sein, denn auch ich habe sie, allerdings nur einmal gemacht. Ich glaube nicht, daß es sich hier um eine Anpassung handelt, sondern sehe in den kleineren *Harpagoxenus* nur das Resultat einer nicht ausreichenden Brutpflege, die wieder möglicherweise auf den mitgebrachten Instinkten der kleineren Hilfsameisen beruht.

Entsprechend der geringen Individuenzahl der *Harpagoxenus*-Kolonien — ich kenne keine Kolonie, bei der die Herrenart die Zahl 50 überstiegen hätte — werden die Raubzüge nur von wenigen Tieren<sup>3)</sup> und wahrscheinlich nur in größeren Pausen ausgeführt. Natürlich fehlt auch die glänzende Organisation und Taktik der Amazonen. Beide Male fanden die Überfälle an dem Nachmittage eines heißen, gewitterschwülen Sommertages statt. Das Benehmen der *Harpagoxenus*

3) Im Riesengebirge waren es etwa 1 Dutzend.

erinnerte in dem einen Falle außerordentlich an *Polyergus*. Die ersten Räuber mochten bereits in das Nest eingedrungen sein, denn die *Leptothorax* waren in voller Flucht, als ich den Feldzug durch meine Untersuchungen unterbrach. Wütend sprangen die gestörten Puppenräuber mit weit geöffneten Mandibeln im Umkreis des überfallenen Nestes herum, und ihre beispiellose Erregung ließ ihr Gebaren ganz ziel- und planlos erscheinen.

Wie bei allen parasitischen Ameisen ist auch die Koloniegründung eine unselbständige. Sie findet wahrscheinlich gelegentlich der Raubzüge statt. Die ergatoide Weibchen nehmen an den Überfällen teil und bleiben in dem eroberten Neste zurück, um sich aus einigen übriggebliebenen oder ihnen überlassenen *Leptothorax*puppen eine erste kleine Schar von Gehilfinnen aufzuziehen. Zweimal fand ich solche frisch gegründete Kolonien (Dresden 1908 und Oberittersgrün 1915). Sie bestanden aus einem einzelnen arbeiterähnlichem Weibchen, aus einem, im andern Falle aus zwei *Leptothorax*arbeitern und etwas Brut der Hilfsameisen. Daneben bleibt die durch das Experiment<sup>4)</sup> erwiesene Möglichkeit offen, daß auch ein einzelnes Weibchen allein bei Nest- und Puppenraub erfolgreich sein kann. Für ergatoide Weibchen ist diese Form der Koloniegründung aber unwahrscheinlich, denn sie ist der gelegentlich des Beutezuges gegenüber immerhin mit einer Gefährdung des Resultats verknüpft. Die beobachteten beiden jungen Kolonien machten zudem ganz den Eindruck eines ausgeplünderten Nestes.

Adlerz hält zwei Wege der Koloniegründung für möglich. Er meint, ein einzelnes Weibchen schleiche oder dränge sich in eine *Leptothorax*kolonie ein und werde hier schließlich geduldet, oder aber die Weibchen erzwingen sich zu mehreren vereint gewaltsam Eintritt in das Nest der Hilfsameisen, vertrieben die Insassen und erzögen sich aus den erbeuteten Puppen Hilfsameisen. Das letztere scheint ihm das wahrscheinlichste zu sein. Die Koloniegründung durch Adoption eines *Harpagoxenus*weibchen von einer Kolonie der Hilfsameisen halte ich auf Grund des Charakters der Ameise, wie er sich bei mir bei einigen Koloniegründungs-Experimenten<sup>5)</sup> zu erkennen gab, für vollkommen ausgeschlossen. Man könnte vielleicht noch eine andere Tatsache als Grund für die Adoption ins Feld führen. Im Gegensatz zu den Amazonen findet man nämlich in den Kolonien der *Harpagoxenus* auch Männchen und Weibchen der Hilfsameisen. Aber deren Anwesenheit würde sich ebenso leicht aus dem Puppenraube erklären. Bei den *Leptothorax*weibchen handelt es sich wohl stets um jungfräuliche Weibchen, befruchtete habe ich wenigstens noch nicht feststellen können. Wohl aber habe ich wie Adlerz beobachtet, daß die aus den Puppen gezogenen Geschlechtstiere der Hilfsameisen nach

4) Adlerz und ich 1908, p. 27.

5) Eins davon 1908, p. 27.

einiger Zeit entflügelt wurden. Die andere Ansicht Adlerz, steht der meinigen sehr nahe und ist an sich ganz gut denkbar. Der schwedische Forscher hat auch einige Kolonien gefunden, die dieser Gründungsweise zu entsprechen scheinen, nämlich mehrere *Harpagoxenus* in einem *Leptothorax*-Nest mit Hilfsameisen und etwas *Leptothorax*-Brut. Aber wir müssen zunächst einmal bedenken, daß es kein sicheres Mittel gibt, die ergatoiden Weibchen von den Arbeitern äußerlich zu unterscheiden. Es könnte also möglich sein, daß nur eins der beisammen gefundenen Tiere eine zukünftige Königin war und die übrigen dem Arbeiterstande angehörten. Für ihre Anwesenheit in der Kolonie könnte es zwei Gründe geben. Vielleicht hielten sie sich hier noch von einer erst kürzlich beendeten Jagd auf Puppen her auf oder waren zu Besuch gekommen. Wie ich glaube, steht der Annahme, daß eine ausgeraubte *Leptothorax*-Kolonie, besonders in der Zeit kurz nach dem Raubzuge, nochmals von einigen *Harpagoxenus* besucht wird, vielleicht gerade, weil ein Weibchen darin zurückgeblieben ist, nichts entgegen. Die neugegründete Kolonie würde dann gewissermaßen als eine Tochter- oder Zweigkolonie der alten — ob nur vorübergehend oder dauernd, ist ja nebensächlich — anzusehen sein. Ja, der Gedanke ließe sich sogar bis zu einer Verproviantierung des einzelnen Weibchens von der Heimatkolonie aus fortführen, wodurch allerdings nicht die Anwesenheit mehrerer Tiere der Herrenart, sondern eine unverhältnismäßig hohe Zahl von Hilfsameisen (z. B. 25), wie sie Adlerz ebenfalls beobachtet hat, erklärt werden könnte. Ganz abgesehen aber von dieser rein hypothetischen Erörterung halte ich auf Grund von Versuchen mit *Formica sanguinea*<sup>6)</sup> für wenig wahrscheinlich, daß bei einer parasitischen Ameise eine Koloniegründung durch mehrere Weibchen derselben Art vorkommt. Die Beobachtungen über gemeinschaftliche Koloniegründungen scheinen mir ebenfalls mehr dagegen als dafür zu sprechen. Und endlich habe ich auch noch nie eine polygyne *Harpagoxenus*-Kolonie gefunden und halte es um der geringen Individuenzahl willen auch für ausgeschlossen, daß es solche geben kann. Bei alledem darf man freilich nicht vergessen, daß Adlerz seine Beobachtungen in Schweden und ich meine in Deutschland machte, und daß im Norden die Verhältnisse anders liegen können, als bei uns. Die große Zahl der Hilfsameisen, die Adlerz wiederholt in solchen jungen Kolonien fand, ist recht auffallend. Ich will mich darum darauf beschränken, festzustellen, daß in Sachsen die Beobachtungen auf eine Besitzergreifung des gelegentlich eines Puppenraubes eroberten *Leptothorax*-Nestes durch ein einzelnes Weibchen von *Harpagoxenus* deuten.

Früher habe ich mit Wasmann geglaubt, daß man die biologische Vorstufe von *Harpagoxenus* bei Diebsameisen, etwa von der Art unserer *Solenopsis* zu suchen habe. Heute kann ich diese Hypo-

6) 1909, p. 356 u. 390.

these nicht mehr aufrecht erhalten. Wie ich schon die Entstehung der Sklaverei und des sozialen Parasitismus von *Formica sanguinea* als selbständige Bildungen innerhalb der Art festgestellt habe, die im Anschluß an ihre karnivore Ernährung zur Entwicklung kam, so liegt auch nach unseren jetzigen Kenntnissen bei *Harpagoxenus* kein Grund vor, irgend welche andere Annahmen zu machen. Wie die blutroten Raubameisen waren also meiner Ansicht nach die *Harpagoxenus* zur Zeit ihrer Selbständigkeit ausgesprochene Fleischfresser, die sich später zu Puppenräubern entwickelten und schließlich ihr Räuberhandwerk ganz einseitig spezialisierten und zu der Höhe entwickelten, die wir heute vor uns haben. Der soziale Parasitismus ging mit dieser Entwicklung Hand in Hand; er ermöglichte erst die volle Ausnützung der durch den Puppenraub der Art gegebenen Vorteile. Als seine Geburtsstunde haben wir den Augenblick anzusehen, wo die *Harpagoxenus* anfangen, den Überfluß ihrer zu Nahrungszwecken geraubten Puppen aufzuziehen. Heute üben die Raubameisen natürlich keine Nahrungsauswahl mehr aus, sie nehmen das ruhig hin, was ihnen ihre Hilfsameisen zuteilen.

Wenden wir uns jetzt von den Sklavenjagden, dem sozialen Parasitismus und der Koloniegründung unserer Art zu den beiden Weibchen derselben. Die durch Adlerz bekannt gewordene Weibchenform war die ergatoide, die arbeiterähnliche, die also von Haus aus der Flügel und der sie bewegenden Muskeln entbehrte und darum auch einen viel niedrigeren und ganz arbeiterähnlichen Thorax hat. Die äußeren Unterschiede zwischen einem ergatoiden Weibchen und einem Arbeiter sind ganz gering. Manchmal finden sich am Thorax noch unbedeutende Reste der zwischen dem Meso- und Epinotum ausgefallenen Stücke, auf der Stirn ist von den Punktaugen sehr oft das mittlere oder auch ein seitliches (selten mehr als eins) erhalten, und schließlich ist auch die Größe der Weibchen, im befruchteten Zustande auch die ihres Hinterleibes ein wenig erheblicher als bei den Arbeitern. Aber diese Kennzeichen sind doch sehr relativ. Entscheidend ist immer nur das Vorhandensein eines Receptaculum, also die Möglichkeit der Befruchtung, und dieses leider nicht zu Tage liegende Merkmal braucht, wie Adlerz nachgewiesen hat, den äußeren Merkmalen nicht immer parallel zu gehen. Wir wollen hier weder auf die interessante Frage der Ontogenese, noch auf die der Phylogenese der Form näher eingehen, sondern uns mit dem Hinweis begnügen, daß ihre Entstehung wohl ganz ähnlich erklärt werden muß, wie die Abtrennung der sterilen Arbeiter von den fruchtbaren Weibchen. Zu berücksichtigen ist allerdings, daß die ergatoiden Weibchen nicht steril sind. Da wir die Urform der Ameisenweibchen als geflügelt ansehen, erkennen wir in diesen arbeiterähnlichen, flügellosen Weibchen eine sekundäre Weibchenform. Als ich nun bei Dresden die ersten geflügelten Weibchen fand, konnte man leicht an einen Rückschlag auf die primäre Form denken. Seither habe ich weitere

dreimal geflügelte *Harpagoxenus*-Weibchen festgestellt, ein soeben vom Hochzeitsfluge gekommenes (Böhmer Wald) und zwei als Königinnen in zwei weit von einander gelegenen Kolonien (Oberrittersgrün). So häufig dürften Rückschläge wohl nicht vorkommen. Man kann aber auch keineswegs annehmen, daß alle Weibchen oder wenigstens alle Königinnen der mitteleuropäischen Kolonien geflügelte, primäre Weibchen sind. Ergatoide Weibchen sind von mir wiederholt gefunden worden und treten auch als Königinnen auf. Die *Harpagoxenus* der beiden soeben gegründeten Kolonien waren ergatoide Weibchen, und die Brambacher Kolonie hatte ebenfalls eine solche Königin, die ich lange Zeit im künstlichen Neste beobachten konnte. Wir haben also in den geflügelten und ungeflügelten Weibchen vollkommen gleichwertige Formen vor uns.

Bezüglich der Koloniegründung werden wir allerdings starke Abweichungen der beiden annehmen müssen. Es ist nicht denkbar, daß ein auf dem Hochzeitsfluge befruchtetes und möglicherweise weit von der Heimat verschlagenes Weibchen wieder zu seinem Neste zurückkehrt und an einem Puppenraubzuge teilnimmt. Wohl aber hat das Experiment erwiesen, daß ein ergatoides Weibchen imstande ist, eine kleine *Leptothorax*-Kolonie zu erobern. Wir dürfen daraus mit ziemlicher Sicherheit auf die mutmaßliche Koloniegründung der primären Weibchen schließen. Diese geflügelten Weibchen sind zweifellos nicht weniger stark und kampflustig einzuschätzen als ihre phylogenetischen Abkömmlinge; eine Adoption, wie sie Adlerz wenigstens als möglich offen läßt, scheint mir darum nicht denkbar zu sein. Wir werden gewiß keinen Fehlschluß tun, wenn wir sagen, daß die geflügelten Weibchen in die *Leptothorax*-Kolonien eindringen, die Bewohnerschaft vertreiben und Nest und zurückgelassene Puppen in Besitz nehmen. Das ist zugleich die ursprüngliche Form der unselbständigen Koloniegründung bei *Harpagoxenus*. Die Entstehung der sekundären Weibchen brachte dann den zukünftigen Königinnen dadurch eine gewisse Erleichterung, daß sie ihre Kolonien gelegentlich eines Raubzuges, also mit Unterstützung ihrer Nestgenossen gründen konnten.

Beim Vergleiche mit anderen Raubameisen ergeben sich bemerkenswerte Parallelen. Für *Formica sanguinea* glaube ich höchst wahrscheinlich gemacht zu haben, daß auch bei ihr der Puppenraub<sup>7)</sup> die primitivste Form der Koloniegründung bildet. Es ist ja auch kaum anders zu verstehen, daß das Moment, das der ganzen Lebensführung der Raubameisen den Stempel aufdrückt, der Puppenraub, sich in der Koloniegründung widerspiegelt. Auch die primären Weibchen von *Polyergus* werden anfangs ihre Kolonien so gegründet haben. Freilich scheint für die europäischen Amazonien diese Form der Koloniegründung längst überwunden zu sein, aber die amerikanischen zeigten bei Wheelers Experimenten<sup>8)</sup> noch gewisse Anklänge

7) Ob mit oder ohne Besitznahme des Nestes muß dahingestellt bleiben.

8) 1906, p. 86 ff.

daran. *Polyergus* mit seinen beiden Weibchenformen ist aber wiederum darum von großem Interesse, weil auch bei ihm die Weibchen, und zwar geflügelte, entflügelte also im Neste befruchtete, und ergatoide, ja selbst Männchen, an den Raubzügen teilnehmen<sup>9)</sup>. Ob diese mitziehenden Weibchen gelegentlich in dem eroberten Neste der Hilfsameisen zurückbleiben, ist noch nicht beobachtet. Es darf auch nicht vergessen werden, zu erwähnen, daß die Amazonen neben vielfach beobachteter Inzucht, noch den Hochzeitsflug haben und die Weibchen heute durch Adoption in den Kolonien der Hilfsameisen Aufnahme finden, in denen sie dann die ursprüngliche Königin töten. Unzweifelhaft befinden sich die *Polyergus* wie *Harpagoxenus* in einem Übergangsstadium, und zwar scheinen die amerikanischen Amazonen in der Entwicklung etwas zurückgeblieben zu sein, wenigstens was die Koloniegründung anbetrifft.

Wozu hat nun *Harpagoxenus* zwei Weibchenformen? Wir haben bereits beide Formen als vollwertige Weibchen erkannt und weiter festgestellt, daß sich die ergatoide Form aus der geflügelten entwickelt hat. In Deutschland haben wir beide Weibchenformen, in Schweden ist dagegen bisher nur die ergatoide beobachtet worden. Das Ziel der Entwicklung ist also ohne Zweifel der Ersatz der geflügelten Weibchen durch ungeflügelte. Sicher liegen bei *Polyergus* die Verhältnisse sehr ähnlich. Auch hier sind die sekundären Weibchen wirkliche Weibchen, die auch als Königinnen auftreten, nur scheint ihre Entwicklung auf einer noch früheren Stufe als bei *Harpagoxenus* zu stehen.

Welchen Vorteil bringen diese flügellosen Weibchen nun den beiden Arten? Allen parasitischen Ameisen wird der Fortbestand durch die Verknüpfung ihrer Daseinsbedingungen mit denen anderer Arten stark erschwert. Ganz besonders leidet die Koloniegründung der unselbständigen Arten unter dieser Erschwernis. Vergegenwärtigen wir uns dann, daß schon der erste Ausflug der jungen Weibchen vom Mutterneste, der Paarungsflug, eine große Menge von Gefahren und Zufällen mit sich bringt, die die Zahl der Ausschwärmenden wahrscheinlich auf einen verhältnismäßig recht kleinen Prozentsatz verringert, so erkennen wir klar, daß diese doppelte Belastung — Hochzeitsflug und unselbständige Koloniegründung — von den parasitischen Arten nur schwer ertragen werden kann. Tatsächlich darf man wohl sagen, daß diese Arten um so seltener sind, je höher man ihr Alter einschätzen muß, d. h. je weiter sie auf der Stufenleiter des sozialen Parasitismus hinaufgekommen sind. Wenn eine solche Art nun den Hochzeitsflug aufgibt, indem sie flügellose Weibchen zieht, so erleidet sie allerdings durch die Einschränkung der Verbreitungsmöglichkeit eine gewisse Einbuße, gewinnt aber durch den Wegfall der mit dem Paarungsfluge verbundenen Gefahren und

9) Vgl. dazu Emery 1911, p. 625.

die daraus folgende Zuführung einer wesentlich größeren Zahl von Weibchen der eigentlichen Koloniegründung ungleich mehr, als sie aufgibt. Die Befruchtung der ungeflügelten Weibchen muß natürlich im Neste erfolgen, und zwar entweder durch Männchen der eigenen, oder einer fremden Kolonie, wahrscheinlich der ersteren. Für *Polyergus* hat Emery diese Verhältnisse klargestellt. Adlerz, der mit den Geschlechtern von *Harpagoxenus* Begattungsversuche unternahm, hatte aber nur dann Erfolg, wenn sie verschiedenen Kolonien entstammten. Er meint darum, daß bei ihnen die Kreuzbefruchtung Regel sei. Möglicherweise alternieren auch Inzucht und Kreuzung miteinander. Es ist für uns unmöglich, aber auch recht unwesentlich, eine Entscheidung zu treffen. Soviel werden wir aber wohl mit Sicherheit sagen können, daß die ergatoiden Weibchen den Incest außerordentlich begünstigen und alle Arten mit flügellosen Weibchen ihm zutreiben.

Nun haben wir noch die auffallende Tatsache zu untersuchen, warum es im Norden keine primären Weibchen mehr gibt, sondern nur ungeflügelte, arbeiterähnliche, während bei uns beide Formen nebeneinander leben. An eine mangelhafte Beobachtung ist kaum zu denken, denn Adlerz hat eine sehr große Zahl von Kolonien gesehen, dazu immer in den Monaten der Geschlechtsreife, wo also eine Entdeckung am leichtesten sein mußte. Auch wenn das primitive Weibchen in Schweden noch gefunden werden sollte, so lägen damit die Verhältnisse immer noch so, daß man sein Vorkommen doch als eine seltene Ausnahme, in Sachsen dagegen als ein ziemlich häufiges Vorkommnis betrachten müßte. Hatten wir in der Ausbildung der zweiten Weibchenform einen sich anbahnenden Ersatz der ursprünglichen Koloniemutter durch eine neue, geeignetere Form erkannt, so erklären sich uns diese Verschiedenheiten leicht als verschiedene Stufen ein und derselben Entwicklung. Die nordischen *Harpagoxenus* sind im Ersatz ihres ursprünglichen Weibchen eben weiter fortgeschritten als die deutschen. Aber warum?

Um diese Frage zu beantworten, müssen wir zunächst einmal auf die Herkunft der *Harpagoxenus* eingehen. Emery<sup>10)</sup> meint, daß im Eocän in Europa eine indisch-australische Ameisenfauna zu finden war, in die von Nordeurasien und Nordamerika aus eine arktische Fauna eindrang, während von Osten her Zuwanderungen von zentralasiatischen Wüsten- und Steppenbewohnern erfolgte. Zur Zeit des baltischen Bernsteins war die Durchmischung der tropischen mit arktischen Ameisen bereits geschehen.

Der folgenden Abkühlung fielen zunächst die tropischen Reste zum Opfer, und dann wurden zur Eiszeit die borealen Ameisenarten weit nach Mitteleuropa hineingedrückt. Die Gattung *Leptothorax* rechnet Emery zu den arktischen Einwanderern. Von ihrem

10) 1892 und 1912.



neugewonnenen Verbreitungsgebiet in Mitteleuropa aus hat diese Gattung sich vor allem nach Süden gewendet, wo sie in den Mittelmeerlandern heute ihre stärkste Verbreitung und ihre größte Artenzahl gefunden hat. Verhältnismäßig wenige Arten der Gattung sind dem zurückweichenden Eise wieder nach Norden gefolgt, darunter vor allem die Wirtsameisen unserer Räuber, *L. acervorum* und *muscorum*. Die Gattung *Harpagoxenus*, die nur in Nordamerika noch einen weiteren Vertreter hat, gehört ebenfalls zu der arktischen Gruppe und hat natürlich auch erst nach dem Zurückweichen des Eises zusammen mit ihren Wirtsameisen den Norden Europas wieder besiedeln können. Schon Adlerz hat auf das starke Wärmebedürfnis der Art aufmerksam gemacht. Er beobachtete sogar, daß es größer war, als das ihrer Hilfsameisen, denn die *Harpagoxenus* fielen früher in den Winterschlaf und erwachten später aus demselben. Ich kann aus eigenen Beobachtungen dies nur bestätigen. Ich fand die Kolonien meist in ziemlich trockenem und warmen Heidewalde, also in sandigem oder kiesigem Boden, immer in Schonungen oder doch an freien Waldstellen, im Gebirge meist an nach Süden gerichteten Hängen. Daß die Nester fast ausschließlich unter kleinen, bis faustgroßen, selten größeren Steinen waren und nicht wie Adlerz schreibt in totem Holze, ist bedeutungslos und wahrscheinlich nach der Örtlichkeit verschieden. *Camponotus ligniperda* kommt in Sachsen auch nur selten im Holze vor und *Formica pratensis* wohl nie auf der Wiese. In der Höhenlage wurden 750 m nie überschritten. Ich habe, besonders im sächsischen Erzgebirge und im Riesengebirge mit großem Eifer versucht, die Art in den höherem Gebirgstteilen festzustellen, aber stets vergeblich, während die Hilfsameisen sehr viel höher hinauf noch zu finden sind. Obgleich Funde aus der norddeutschen Ebene bis jetzt fehlen, kann man *Harpagoxenus* also doch nicht etwa als ein Eiszeitrelikt auffassen. Ich bin überzeugt, daß man sie auch in den Heiden Norddeutschlands finden wird, sobald man ernstlich danach sucht. Die Einnahme der nordischen Areale brachte der Ameise schwerlich irgend welchen Gewinn, sondern im Gegenteil in der geringeren Wärme und dem längeren und kälteren Winter unlegbar härtere Lebensbedingungen, als die Art bisher gewohnt war. Diese Verschlechterung ihrer Lebenslage, die natürlich auch in einer mangelhafteren Ernährung zum Ausdruck kam, mag vor allem den Anreiz zu einer Umbildung der Weibchen gegeben haben. So kann es gekommen sein, daß die primären Weibchen, der *Harpagoxenus* in dem ungleich gemäßigteren Mitteleuropa sich noch bis heute neben den ergatoiden halten konnten, während im Norden ihre Uhr endgültig abgelaufen zu sein scheint. Die Entstehung der sekundären Weibchen, sowie die Beschleunigung ihrer Entwicklung in kälteren Klimaten liegen auf derselben Linie; wir erkennen in beiden Vorgängen Mittel, den Kampf der Art um die Existenz zu einem siegreichen Ende zu führen.

## Literaturverzeichnis.

- Adlerz, G., 1884: Myrmecologiska studier I. Ofvers. af kongl. Vetenskap. Akad. Förhandl., Stockholm.
- 1886: Myrmecologiska studier II. Svenska myror etc. Bih. K. Vetensk. Handlingar, Bd. 11, Nr. 18.
- 1887: Myrmecologiska notiser, Ent. Tidskr. Bd 8.
- 1896: Myrmecologiska studier III, Tomognathus sublaevis Mayr, Bih. K. Vetensk. Handlingar Bd. 21, Nr. 4.
- Emery, C., 1892: Origines de la faune actuelle des fourmis de l'Europe. Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. XXVII, 105, pp. 1—2.
- 1911: Beobachtungen u. Versuche an *Polyergus rufescens*. Biol. Ctrbl. Bd XXXI, Nr. 20, pp. 625—642.
- 1912: Der Wanderzug der Steppen- u. Wüstenameisen von Centralasien nach Südeuropa u. Nordafrika. Zool. Jahrb., Suppl. XV, 1. Bd. pp. 95—104.
- Meinert, Fr., 1860: Bidrag til de danske Myrers Naturhistoriae. Kjöbenhavn.
- 1892: Biöinene hos Tomognathus. Ent. Medd. Bd. 3, H. 5
- Nylander, W., 1848: Additamentum alterum adnotationum in monogr. Formicarum borealium Europae. Act. Soc. Sc. Fennicae, Bd. III.
- Stolpe, H., 1882: Förteckning öfver svenska myror. Entom. Tidskr.
- Viehmeyer, H., 1906: Beitr. z. Ameisenfauna des Königr. Sachsen. Abh. naturf. Ges. Isis, Dresden, H. 2, pp. 55—68, T. 3.
- 1908: Zur Koloniegründung der parasitischen Ameisen. Biol. Ctrbl. Nr. 1, p. 18—32.
- 1909: Beobachtungen und Experimente zur Koloniegründung von *Formica sanguinea*. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiologie, Bd. V, H. 11, pp. 353—356, H. 12, p. 390—394.
- 1912: Über die Verbreitung und die geflügelten Weibchen von *Harpagoxenus sublevis*. E. M. I, Nr. 7, pp. 193—197.
- 1915: Zur sächsischen Ameisenfauna. Abh. nat. Ges. Isis, Dresden, H. II, pp. 61—64.
- Wasmann, E., 1891: Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen. Münster.
- Wheeler, W. M., 1906: On the Founding of Colonies by Queen Ants etc. Bull. Am. Mus. of Nat. Hist. New York, Bd. XXII. Art. IV, pp. 33—105.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: [41](#)

Autor(en)/Author(s): Viehmeyer Hugo

Artikel/Article: [Die mitteleuropäischen Beobachtungen von Harpagoxenus sublevis Mayr. 269-278](#)