© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

car l'espèce est suivie du nom de l'auteur qui l'a décrite en premier lieu, ce qui est tout aussi précis sans ajouter l'expression »(forma) typica«. Donc dans ce dernier cas aussi l'emploi de l'expression »(forma) typica« n'a pas sa raison d'être.

Puisque donc nous avons vu, par ce qui a été dit plus haut que l'emploi des dites expressions est complètement superflu, à moins qu'il ne se présente des cas imprévus que je n'ai pas pris en considération, il serait fort à souhaiter au nom de la clarté et de l'exactitude, que l'on s'abstienne de ces faux termes.

Je proposerais donc que pour désigner l'espèce, dans le sens strict du mot, l'on emploie simplement le nom spécifique, suivi de celui de l'auteur au lieu de l'usage encore répandu de se servir des expressions de »forma«, »var.«, et »subsp. typica«. Pour indiquer les groupes entiers auxquels appartiennent l'espèce même dont le nom est suivi de celui de l'auteur, ainsi que les formes, variétés, sous-espèces contenues systématiquement dans l'espèce respective, je recommanderais comme nom collectif le nom spécifique seul, sans celui de l'auteur. Cette méthode me paraît être la plus pratique, aussi je me propose de la suivre dans mes futures recherches.

Budapest, le 29. Janvier, 1911.

4. Morphologie und Phylogenie von Formica sanguinea.

Von H. Viehmeyer (Dresden).

eingeg. 14. Februar 1911.

In der Frage nach der stammesgeschichtlichen Entwicklung von *F. sanguinea* stehen einander 2 Ansichten gegenüber. Wasmann leitet die Raubameisen von *F. rufa* ab und führt die Entstehung ihres Sklavereiinstinktes und ihrer parasitischen Gewohnheiten ebenfalls auf diese Ameise zurück. Ich habe mit Wheeler und Emery bestritten, daß eine solche Ableitung möglich sei und behauptet, daß Sklaverei und Parasitismus der *sanguinea* sich unabhängig von den Gewohnheiten der *rufa* innerhalb der Art selber, und zwar im Anschluß an ihre ursprünglich karnivore Ernährungsweise entwickelt haben.

Um die Erörterungen nicht zu umfangreich zu gestalten, sehe ich davon ab, auf Wheelers und Emerys Ansichten, die sich den meinigen manchmal nähern, einzugehen. Auch die mannigfachen Mißverständnisse der biologischen Begründung meiner Auffassung bei Wasmann will ich hier aus demselben Grunde unberücksichtigt lassen. Ich beschränke mich darauf, gewissermaßen als Ergänzung meiner früheren Veröffentlichungen, die von mir bisher vernachlässigte Morphologie von *F. sanguinea* darauf hin zu prüfen, ob sie eine Ableitung von *rufa*

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

zuläßt oder nicht und die phylogenetischen Beziehungen der 3 Artengruppen *fusca*, *rufa* und *sanguinea* zueinander festzustellen.

Auch Wasmann hat bereits die Morphologie zum Beweise seiner Ansicht herangezogen[1]. Er läßt aber dabei das männliche Geschlecht außer acht, wie ich glaube, sehr zunrecht. Wenn wir die Kasten der Ameisen untereinander vergleichen, so müssen wir sagen, daß das weibliche Geschlecht in viel höherem Maße durch Anpassungen ausgezeichnet ist als das männliche, und daß ein großer Teil seiner morphologischen Merkmale mehr aus der Biologie, als aus der systematischen Verwandtschaft zu erklären ist. Auch auf die Morphologie des männlichen Geschlechts hat selbstverständlich die fortschreitende Differenzierung der Lebensweise Eindruck gemacht. Die relativ geringe Anteilnahme der männlichen Kaste an dem kolonialen Leben erklärt aber, warum hier besondere morphologische Anpassungen weniger häufig sind. Daher kommt es auch, daß die Männchen von Rassen, die im weiblichen Geschlecht leicht unterschieden werden, meist schwer zu trennen sind; ja selbst bei verschiedenen Arten (*fusca* und *rufa*) »ist eine sichere Bestimmung einzeln gefangener Männchen nicht immer möglich[2]«. Ich glaube aus alledem schließen zu dürfen, daß die Männchen um ihrer geringen sekundären morphologischen Veränderungen willen für die Feststellung der systematischen Verwandtschaft und besonders für die Phylogenie verwandter Arten von hervorragender Bedeutung sind. Sie mögen bei ihrer großen Ähnlichkeit für gewöhnlich nicht zu Rassen- und Artabgrenzungen tauglich sein, desto wertvoller werden sie aber für die Erforschung der stammesgeschichtlichen Entwicklung einer Artengruppe, sofern sich nur irgendwelche, noch so geringe Differenzen in Merkmalen ergeben, die allen diesen Arten gemeinsam und deren Entwicklung unabhängig von den biologischen Arteigentümlichkeiten erfolgt ist.

Die Männchen von *F. sanguinea* unterscheiden sich von denen *rufas* und aller andern Arten der Gattung durch den ausgerandeten Kopfschild und die gezähnten Mandibeln. Die Ausrandung des Clypeus sieht Wasmann (im weiblichen Geschlecht) als ein sekundär erworbenes Merkmal an, das in engster Beziehung zu den Gewohnheiten des Puppenraubes steht. Man darf ihm darin beipflichten und könnte zur Erklärung dafür, daß eine derartige Anpassung an den Puppenraub bei den passiven Männchen höchst seltsam ist, vielleicht an eine Übertragung weiblicher Merkmale auf das männliche Geschlecht denken. Wie steht es aber mit dem gezähnten Kaurande?

---

[1] Über den Ursprung . . . Biol. Centralbl. XXIX. 1909. S. 620.
[2] Emery, Paläarktische Formiciden. D. E. Z. 1909. S. 182. Anmerkung 2.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

Emery machte zuerst darauf aufmerksam[3], daß einzelne Männchen der Gattung *Formica* mit nicht ausgerandetem Clypeus gezähnte Mandibeln haben. Er rechnet dieselben zu *rufa*. Ich konnte ihm seinerzeit mitteilen, daß auch ich diese Beobachtung wiederholt gemacht hätte. Ich hatte derselben aber damals keine Bedeutung geschenkt und mir auch die betreffenden Arten nicht gemerkt. Eine neuerliche Durchsicht meines *Formica*-Materials zeigt nun, daß die *fusca*-Gruppe im männlichen Geschlechte gar nicht so selten statt des schneidigen Kaurandes einige Zähne aufweist. Als Höchstzahl beobachtete ich bei *fusca fusca* jederseits außer dem großen Endzahne drei kleine Zähne. Für gewöhnlich ist die Ausbildung der Zähne, sowohl der Größe als der Zahl nach, an beiden Mandibeln verschieden. *Fusca fusca* wird als der primitivste Typus der Gattung angesehen, und zweifellos steht sie der Urform von *Formica* sehr nahe. In dem ausnahmsweisen Auftreten dieser Zähne können wir darum nur Rückschläge auf diese phylogenetisch älteste Form der Gattung erblicken, die sicher noch gezähnte Mandibeln besaß.

Auch bei *fusca cinerea* und *fusca rufibarbis* haben die Männchen hin und wieder gezähnte Mandibeln. Hier tritt diese Erscheinung aber viel seltener auf, und die Zähne sind weder so zahlreich, noch so groß als bei *fusca fusca*. Das ist auch ganz verständlich, denn *cinerea* und *rufibarbis* sind Rassen, die sich durch spezielle Anpassungen schon wieder weiter von ihrer Stammart (*fusca fusca*) entfernt haben.

Bei den *rufa*-Rassen habe ich bisher keine eigentlichen Zähne an den Mandibeln der Männchen auffinden können, obwohl mir aus dieser Gruppe mehr Material zur Verfügung stand, als aus der von *fusca*. *Rufa rufa* und *rufa pratensis* haben hin und wieder noch schwache Andeutungen, *rufa truncicola* fehlen aber auch diese vollkommen. Bei Emerys Angabe für *rufa* halte ich eine Verwechslung mit *fusca* bei der Ähnlichkeit der Männchen für nicht ganz ausgeschlossen, zumal es sich um einzeln gefangene Tiere handelt. Die *rufa*-Rassen nehmen anscheinend eine höhere Organisationsstufe als *fusca* ein, es ist darum höchst wahrscheinlich, daß die Rückbildung der Mandibelzähne bei ihnen einen weiteren Schritt vorwärts macht und der Kaurand bei *rufa* ganz verschwindet. Sollte aber wirklich noch ein gelegentliches Vorkommen von Zähnen bei ihren Männchen nachgewiesen werden, so könnten das nur ganz minimale Reste sein, die immer als Rückschläge, nicht etwa als Neuerwerbungen aufzufassen wären. Dabei ist es vollkommen gleichgültig, ob man *rufa* von *fusca* ableitet (Wasmann) oder nicht.

Von den andern Formengruppen der Gattung kann hier abgesehen

---

[3] a. a. O. Anmerkung 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

werden, da sie für die Ableitung der *sanguinea* nicht in Frage kommen.

Wir kommen nun zu den gezähnten Mandibeln der *sanginea*-Männchen. Auch bei ihnen besteht die Tendenz der Rückbildung des Kaurandes. Man findet einzelne Individuen, die die gleichen Erscheinungen aufweisen wie *fusca fusca*, bei einigen sehr kleinen Männchen (Hungerformen, die im künstlichen Neste gezogen wurden) sind die Mandibeln sogar fast ganz glatt. Immerhin steht fest, daß die *sanguinea*-Männchen normalerweise vollgezähnte Mandibeln besitzen; die Systematik benutzt darum dieses Merkmal (zugleich mit dem ausgerandeten Clypeus) zur Unterscheidung der Art von den übrigen Formen.

Brauchbar für die Phylogenie, wenn auch nicht so gut, wie das vorige, ist auch ein morphologisches Merkmal der Arbeiterkaste, d. i. ihr Polymorphismus. Wasmann benutzt ihn, um nachzuweisen, daß die *rufa*- und *sanguinea*-Gruppe jüngere Formen sind als *fusca*. Wir wollen ihn zunächst für die Feststellung der Beziehungen von *sanguinea* zu *rufa* benutzen.

Der Polymorphismus des Arbeiterstandes ist eine Vorstufe zur weiteren Kastendifferenzierung, wie die *Camponotus*- und die *Messor*-Arten beweisen. Mit Wasmann halte ich im allgemeinen die Arten mit geringerer Differenzierung der Arbeiter gegenüber denen, bei welchen der Polymorphismus ein größerer ist, für die phylogenetisch älteren Formen, sofern überhaupt eine gegenseitige Abstammung in Frage kommen kann. Ich verkenne dabei nicht, daß sich auch hier wieder Anpassungen an besondere Berufe, wie das namentlich unsre Beobachtungen an der vollendeten Soldatenkaste, aber auch die psychische Arbeitsteilung innerhalb einer nicht so polymorphen Arbeiterschaft beweisen, geltend machen, daß weiter die Entwicklung dieses Polymorphismus, wie wir später sehen werden, noch anders bedingt ist; aber ich halte die Differenzierung der Arbeiterkaste in eigentliche Arbeiter und Soldaten für ein Ziel, dem das Ameisengeschlecht in der Mehrzahl seiner Vertreter mehr oder weniger deutlich zustrebt. Wir haben in der Entwicklung der Soldatenkaste sicher nur die Fortsetzung des Prozesses der Arbeitsteilung zu sehen und somit eine allgemeine Entwicklungsrichtung vor uns, deren einzelne Stufen sich wohl zu vergleichenden phylogenetischen Untersuchungen eignen.

Wenn wir den Polymorphismus der Arbeiter bei *rufa* und *sanguinea* vergleichen, so finden wir hier allerdings keine so deutlichen Unterschiede, wie beispielsweise zwischen *rufa* und *fusca*. Daß aber auch geringe Differenzen höchst bedeutungsvoll sein können, dafür zuvor ein paar Beispiele: Meinen Beobachtungen nach schwankt der Polymorphismus der Arbeiter, wenn auch gering, so doch deutlich wahr-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

nehmbar, schon innerhalb einer Art. Von den *fusca*-Rassen ist *fusca fusca* die am wenigsten polymorphe, bei *fusca rufibarbis* sind die Größenunterschiede schon merklich deutlicher. Viel mehr tritt diese Erscheinung an den *rufa*-Rassen hervor. An über 30 dicht beieinander gelegenen Kolonien von *rufa truncicola* konnte ich für jede Kolonie einen viel größeren Reichtum an kleinen und mittleren Arbeitern feststellen, als ich ihn je bei *rufa rufa* oder *rufa pratensis* gesehen habe. Wieder ist die durch den reicher differenzierten Arbeiterstand ausgezeichnete Rasse die jüngste. Schon bei den Rassen ein und derselben Art können wir also mit leidlicher Sicherheit aus dem mehr oder weniger fortgeschrittenen Polymorphismus der Arbeiter auf das Alter der Unterart schließen.

F. sanguinea scheint mir nun bezüglich der Differenzierung ihrer Arbeiter nicht so fortgeschritten zu sein als *rufa*. Ich kann allerdings diese Behauptung nicht durch ausreichende Beobachtungen positiv begründen, da, obwohl beide Arten hier sehr häufig sind, große Kolonien, namentlich solche mit Tochternestern, fast ganz fehlen. Durch eine Gegenüberstellung mit der von *rufa* abgezweigten *rufa truncicola* gewinnen wir aber eine sehr gute Grundlage, um indirekt den Nachweis führen zu können.

Nach Wasmann stammen *truncicola* und *sanguinea* von *rufa* ab, erstere ist eine durch Übergänge mit der Stammform verbundene Rasse, letztere eine von dieser durchaus getrennte Art. Wenn *sanguinea* wirklich von *rufa* abstammen würde, so müßte der Polymorphismus ihrer Arbeiter den von *truncicola* übertreffen, besonders in Anbetracht dessen, daß *truncicola* eine sehr junge Rasse ist, zum mindesten aber ihm gleichkommen. Nun besteht für mich aber gar kein Zweifel darüber, daß die *truncicola*-Arbeiten viel polymorpher sind als die von *sanguinea*[4]. Es wäre nun doch sehr seltsam, wenn die obligatorisch dem temporären sozialen Parasitismus huldigende *truncicola* der dulotischen *sanguinea*, obwohl sie beide derselben Wurzel (*rufa*) entstammen sollen, im Polymorphismus ihrer Arbeiter voraus wäre. Die Zeit, die seit der hypothetischen Abzweigung der Raubameise von *rufa* bis zur Ausgestaltung der Art als Sklavenjägerin verstrichen ist, und die genügte, um einesteils in der Ausrandung des Clypeus eine vollkommen neue Anpassung zu schaffen, die sollte anderenteils nicht ausreichend gewesen sein, eine schon angefangene Entwicklung zu der Höhe zu steigern, die sie in einer verhältnismäßig kurzen Spanne Zeit bei einer Unterart erreichte?

[4] Pseudogynenhaltige Kolonien müssen von derartigen Vergleichen ausgeschlossen bleiben.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

Ich bin mir der Mängel einer derartigen Beweisführung wohl bewußt, es fehlen ihr Zahlen und Maße; aber jeder Myrmekologe wird mir recht geben, daß es durch Summierung vieler Beobachtungen wohl möglich ist, über die Höhe zu urteilen, die die Differenzierung der Arbeiter bei verwandten Arten erreicht hat. Für sich allein würde ich auch den Polymorphismus in diesem Falle nicht benutzt haben, in Verbindung mit dem Kaurande der Männchen-Mandibeln aber erlangt auch dieses Moment Bedeutung, zumal sich die Grundlagen ja bis zu einem gewissen Grade nachprüfen lassen.

Halten wir daran fest, daß einerseits die Rückbildung der Mandibelzähne der Männchen mit der fortschreitenden Differenzierung Hand in Hand geht, daß also der Kaurand um so vollständiger vorhanden ist, oder Rückschläge dazu um so häufiger vorkommen, je älter die Art ist, daß anderseits ein mehr monomorpher Arbeiterstand gegenüber einer größeren Differenzierung als der primitive anzusehen ist, so resultiert daraus für *sanguinea*, daß die Form sehr alt sein muß. Eine Ableitung von *rufa* kann wenigstens auf keinen Fall in Frage kommen; denn es wäre nicht verständlich, warum von 2 Arten, die eine phyletische Reihe bilden sollen, der erdgeschichtlich jüngeren (nach Wasmann *sanguinea*) ein Merkmal (gezähnter Kaurand) erhalten geblieben sein soll, das der älteren (*rufa*) bereits fehlt, noch dazu, wenn dieses Merkmal mit der Biologie des Tieres nichts zu tun hat, sondern lediglich ein funktionsloses Erbstück seiner Vorfahren ist. Ein Wiedererwerb des Kaurandes nach der Abtrennung von *rufa* ist absolut ausgeschlossen; denn schon bei *rufa* ist die Arbeitsteilung eine so vollkommene, daß ihre Männchen nur noch für die Begattung in Frage kommen, und die *sanguinea*-Männchen sind in dieser Beziehung denen von *rufa* völlig gleich. Auch der Polymorphismus der Arbeiter weist, wenn auch nicht so zwingend, darauf hin, daß *sanguinea* nicht von *rufa* abgeleitet werden darf.

Dieser Feststellung gegenüber kann es auch nichts bedeuten, daß Habitus und mancherlei biologische Gewohnheiten beider Arten, wie Nestbau und Zweigkolonien, große Ähnlichkeiten aufweisen. Ähnlichkeiten sind nicht bloß durch Verwandtschaft, sondern auch durch eine ähnliche Lebensweise bedingt, und ich finde es sehr natürlich, daß verwandte Arten mit verwandter Lebensweise auch äußerlich ein annähernd gleiches Gepräge besitzen. Ob wir derartige Formen voneinander ableiten können, hängt nicht so sehr von dieser durch eine besondere Lebensweise herangezüchteten Ähnlichkeit, als gerade von den Merkmalen ab, welche den sekundären biologischen gegenüber die älteren, die primären und biologisch nicht oder nur sehr wenig verändert sind. Das weibliche Geschlecht der Ameisen ist in seiner Körpergestalt aber

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

eigentlich nichts als Anpassung, und es dürfte sehr schwer halten, auch nur ein, nicht durch die jetzige Lebensweise bedingtes, verwertbares Merkmal aufzufinden; selbst der Arbeiterpolymorphismus bleibt, wie wir später noch sehen werden, nicht unbeeinflußt. Um so bedeutungsvoller sind für phyletische Untersuchungen die fast in allem, was nicht mit der Fortpflanzung zusammenhängt, biologisch unabhängigen Männchen. Zeigen sich an ihnen Merkmale, die zu einer hypothetisch konstruierten Ableitung nicht stimmen wollen, so haben wir alle Ursache, diese für nicht richtig zu halten. Und so steht es mit Wasmanns Zurückführung der *sanguinea* auf *rufa*.

Der gut erhaltene Kaurand der männlichen Mandibeln und der geringere Polymorphismus der Arbeiter lassen *sanguinea* als die ältere Form erscheinen. Die Entwicklung der Sklaverei und des sozialen Parasitismus ist also auch nicht in Anlehnung an die Gewohnheiten der *rufa* erfolgt, sondern muß aus der Biologie der Art selbst erklärt werden.

Ich gelange also auch auf Grund eines morphologischen Vergleiches zu demselben Resultate, das ich bisher aus der Biologie der Ameise, besonders aus dem Charakter derselben und aus der Geschichte ihrer Koloniegründung gewonnen habe[5]. Wenn Wasmann auf Grund seiner Auffassung der Morphologie zu einer Ableitung von *rufa* zu kommen meint, so erklärt sich das eben daraus, daß er vorwiegend die Merkmale beachtet, die durch die Konvergenz der Lebensweise beeinflußt worden sind.

Den Nachweis zu liefern, ob 2 Arten morphologisch voneinander abzuleiten sind oder nicht, kann gegebenenfalls verhältnismäßig leicht sein; sehr viel schwieriger gestaltet sich naturgemäß die Rekonstruktion der Entwicklung, die eine ganze Reihe von Arten, z. B. eine Gattung, genommen hat. Wenn hier nicht ganz besonders deutliche Fingerzeige gegeben sind, bewegt sich die ganze Diskussion lediglich auf dem schwankenden Boden der Hypothese.

Auch für *F. sanguinea* liegen die Verhältnisse sehr schwierig. Als einzige für ihre Phylogenie brauchbare morphologische Merkmale sehe ich die oben verwendeten Mandibeln der Männchen und den Polymorphismus der Arbeiter an. Beide liegen mehr oder weniger abseits der speziellen Artanpassungen und sind Entwicklungsrichtungen, die allen Arten der Gattung, überhaupt der Mehrzahl aller Ameisen gleichermaßen zukommen. Was die Raubameisen sonst noch morphologisch von den verwandten Arten unterscheidet, ist, vielleicht bis auf die robuste Körpergestalt, die ebenfalls als ein ursprüngliches, aber im Laufe

[5] Ontogenetische u. phylogenetische Betrachtungen . . . Biol. Centralbl. XXX. 1910.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

der Entwicklung sicher gesteigertes Merkmal angesehen werden kann, Anpassung an ihre Lebensweise. Nicht brauchbar scheint mir auch die Variabilität der Formen zu sein, denn es gibt zweifellos relativ recht konstante und anderseits sehr variable Formen. Man kann meines Erachtens also nicht immer aus der Größe der Formenkreise zweier Arten mit Sicherheit auf ihr Alter schließen.

Aus unsrer bisherigen Untersuchung resultierte: *sanguinea* ist älter als *rufa*. Man könnte versucht sein, Wasmanns Ableitung umzukehren und *rufa* auf *sanguinea* zurückzuführen. Unsre beiden morphologischen Merkmale lassen eine solche Auffassung an sich vielleicht zu. Dafür würde auch ein biologisches Moment sprechen, das Wasmann[6] sonderbarerweise benutzt, um das Gegenteil wahrscheinlich zu machen, der Nahrungserwerb der Arbeiterinnen beider Arten. *Rufa* ernährt sich vorzugsweise durch Blattlauszucht und ist nur nebenher fleischfressend, *sanguinea* ist eine rein karnivore Art, die wieder nur ausnahmsweise durch ihre Hilfsameisen das Melken der Blattlauskühe lernt. Wasmann glaubt nun, daß unsre heutigen *sanguinea* früher dieselbe Lebensweise hatten als die heutigen *rufa* und daß der Übergang der Art zur reinen Fleischnahrung die notwendige Vorbedingung zur Entwicklung der Sklaverei gegeben hat. Ich stimme mit ihm vollkommen darin überein, daß eine karnivore Ernährung die Vorbedingung der Sklavenzucht sein mußte; wenn wir aber die Ernährung durch Blattlaushonig und diejenige durch getötete Insekten miteinander vergleichen, so müssen wir doch wohl annehmen, daß letztere die allgemeinere und ursprünglichere gewesen ist. Das Melken der Läuse und die Blattlauszucht setzt sich aus einer ganzen Reihe speziell diesem Zwecke angepaßter Bewegungen zusammen, daß eine derartige instinktive Erwerbung nicht von heute auf morgen möglich erscheint. Man würde also darauf zukommen müssen, für die Ahnen von *rufa* wieder die karnivore Ernährung als Vorstufe der gemischten anzunehmen. Die *sanguinea* hätten in ihrer phyletischen Entwicklung demnach folgenden Nahrungswechsel durchgemacht: Von der ursprünglichen reinen Fleischnahrung wären sie im *rufa*-Stadium zur vorzugsweisen Ernährung durch Blattlaushonig übergegangen, um mit der Differenzierung von dieser Entwicklungsstufe wieder zur karnivoren Ernährung zurückzukehren. Das ist nun mindestens ein großer Umweg, um den Nahrungserwerb unsrer *sanguinea* zu erklären (noch dazu, wenn man bedenkt, daß *rufa* wieder von *fusca* abstammen soll, die der Blattlauszucht noch mehr ergeben ist als *rufa*); natürlicher und einfacher erscheint mir, die Räuber ohne ein vermittelndes Stadium gemischter Ernährung (*rufa*) direkt von

[6] a. a. O. S. 598.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

Fleischfressern abzuleiten. Die Vergleichung des Nahrungserwerbes läßt also eher eine Zurückführung der *rufa*-Gruppe auf die Raubameisen wahrscheinlich erscheinen als umgekehrt.

Auch die übrige Biologie widerspricht nicht so durchaus einer derartigen Auffassung, daß sie nicht versucht werden könnte. Besonders der von Wasmann stets so nachdrücklich betonte Gedanke, daß die Entwicklung der Sklaverei um des psychologischen Zusammenhanges willen nur über ein *rufa*-ähnliches Stadium führen könne, ist absolut ohne jede Beweiskraft. Ganz abgesehen davon, daß es noch andre Wege für diese Entwicklung gibt[7], ist das, was von Wasmann als Begründung angeführt wird, doch eben erst zu beweisen. Ich meine, wir müssen zunächst die Phylogenie von *sanguinea* möglichst unter Ausschluß ihrer hypothetischen biologischen Entwicklung zu erörtern suchen, denn die Morphologie liefert uns allein nichtwegzudisputierende, unzweideutige Tatsachen. Erst wenn das geschehen, können wir auf unsern Resultaten biologische Entwicklungshypothesen aufbauen.

Wenn ich trotz alledem den Versuch, *rufa* von *sanguinea* abzuleiten nicht unternehmen will, so geschieht das in Hinsicht auf die relativ große Lücke, welche die Rückbildung der Mandibelzähne der Männchen dann aufweisen würde. Der Sprung von dem normal gezähnten zu dem normal ungezähnten Kaurande ist mir zu groß, als das mir das wahrscheinlich erschiene. Es fehlt in die Lücke hinein unbedingt eine vermittelnde Form, die in bezug auf den Kaurand etwa *fusca fusca* gleich, aber robuster und biologisch anders geartet ist.

Auch der Wegfall der Ausrandung des Clypeus würde Schwierigkeiten machen. Bei den Männchen von *sanguinea* ist sie zwar schon jetzt manchmal sehr seicht, aber das mag mehr durch ihre Funktionslosigkeit in diesem Geschlecht erklärt werden, als durch ein Bestreben, sich dem geschlossenen Kopfschilde von *rufa* anzunähern. Wie weit die amerikanische *sanguinea subintegra* als ein den Übergang zu *rufa* vermittelndes Glied anzusehen ist, kann ich nicht beurteilen, da ich sie nicht kenne. Endlich würde, da ein ausgerandeter Clypeus immer wieder auf einen nicht ausgerandeten zurückgeführt werden muß, für die *rufa* bei einer Ableitung von *sanguinea* dasselbe herauskommen, was wir bezüglich des Kaurandes der *sanguinea*-Männchen feststellten, wenn die Verhältnisse umgekehrt lägen. Darum ist es entschieden besser, von einer Zurückführung der *rufa* auf *sanguinea* abzusehen.

Wir kommen nun zu einem morphologischen Vergleiche von *sanguinea* und *fusca*. *Fusca* ist nach Mayr, Wheeler und Wasmann ein Dauertypus, dessen Alter sogar durch eine große Anzahl Bernstein-

[7] Viehmeyer, a. a. O. S. 575 ff.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

funde (*F. flori* Mayr) verbürgt sein soll. Auch auf Grund unsrer phylogenetischen Betrachtungen kommen wir zu demselben Schlusse; die häufigen Zahnrudimente der männlichen Mandibeln und der wenig ausgebildete Polymorphismus ihrer Arbeiter stempeln sie auch für uns zu einer sehr alten Form. Wir können sie aber nicht als die älteste der Gattung ansehen, denn *sanguinea* muß, wie der vollkommenere Zahnrand der Männchen nahelegt, älter sein.

Daß wir aus dem Bernstein keine dulotische oder parasitische *Formica*-Art kennen, beweist nichts für das Gegenteil, sondern höchstens, daß diese Arten in der Bernsteinregion nicht vorkamen, wie auch heute die Fundorte von *sanguinea* und *fusca* sich nicht absolut decken. Wir dürfen nicht vergessen, daß die paläontologischen Quellen, aus denen unsre Kenntnisse von tertiären Ameisen fließen, örtlich so begrenzt sind, daß Schlüsse auf das Fehlen von Arten in jenem Zeitalter nur innerhalb der betreffenden Gegenden Gültigkeit haben können.

Auch die von Wasmann angeführten morphologischen Merkmale der *fusca*-Gruppe (schlanker Körperbau, relativ schmaler Kopf, wenig differenzierte Fühlergeißel, deren Endglieder weniger schlank sind als die vorhergehenden) können für die Auffassung der *fusca* als primitivste Gruppe der Gattung nicht ausschlaggebend sein. Einmal sind diese Merkmale zu sehr biologisch beeinflußt und lassen wohl auf eine stattgefundene Differenzierung schließen, sagen aber gar nichts über das Alter aus; andernteils dürfte es sehr unsicher sein, ob ein schlanker oder robuster Körperbau, ein schmaler oder breiter Kopf usw. als der Urtypus für *Formica* anzusehen ist.

Einen Punkt müssen wir aber noch aufklären. Wenn wir *sanguinea* als die älteste Form der Gattung hinstellen, könnte verwunderlich erscheinen, daß die Differenzierung ihres Arbeiterstandes der jüngeren *fusca* gegenüber weiter vorgeschritten ist. Wollten wir uns lediglich auf den Polymorphismus stützen, so würden wir *fusca* für der Urform näherstehend erklären müssen, während wir anderseits auf Grund der Mandibeln der Männchen zu dem umgekehrten Schlusse kommen. Der scheinbare Widerspruch erklärt sich aus der Entstehung des Arbeiterpolymorphismus. Weiter oben haben wir ihn als eine Fortsetzung des Prinzipes der Arbeitsteilung erklärt. Wir machten auch schon darauf aufmerksam, daß er biologisch bedingt wird durch die psychische Arbeitsteilung. Naturgemäß ist eine zweckmäßige Verteilung der verschiedenen kolonialen Arbeiten für eine große, volkreiche Kolonie viel notwendiger als für eine kleinere, und darum scheint mir der Polymorphismus der Arbeiter in einer gewissen Parallele zu dem Volksreichtum einer Kolonie zu stehen. Die Kolonien der *fusca* sind durchschnittlich stets kleiner als die der Raubameisen, es ist also begreiflich, daß die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

Differenzierung ihrer Arbeiter weniger fortgeschritten sein kann als die einer älteren Form, wenn diese durch stärkere Fruchtbarkeit ausgezeichnet ist.

Der Verlust des Kaurandes bei den Männchen ist überdies dem Arbeiterpolymorphismus gegenüber das ausschlaggebende Merkmal, weil die Bildung der Arbeiterkaste ihrer weiteren Differenzierung in Arbeiter und Soldaten vorausgeht, also älter ist und wir schon für die Urform von *Formica* die vollkommene Ausbildung der 3 Hauptkasten voraussetzen müssen. Es steht also der Ansicht, *sanguinea* auf Grund ihrer Morphologie für die älteste Form der Gattung zu erklären, nichts mehr entgegen.

Können wir nun etwa *fusca* von *sanguinea* ableiten? Nein, denn biologisch wäre das nicht gut denkbar. Wir können eine selbständige Art nicht auf eine mehr oder weniger parasitische zurückführen. So wenig es also ratsam erscheint, *rufa* auf *sanguinea* zurückzuführen, ebensowenig können wir für *fusca* zu diesem Resultate kommen. (Die Beziehungen von *fusca* und *rufa* werden später noch erörtert.)

Offenbar haben wir in den 3 Formengruppen drei getrennte Entwicklungsreihen vor uns, die — hierfür spricht die große Ähnlichkeit der Arten, namentlich der Männchen, untereinander — ein und derselben Urform entsprossen sind. Diese erste *Formica* glich morphologisch wahrscheinlich einer ihrer biologischen Anpassungen entkleideten *sanguinea*. Ihre Farbe war jedenfalls schwarz oder schwarzbraun, ihr Körper vielleicht etwas weniger kräftig, der Clypeus noch ganzrandig, und die Mandibeln beider Geschlechter hatten noch einen vollgezähnten Kaurand. Die Weibchen waren relativ größer als jetzt, die Differenzierung des Arbeiterstandes hatte noch nicht begonnen, und die Ernährung der Art war rein karnivor. Die Spaltung dieser Urform in drei morphologisch voneinander getrennte Arten (*sanguinea*, *fusca*, *rufa*), basiert auf der Differenzierung der Lebensweise, vor allem des Nahrungserwerbes, die wahrscheinlich durch klimatische Verschiebungen bedingt war[8].

Der Zweig, der die Richtung auf unsre heutige *sanguinea* einschlug, behielt seine karnivore Ernährung bei und spezialisierte sie nur insofern, als er dazu überging, sein Nahrungsbedürfnis vorzugsweise durch Puppenraub zu decken. Im Gefolge der Entwicklung zum Räuber traten dann die der Art eigentümlichen Anpassungen und selectiven Steigerungen auf. Der Übergang vom Räuber zum Sklavenzüchter brachte zugleich die Anfänge des sozialen Parasitismus mit sich. Beide, Sklaverei und Parasitismus, sind in fortschreitender Entwicklung

[8] Vgl. Wasmann a. a. O. S. 599.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

begriffen und streben anscheinend Verhältnissen zu, wie wir sie bei *Polyergus* wiederfinden.

Der *rufa*-Zweig schlug eine andre Entwicklung ein, indem er sich der Blattlauszucht ergab, ohne aber dabei die ursprüngliche Insektennahrung ganz zu verlassen. Typus, d. h. die älteste Form der Gruppe, scheint mir nicht *rufa rufa*, sondern *rufa pratensis* zu sein, nicht allein um der sehr dunklen Farbe der var. *nigricans* Emery willen, die wahrscheinlich weiter verbreitet ist, sondern auch auf Grund der deutlichsten Zahnrudimente ihrer Männchen. Der soziale Parasitismus dieser Gruppe hat sich wahrscheinlich im Gefolge der Vergrößerung ihrer Kolonien und der Anlage von Zweignestern gebildet (Wasmann). Welche Momente aber dieses Anwachsen der Koloniebevölkerung verursacht haben mag, erscheint mir noch nicht ganz aufgeklärt.

Wasmann, der *rufa* von *fusca* ableitet, meint, daß schon diese Ameisen die Gewohnheit hätten, befruchtete junge Weibchen als Nebenköniginnen im Neste zurückzuhalten und daß der Reichtum an Nachkommenschaft bei *rufa* und *sanguinea* im wesentlichen auf dem Vorhandensein von mehreren (bei *rufa* sehr vieler) Königinnen zurückzuführen sei. Gewiß ist das eine theoretisch sehr richtige Annahme, aber verschiedentliche Beobachtungen lehren mich, daß dieser Grund nicht zutreffend, wenigstens nicht allein und auch nicht in erster Linie maßgebend sein kann. Die Nester der *fusca*-Gruppe enthalten sehr oft mehrere entflügelte Weibchen, ich zählte bei *rufibarbis* bis 15; trotz alledem sind die Kolonien immer relativ klein. *Rufa truncicola* hat gewöhnlich nur eine, *sanguinea* eine oder einige Königinnen, und durchschnittlich besitzen beide Arten viel volkreichere Kolonien als die *fusca*. Das könnte sich daraus erklären, daß ein großer Teil der in den Nestern der *fusca*-Gruppe sich findenden Weibchen keine echten Königinnen, sondern unbefruchtete, jungfräuliche Weibchen sind, die aus irgendwelchen Gründen den Hochzeitsflug verpaßt haben (schlechtes Wetter) und im Neste entflügelt wurden. Jedenfalls trifft die Erklärung für viele dieser Fälle auch zu, sie wird aber nicht bloß auf *fusca*, sondern auch auf *rufa* und *sanguinea* anwendbar sein. Wie man bei *fusca fusca* leicht beobachten kann, kommen aber tatsächlich gar nicht so selten mehrere eierlegende Königinnen vor, und auch in diesen Kolonien ist die Nachkommenschaft keine entsprechende. Man könnte zur Erklärung auf die Ausraubung der Kolonien durch dulotische Ameisen (*F. sanguinea*, *Polyergus*) hinweisen, von denen namentlich letztere allerdings beträchtliche Puppenmengen verbraucht. Dann müßte sich wenigstens in den von Raubameisen freien Gebieten die *fusca*-Gruppe durch größere Kolonien auszeichnen. Das ist aber auch nicht der Fall. Ich glaube darum, daß wir die größere Koloniebevölkerung der *rufa* und *sanguinea*

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

nicht bloß auf den Besitz von mehreren Königinnen zurückführen können, sondern vor allen Dingen diesen Arten eine Fruchtbarkeit zuschreiben müssen, die die von *fusca* weit übertrifft und die wahrscheinlich der reicheren Fleischnahrung parallel läuft.

Aus diesem Grunde halte ich die biologische Verknüpfung von *rufa* mit *fusca* für nicht so zwingend, wenn auch morphologisch nicht viel einzuwenden ist. Nur aus dem Verhältnis der *fusca* zu *sanguinea* erwachsen einer solchen Ableitung Schwierigkeiten. Dort hatten wir Körpergestalt, Kopf- und Fühlerbildung als sekundäre Anpassungen erklärt, die zur Differenzierung von der Urform geführt haben sollen. Diese Folgerung hängt mit der Auffassung der *sanguinea* als älteste Form unbedingt zusammen und kann nicht preisgegeben werden. Um nun nicht wieder auf dem bekannten Umwege zum *rufa*-Stadium zu gelangen, ist es geratener, diese Gruppe direkt aus der Urform und nicht erst durch eine Vermittlung *fuscas* abzuleiten.

Was nun die Abzweigung des *fusca*-Stammes von der Urform betrifft, so basiert sie auf der noch größeren, fast ausschließlichen Bevorzugung des Blattlaushonigs. Morphologisch und biologisch hat sich *fusca* nicht allzusehr verändert. Ihr furchtsamer Charakter entspricht ihrer Ernährung und hat in Gemeinschaft mit den Verfolgungen durch die dulotischen Arten veranlaßt, daß die Gruppe meist versteckte und rein unterirdische Nestanlagen bevorzugt. Die schmale Körpergestalt mag eine Erwerbung sein, die die Art dem Bestreben, sich zu verbergen verdankt. Welche Rolle die paläontologische *F. flori* in diesem Entwicklungsgange spielt, ist nicht mit Sicherheit zu sagen; vielleicht ist sie mit *fusca* identisch oder ein früheres Stadium derselben.

Zusammenfassung: Wir haben versucht, zwei verschiedene Fragen zu beantworten:

1) Was sagt uns die Morphologie über die phylogenetischen Beziehungen von *F. rufa* und *sanguinea*?
2) Wie gestaltet sich die mutmaßliche Phylogenie der 3 Artengruppen: *sanguinea*, *fusca* und *rufa*?

Bevor wir eine Beantwortung der beiden Fragen unternahmen, stellten wir fest, daß sich zu phylogenetischen Untersuchungen besonders solche morphologische Merkmale eignen, die möglichst wenig biologisch beeinflußt sind. Als ganz hervorragend brauchbar erwies sich die Rückbildung des Kaurandes an den Mandibeln der Männchen. Die morphologische Differenzierung der Arbeiterkaste war bei weitem nicht so tauglich; sie konnte nur für Arten mit annähernd gleicher Fruchtbarkeit bzw. Koloniebevölkerung verwendet werden und war dem gezähnten Mandibelrande der Männchen gegenüber als ein sekundäres Merkmal untergeordnet.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

Unsre Untersuchung ergab für die erste Frage, daß *F. rufa* und *sanguinea* trotz mannigfacher morphologischer und biologischer Ähnlichkeiten nicht phylogenetisch zusammenhängen. Die Ähnlichkeiten sind als sekundäre Anpassungen an eine konvergierende Lebensweise aufzufassen. Die Entwicklung der biologischen Arteigentümlichkeiten von *sanguinea* hat also ursächlich nichts mit denjenigen der *rufa*-Gruppe zu tun. Auch die Morphologie bestätigt demnach das schon früher aus der Biologie gewonnene Resultat: Die Sklaverei und der soziale Parasitismus von *F. sanguinea* sind als selbständige Bildungen innerhalb der Art anzusehen, die im Anschluß an die karnivore Ernährung erfolgten. Das war das Hauptergebnis.

Naturgemäß konnte die Beantwortung der zweiten Frage nicht mit der gleichen Sicherheit erfolgen. Immerhin versuchten wir wahrscheinlich zu machen, daß wir in der *sanguinea*-, *fusca*- und *rufa*-Gruppe getrennte Entwicklungen vor uns haben, die phylogenetisch nicht aufeinander zu beziehen sind, die aber aller Wahrscheinlichkeit nach ein und dieselbe Wurzel haben.

Nachtrag.

Kürzlich hat Emery (D. E. Nationalbibl. 1911, Nr. 1) ebenfalls die gezähnten Mandibeln der Männchen von *F. sanguinea* zum Beweise dafür verwendet, daß der Stammbaum Wasmanns (*fusca* — *rufa* — *sanguinea*) nicht richtig ist. Ich halte das Ergebnis Emerys: »*sanguinea* und die Acervicolen sind ebenso alt wie *fusca*« für das mindeste, worauf man zu schließen berechtigt ist. Emerys *prosanguinea* dürfte sich mit meiner hypothetischen Urform von *Formica* decken. Die Tatsache, daß hier vollkommen unabhängig voneinander (mein Manuskript war Weihnachten 1910 abgeschlossen) von zwei verschiedenen Seiten die gleichen Einwände gegen Wasmanns Ansicht erhoben werden, scheint mir bezeichnend genug. Nicht so ganz einverstanden wie mit den morphologischen Folgerungen Emerys bin ich mit den biologischen. Ich kann allerdings bestätigen, daß es im künstlichen Neste äußerst schwer hält, die Nachkommenschaft parasitischer Königinnen durch kleine Mengen von Hilfsameisen erziehen zu lassen. Für *F. sanguinea* habe ich auch bereits (Biol. Centralbl. 1910, S. 579) darauf hingewiesen, daß diese Ameisen jedenfalls viel mehr, als man bisher vermutete, von ihren Sklaven abhängen. Endlich habe ich auch das Eindringen der Raubameisenweibchen in Kolonien ihrer Hilfsameisen und die Tötung der angestammten Königinnen mit darauffolgender Adoption der Eindringlinge als das Endziel hingestellt, dem die Koloniegründung bei *F. sanguinea* zustrebt (Koloniegründung durch Adoption S. 578).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/;download www.zobodat.at

Trotz alledem halte ich die Gründung einer Kolonie durch Allianz oder auch durch Puppenraub nicht für absolut unmöglich. Ich betrachte diese beiden Formen der Koloniegründung als noch gangbare Entwicklungsstufen und hoffe, daß es uns demnächst durch Experimente **in der freien Natur** gelingen wird, auch in dieser Frage Klarheit zu schaffen.

5. Albia stationis Thon, eine seltene Hydracarine.

Von K. Viets, Bremen.

(Mit 1 Figur.)

eingeg. 25. Februar 1911.

Albia K. Thon[1], 1899 als neues Genus mit der einzig bekannten Art *A. stationis* Thon aufgestellt, war bislang nur im weiblichen Geschlecht bekannt. Thons Type sowohl, als auch das von Nordenskiöld 1905[1] aus dem Sudan erwähnte, von der Type etwas abweichende Exemplar waren Weibchen. Die Kenntnis des im nachstehenden beschriebenen, 1910 von mir gefundenen Männchens läßt eine Ergänzung der Thonschen Gattungsdiagnose in einigen Punkten als notwendig erscheinen.

Gen. *Albia* K. Thon 1899.

Körper niedergedrückt, mit chitinisiertem, durch eine Furche in Rücken- und Bauchplatte geteiltem Panzer. Rüssel des Maxillarorgans fehlend. Palpen ohne Höckerbildung; 4. Glied nahe dem Beugeseitenrande mit zwei langen, feinen Haaren; 5. Glied nicht scherenförmig endigend, distal mit kurzem Nagel. Sämtliche Epimeren miteinander verwachsen, Nähte zwischen den 1. und 2. Platten und die gemeinschaftliche Mediannaht zwischen den 2., 3. und 4. Platten nur angedeutet. Genitalgebiet infolge des ausgedehnten Epimeralpanzers weit

[1] 1899. K. Thon, Ein neues Hydrachnidengenus aus Böhmen, nebst einigen Bemerkungen über böhmische Hydryphantes-Formen. Zool. Anz. Bd. XXII. Nr. 581. S. 101—102. — 1899. K. Thon, Příspěvky ku poznání českých vodulí (Hydrachnidae) I. Nový rod vodulí Čech (*Albia* n. g.) Rozpr České Akad. Ser. 2. Vol. 8. No. 34. p. 1. T. I. fig. 1—5. (Nach Piersig.) — 1899. K. Thon, Über ein neues Hydrachniden-Genus aus Böhmen. Bulletin international de l'Académie des Sciences de Bohême. Vol. VI. p. 15—18. tab. I. — 1900. R. Piersig, Deutschlands Hydrachniden. Zoologica. Heft 22. S. 489—490. Taf. 45. Fig. 183a—d. — 1901. K. Thon, Hydrachnidae (Wassermilben) der Umgebung von Podiebrad. In: Frič u. Vávra. Untersuchungen über die Fauna der Gewässer Böhmens. Archiv der Naturwiss. Landesdurchforschung v. Böhmen. Bd. XI. Nr. 3. S. 144. Fig. 103. — 1901. R. Piersig u. H. Lohmann. Hydrachnidae u. Halacaridae. Tierreich. 13. Lief. S. 144. Fig. 31. — 1905. E. Nordenskiöld, Hydrachniden aus dem Sudan. Results of the Swedish Zoological Expedition to Egypt and the White Nile. 1901. No. 20. A. p. 10. — 1910. Eug. v. Daday, Untersuchungen über die Süßwassermicrofauna Deutsch-Ostafrikas. Zoologica. Heft 59. S. 256.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zoologischer Anzeiger

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: 37

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

Artikel/Article: Morphologie und Phylogenie von Formica sanguinea. 427-441