

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

(15. Nov. 1909)

Dr. K. Goebel und Dr. R. Hertwig

Professor der Botanik

Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.

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. Rosenthal, Erlangen, Physiolog. Institut einsenden zu wollen.

Bd. XXIX.

15. November 1909.

Nr. 22.

Inhalt: Wasmann, Über den Ursprung des sozialen Parasitismus der Sklaverei und der Myrmekophilie bei den Ameisen (Schluss). — Siedlecki, Zur Kenntnis des javanischen Flugfrosches. — Hegl, Illustrierte Flora von Mitteleuropa.

Über den Ursprung des sozialen Parasitismus, der Sklaverei und der Myrmekophilie bei den Ameisen.

Von E. Wasmann S. J. (Luxemburg).

(170. Beitrag zur Kenntnis der Myrmekophilen.)

(Schluss.)

Am 28. Mai derselbe Stand, aber die *rufa*-Königin wurde jetzt von den *fusca*-Arbeiterinnen nicht mehr angegriffen. Sie saß jedoch noch nicht bei den Eierklumpen und der Mehrzahl der Arbeiterinnen, wo nur die *fusca*-Königin sich aufhielt. Letztere verharrete stets in ihrer regungslosen, zusammengekauerten Haltung, als ob sie vor der *rufa*-Königin sich verbergen wollte. Am 29. Mai morgens saß die *rufa*-Königin bereits bei den Eierklumpen und den Arbeiterinnen, über der *fusca*-Königin, welche sich förmlich zusammengerollt hatte. Ich hielt letztere wegen ihrer Regungslosigkeit für tot; als ich sie jedoch mit einem Strohalm berührte, erhob sie sich sofort und lief weiter, kehrte aber bald an ihren früheren Platz und in ihre frühere Stellung zurück. Am 31. Mai derselbe Stand; beide Königinnen lebten noch. Die *fusca*-Königin lag regungslos zusammengekauert neben den Eierklumpen, die *rufa*-Königin saß in gewöhnlicher Stellung über oder neben ihr und wurde — ebenso wie die *fusca*-Königin — von den Arbeiterinnen häufig beleckt; sie war offenbar ganz aufgenommen. Mit ihren Fühlern betastete sie häufig die *fusca*-Königin und machte sich mit ihren Kiefern an ihr zu

schaffen, ohne dass mir die Bedeutung dieses Benehmens klar wurde. Am 1. Juni noch derselbe Stand. Am Morgen des 2. Juni lag jedoch die *fusca*-Königin geköpft an ihrem bisherigen Platze, noch immer von Arbeiterinnen umgeben und beleckt, während andere die daneben sitzende *rufa*-Königin beleckten. Die *fusca*-Königin war an Fühlern und Beinen unversehrt und zeigte auch keine Erschlaffung der Muskeln derselben, wie es bei Weibchen der Fall ist, die von den Arbeiterinnen umhergezerrt und misshandelt worden sind; nur die Halsmuskeln waren ihr glatt durchschnitten! Dazu waren aber die Kiefer der *fusca*-Arbeiterinnen überhaupt nicht fähig, sondern nur die kräftigen Kiefer der *rufa*-Königin.

Also verfährt auch die *rufa*-Königin nach ihrer Adoption in einem *fusca*-Nest, das noch eine eigene Königin enthält, ganz ähnlich wie die *Polyergus*-Königin: sie tötet die Königin der Hilfsameisenart, aber ohne einen Kampf, indem letztere sich widerstandslos von ihr umbringen lässt!

Da *truncicola* mit *rufa* sehr nahe verwandt ist, und ihre Weibchen nur wenig kleiner und schwächer als jene von *rufa* sind, so halte ich es nach diesen Beobachtungen keineswegs für unwahrscheinlich, dass die *truncicola*-Königin ebenfalls die *fusca*-Königin nach ihrer Aufnahme in die Kolonie tötet, obwohl sie viel weniger kampflustig ist als die *rufa*-Königin. Hoffentlich werden weitere Versuche hierüber noch direkten Aufschluss geben. Ferner bin ich jetzt auch geneigt, die scheinbar friedliche Beseitigung einer *rufibarbis*-Königin durch eine *pratensis*-Königin (W. B. 1908, S. 362) und einer *rufa*-Königin durch eine *pratensis*-Königin (ebendort S. 365) in analoger Weise zu erklären wie die obige Beseitigung der *fusca*-Königin durch die *rufa*-Königin. Auch in jenen beiden Fällen hielt sich die eine der beiden Königinnen förmlich zusammengekauert, während die andere mit lebhaften Fühlerbewegungen vor ihr stand und sich mit ihren Mundteilen am Kopfe der anderen zu schaffen machte. Am Ende handelte es sich auch hier um Dekapitationsversuche, die zwar nicht zur Abtrennung des Kopfes, aber doch zum Tode der so behandelten Königin führten.

Man könnte vielleicht in dem oben geschilderten Verhalten der Königinnen von *Polyergus* und *P. rufa* eine Bestätigung der Emery'schen Theorie zu sehen glauben, wonach der „primitive Einmieterzustand“, aus welchem sowohl die Dulosis als der soziale Parasitismus hervorgingen, ein Typus von Raubweibchen gewesen sein soll, welche in Nester einer fremden Art eindringen, die Arbeiterinnen und die Königin vertrieben oder töteten und der Puppen sich bemächtigten. Aber ich glaube, dass dieser Schluss unberechtigt wäre. Denn die genannten fremden Königinnen, welche jene der Hilfsameisenart umbringen, sind ja tatsächlich keine

Raubweibchen, sondern Adoptionsweibchen, deren Koloniegründung durch friedliche Aufnahme von seiten der alten Arbeiterinnen der Hilfsameisenart erfolgt. Die Tötung einer Ameisenkönigin durch eine andere in einer wenig volkreichen Kolonie, deren Arbeitskräfte für die Unterhaltung mehrerer Königinnen und ihrer Brut vielfach nicht genügen würden, hat mit dem Ursprung der Sklaverei und des sozialen Parasitismus bei den Ameisen an sich gar nichts zu tun. Auch bei *Lasius niger* haben v. Buttel-Reepen⁶⁰⁾ und Al. Mrázek⁶¹⁾ beobachtet, dass von den zwei Königinnen, welche miteinander eine Kolonie gegründet hatten, später die eine von der anderen getötet wurde. Und doch ist *L. niger* eine Ameise mit vollkommen selbständiger Koloniegründung durch einzelne Weibchen. Bei ihr gelingt es fast allen befruchteten Weibchen (die nicht vorher von Feinden erbeutet werden), nach dem Paarungsflug neue Kolonien zu gründen, indem die Eiablage sehr rasch erfolgt (W. B. 1908, S. 332—333). Dass die Koloniegründung von *L. niger* — ebenso wie die gleichfalls selbständige Koloniegründung von *F. fusca* — einen sehr alten und ursprünglichen Typus darstellt, geht auch daraus hervor, dass diese Art gleich *F. fusca* paläontologisch ein sehr alter Dauertypus ist. Wie letztere als *Formica Flori*, so ist erstere als *Lasius Schiefferdeckeri* im unteren Oligocän des baltischen Bernsteins zahlreich vertreten⁶²⁾. Für Emery's Theorie der primitiven Raubweibchen finden wir also auch hier keine Anhaltspunkte.

6. Vergleich zwischen den dulotischen, parasitischen und myrmekophilen Ameisen.

a) Viehmeyer hat 1908⁶³⁾ als „parasitische Ameisen“ alle jene bezeichnet, „die entweder vorübergehend oder beständig in gemischten Kolonien leben“. Hiernach würden auch die dulotischen Ameisen unter den Begriff der parasitischen fallen. Ich halte es jedoch für zweckmäßiger, die bisherige Trennung jener beiden Begriffe beizubehalten, wie auch Emery und Wheeler es tun. Die dulotischen Ameisen unterscheiden sich dadurch von den parasitischen, dass sie wenigstens einen Teil ihrer Hilfsameisen durch Sklavenraub erhalten, was bei den parasitischen Ameisen nicht der Fall ist. Ob die Gründung ihrer Kolonien durch Puppenraub

60) Soziologisches und Biologisches vom Ameisen- und Bienenstaat. Wie entsteht eine Ameisenkolonie? (Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiologie II, 1905, Heft 1), S. 11. Vgl. auch den Nachtrag.

61) Gründung neuer Kolonien bei *Lasius niger* (Ztschr. f. wiss. Insektenbiol. II, 1906, Heft 3—4, S. 109—111).

62) Mayr (Ameisen d. balt. Bernsteins, S. 22) erwähnt 174 Individuen. Siehe auch Wheeler, Comparative Ethology of the Europ. and Northamerican ants p. 418.

63) Zur Koloniegründung der parasitischen Ameisen (Biol. Centralbl. XXVIII, Nr. 1), S. 20.

(pupillary parasitism Wheeler's und Santschi's) oder durch Adoption bei alten Arbeiterinnen der Hilfsameisenart (tutelary parasitism Wheeler's und Santschi's) stattfindet, ist für die Unterscheidung der dulotischen von den parasitischen Ameisen nicht ausschlaggebend; denn während die Weibchen von *Formica sanguinea* wenigstens meistens, und jene von *Harpagoxenus* stets ihre neuen Kolonien auf dem Raubwege gründen, verfahren die Weibchen von *Polyergus*, dessen Arbeiterinnen auf dem Höhepunkt der Dulosis stehen, doch auf dem Adoptionswege. Die Sitte der Arbeiterinnen, ihren Bedarf an Hilfsameisen durch geraubte Puppen zu ergänzen, ist es also, was die dulotischen Ameisen von den parasitischen wirklich unterscheidet. Das Wesen der Dulosis liegt jedoch, wie bereits früher (S. 602) betont wurde, nicht im Raube fremder Puppen, sondern in der Erziehung derselben zu Hilfsameisen; und diese Erziehung beruht ursächlich auf der Koloniegründung mit Hilfe einer bestimmten fremden Ameisenart (oben S. 599 ff.).

Obwohl somit die dulotischen Ameisen von den parasitischen unterschieden sind, so bestehen doch mannigfache Berührungspunkte zwischen beiden durch Übergangsstufen, welche sie untereinander verbinden. Diese Übergangsstufen finden sich einerseits zwischen dem temporären sozialen Parasitismus und den Anfangsstadien der Dulosis, andererseits zwischen der Überentwicklung der Dulosis und dem permanenten sozialen Parasitismus. Da bei der Gattung *Formica* der temporäre Parasitismus und die Sklavenzucht von einem fakultativen Adoptionsstadium der Weibchen ausgehend sich nach verschiedenen Richtungen divergierend abzweigen (siehe oben im 2. Teile, a), sind diese Übergänge auf den niederen Stufen der Dulosis leicht verständlich. So wissen wir z. B. von *Formica dakotensis Wasmanni* heute noch nicht sicher, ob sie dulotisch ist oder parasitisch. Ferner entspricht das Benehmen der Arbeiterinnen von *F. truncicola* und *exsecta* gegenüber den Arbeiterpuppen fremder Arten, wenn man ihnen dieselben in künstlichen Beobachtungsnestern gibt, fast ganz demjenigen der dulotischen *F. sanguinea*, obwohl sie in freier Natur keine Sklavhalter sind. Ebenso ist auch das Verhalten der *rufa*-Weibchen, welche eine sonderbare Mischung von parasitischen und dulotischen Neigungen zeigen, indem sie einerseits zwar friedliche Aufnahme bei alten *fusca*-Arbeiterinnen suchen, andererseits aber gelegentlich die Arbeiterpuppen im *fusca*-Neste sich aneignen und pflegen, gleichsam ein Übergang zwischen der parasitischen und der dulotischen Koloniegründung bei *Formica*. Ferner sind die Weibchen des extrem dulotischen *Polyergus rufescens* zur parasitischen Koloniegründung zurückgekehrt, welche dem *sanguinea*-ähnlichen Vorfahrenstadium einst vorausging. Schließlich bietet sich uns in der Gattung

Strongylognathus ein auffallendes Beispiel dafür, wie aus der Überentwicklung der Dulosis ein permanenter sozialer Parasitismus hervorgehen kann (siehe oben im 4. Teile, b).

Dulosis und sozialer Parasitismus bei den Ameisen zeigen somit einen bedeutungsvollen Zusammenhang. Beide beruhen sowohl ontogenetisch wie phylogenetisch auf der abhängigen Koloniegründung ihrer Weibchen mit Hilfe einer fremden Ameisenart. Der temporäre soziale Parasitismus lässt sich ferner (wenigstens bei *Formica*) auf einen gemeinsamen Ausgangspunkt mit den Anfängen der Dulosis zurückführen; andererseits lässt sich auch der permanente soziale Parasitismus wenigstens in einigen Fällen (bei *Strong. testaceus*) als das Endstadium eines ehemaligen dulotischen Prozesses nachweisen. Aber der extreme Parasitismus anderer Arten kann auch auf anderem als auf dulotischem Wege entstanden sein, nämlich direkt aus dem temporären Parasitismus oder direkt aus einem ehemaligen „Gastverhältnis“. Den ersteren dieser beiden letztgenannten Wege hat Emery in seiner Arbeit (1908, S. 359ff.) näher beleuchtet; dem letzteren müssen wir hier noch kurz unsere Aufmerksamkeit zuwenden.

b) Da erhebt sich vor allem die Frage: wodurch unterscheiden sich denn die „parasitischen“ von den „myrmekophilen“ Ameisen? Woran können wir erkennen, ob die betreffende Art eine „Schmarotzeraameise“ oder eine „Gastameise“ ist? Diese Frage ist nicht so einfach zu beantworten, wie es auf den ersten Blick scheinen könnte.

Ich habe 1902⁶⁴⁾ die Symbiose (im weiteren Sinne), welche zwischen Ameisen (bezw. Termiten) und anderen Arthropoden besteht, eingeteilt in eine individuelle und eine soziale Symbiose⁶⁵⁾. Erstere umfasst die symbiotischen Beziehungen zwischen Ameisen (bezw. Termiten) und einzellebenden Arthropoden, letztere die symbiotischen Beziehungen zwischen Ameisen (bezw. Termiten) und sozialen Arthropoden. Erstere, die individuelle Symbiose, bildet die Myrmekophilie (bezw. Termitophilie) im engeren Sinne, letztere, die soziale Symbiose, bildet die Myrmekophilie (bezw. Termitophilie) im weiteren Sinne. Aus dieser Einteilung, welche, wie damals gezeigt wurde, die einzige sein dürfte, die nicht auf unlösbare Widersprüche stößt, geht hervor, dass es „myrmekophile Ameisen“ im engeren Sinne überhaupt nicht geben kann, da ja alle Ameisen soziale Insekten sind. Unter die „myrmekophilen Ameisen“ im weiteren Sinne fallen aber auch die dulotischen und die parasitischen Ameisen. Wir stehen

64) Neues über die zusammengesetzten Nester etc., Sep. S. 70.

65) Auch Escherich, Die Termiten, 1909, S. 119ff. hat diese Einteilung angenommen.

also abermals vor der Frage: worauf lässt sich eine Scheidung derselben von den sogen. myrmekophilen Ameisen gründen?

Hier müssen wir zurückgreifen auf die schon von Forel⁶⁶⁾ 1874 aufgestellte und von mir⁶⁷⁾ 1891 näher ausgeführte Gruppierung der Symbiose zwischen Ameisen verschiedener Arten in zusammengesetzte Nester und gemischte Kolonien⁶⁸⁾. In den zusammengesetzten Nestern leben die fremden Ameisenarten nur benachbart, in den gemischten Kolonien verbinden sie sich zu einer Haushaltung, zu einer Kolonie. Nun hat namentlich Wheeler⁶⁹⁾ 1901 gezeigt, dass zwischen diesen beiden Kategorien sich Übergänge finden. So lebt z. B. die nordamerikanische Gastameise *Leptothorax Emersoni* in den Nestern von *Myrmica brevinodis* zwar insofern selbständig, als sie ein gesondertes Nest innerhalb der Grenzen des Wirtsnestes baut und auch ihre Brut gesondert erzieht; aber in ihrer Ernährungsweise ist sie von ihren Wirten abhängig, indem sie durch zudringliche Bettelei sich aus dem Munde derselben füttern lässt. Man könnte sie also in bezug auf ihre Ernährungsweise ebensogut als „Gast“ wie als „Parasiten“ ihrer Wirte bezeichnen. Ja sogar die in zusammengesetzten Nestern mit größeren Ameisen lebende kleine gelbe Diebsameise (*Solenopsis fugax*) müsste man nach ihrer Ernährungsweise „parasitisch“ nennen, weil sie durch enge Schleichpfade in die Nestkammern der Nachbarn eindringt und dort von den Larven und Puppen derselben zehrt. Wie sollen wir also die „myrmekophilen“ Ameisen von den „parasitischen“ scheiden?

Am geeignetsten dürfte wohl die Form der Koloniegründung sein. Jene Arten, deren Weibchen ihre Kolonien mit Hilfe von Arbeiterinnen oder Weibchen⁷⁰⁾ einer fremden Art gründen, wären als parasitisch oder, wenn sie überdies neue Hilfsameisen durch Puppenraub sich verschaffen, als dulotisch zu bezeichnen. Jene Arten dagegen, welche zwar in Symbiose mit anderen Ameisen leben, aber in bezug auf ihre Koloniegründung von der Mitwirkung der letzteren Art nicht abhängig sind, würden wir myrmekophile Ameisen nennen. Die parasitischen und dulotischen Ameisen wären also als Arten mit abhängiger Koloniegründung zu charakterisieren, die myrmekophilen Ameisen als Arten mit selbständiger Koloniegründung, die jedoch in der Nachbarschaft einer fremden Ameisenkolonie erfolgt, in oder nahe bei dem Neste einer

66) Fourmis de la Suisse.

67) Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien.

68) Der Begriff der gemischten Kolonien (fourmilères mixtes) stammt schon von P. Huber (1810) und v. Hagens (1867).

69) The compound and mixed nests of American Ants.

70) Dieser Zusatz scheint wegen der Koloniegründung von *Strong. testaceus* erforderlich.

„Wirtsart“. In ersterem Falle, bei der abhängigen Koloniegründung, wird stets eine temporär oder permanent „gemischte Kolonie“ resultieren, im letzteren Falle dagegen zunächst wenigstens nur ein „zusammengesetztes Nest“. Je nach der Beschaffenheit der beiden Komponenten, welche in einem zusammengesetzten Neste nebeneinander leben, kann aus ihrem nachbarlichen Verhältnis — sei es nun ein freundliches oder ein feindliches — schließlich eine gemischte Kolonie werden oder nicht. Keine gemischte Kolonie wird sich ergeben, wenn die beiden nebeneinander wohnenden Arten systematisch einander so ferne stehen, dass ihre Arbeiterinnen nicht in nähere gesellige Beziehungen zueinander treten können, namentlich aber, wenn die Erziehung der Brut der einen Art durch die Arbeiterinnen der anderen Art ausgeschlossen ist. Stehen jedoch die beiden beisammen wohnenden Arten einander systematisch nahe, so kann aus dem ursprünglichen zusammengesetzten Nest schließlich eine gemischte Kolonie werden, in welcher zunächst beide Arten, die myrmekophile sowohl wie die Wirtsart, durch sämtliche Formen (Arbeiterinnen, Männchen und Weibchen) vertreten sind. Diesem Verhältnisse nähert sich z. B. *Leptothorax Emersoni* als Gastameise von *Myrmica brevinodis*, wahrscheinlich auch *Leptothorax (Dichothorax) Pergandei* bei *Monomorium minutum*.

c) Aus diesen Erwägungen scheint mir hervorzugehen, dass der permanente soziale Parasitismus bei den Ameisen nicht bloß aus einem ehemaligen temporären Parasitismus oder aus einer ehemaligen Dulosis hervorgehen kann, sondern auch aus einem ehemaligen „Gastverhältnis“, welches mit zusammengesetzten Nestern beginnend zum Stadium der gemischten Kolonien fortschreitet. Wenn die Gastart einmal in bezug auf ihre Ernährungsweise so weit von der Wirtsart abhängig ist, dass sie aus dem Munde der letzteren sich füttern lässt, so ist kein großer Sprung mehr bis zur gemeinschaftlichen Erziehung der Brut. Wird aber einmal die Brut der Gastart ebenfalls durch die Arbeiterinnen der Wirtsart erzogen, so kann leicht der Fall eintreten, dass letztere die Brut der Gastart gegenüber ihrer eigenen Brut bevorzugen, indem sie mit besonderer Vorliebe die Geschlechtstiere der Gastart erziehen und dieselben gleichsam an die Stelle der eigenen Geschlechtstiere treten lassen. Diesen scheinbar paradoxen Vorgang sehen wir z. B. in den *Formica*-Kolonien, welche die Larven von Käfern aus der Gruppe der *Lomechusini* erziehen; bei *Formica sanguinea*, bei welcher die Erziehung der *Lomechusa*-Larven diejenige der eigenen Weibchenlarven schließlich vollständig vertritt und dadurch häufig zur Pseudogynenbildung führt⁷¹⁾, treffen wir diese vikariierende Aufzucht

71) Vgl. die ergatogynen Formen bei den Ameisen (Biol. Centralbl. 1895, Nr. 16 u. 17); Neue Bestätigungen der *Lomechusa*-Pseudogynentheorie (Verh. d.

fremder Geschlechtstiere an Stelle der eigenen im höchsten Grade. Eine ganz ähnliche Erscheinung sehen wir aber auch in den gemischten Kolonien von *Strong. testaceus* mit *Tetramorium caespitum*, in denen die Königinnen beider Arten vorhanden sind, aber trotzdem für gewöhnlich⁷²⁾ neben Arbeiterinnen beider Arten nur die Geschlechtstiere der ersteren Art aufgezogen werden! Wie auch Forel⁷³⁾ annimmt, bevorzugen die *Tetramorium* die Erziehung der Männchen und Weibchen von *Strongylognathus* gegenüber denjenigen der eigenen Art deshalb, weil erstere viel kleiner sind als letztere, und ihre Erziehung weit weniger Nahrungsaufwand erfordert als jene der sehr großen geflügelten Geschlechter von *Tetramorium*. Wir wissen nun allerdings aus anderen Gründen, dass der permanente soziale Parasitismus von *Strong. testaceus* aus einem ehemaligen Sklavereiverhältnis hervorgegangen ist, nicht aus einem ehemaligen Gastverhältnis. Aber für das Verschwinden der Geschlechtstiere der Wirtsart in diesen gemischten Kolonien würde doch dieselbe Erklärung gelten, auch wenn die Vorfahren von *Strong. testaceus* keine Sklavenräuber, sondern echte Gastameisen von *Tetramorium* gewesen wären. Ich halte es deshalb keineswegs für unwahrscheinlich, dass z. B. die bei *Monomorium*-Arten lebenden arbeiterlosen Schmarotzameisen der Gattungen *Epoecus* und *Wheeleriella* aus der parasitischen Degeneration eines ehemaligen Gastverhältnisses hervorgegangen sein können. Der schließliche Verlust der eigenen Arbeiterkaste würde in diesem Falle ebenso zu erklären sein, wie wenn der permanente soziale Parasitismus aus einem ehemaligen temporären Parasitismus oder aus einer ehemaligen Dulosis sich entwickelt hätte; denn auf allen diesen drei Entwicklungswegen wurde, sobald sie auf der Bahn der parasitischen Degeneration zusammengetroffen waren, die eigene Arbeiterkaste der parasitischen Art schließlich überflüssig.

Dass auch ein dulotisches Verhältnis aus ursprünglich nachbarlichen Beziehungen in zusammengesetzten Nestern entstehen kann, wurde oben (im 3. Teile dieser Arbeit) bei dem hypothetischen Entwicklungsgang von *Harpagoxenus (Tomognathus)* näher gezeigt. Ob der Sklavereinstinkt dieser Raubameise wirklich aus einem ehemaligen Diebsverhältnis zu *Leptothorax* hervorgegangen ist, lässt sich allerdings nicht so zuverlässig begründen, wie die Entwicklung des Sklavereinstinktes bei *Formica* aus einem Anfangs-

Deutsch. Zool. Gesellsch. 1902, S. 98—108); Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg, III. Teil, 1909, S. 51—72.

72) Nur äußerst selten trifft man vereinzelt Puppen von Geschlechtstieren der *Tetramorium* in diesen Kolonien (Die zusammengesetzten Nester, 1891, S. 111—112).

73) Sklaverei, Symbiose und Schmarotzertum bei Ameisen. Mitt. Schweiz. Entom. Gesellsch. Bd. XI, 1905, Heft 2, S. 85—89. Vgl. auch Wasmann, Die zusammengesetzten Nester, 1891, S. 113.

stadium des temporären Parasitismus; aber unter den bisherigen Erklärungen für den Ursprung der Dulosis von *Harpagoxenus* hat jene Erklärung wenigstens einstweilen die meiste Wahrscheinlichkeit für sich. Aus ehemaligen „myrmekophilen“ Ameisen können also sowohl parasitische als auch dulotische Arten werden.

Dies steht scheinbar in Widerspruch mit Emery's vortrefflicher Tabelle (S. 362), welche darauf hinweist, dass die dulotischen und die parasitischen Ameisen mit den Gattungen oder Arten ihrer heutigen Hilfsameisen nahe verwandt sind, und von ihnen wahrscheinlich abstammen, während die myrmekophilen Ameisen mit ihren Wirtsarten nicht näher verwandt sind, ja meist sogar zu anderen Unterfamilien des Ameisenstammes gehören als letztere. Wie ist dieser Gegensatz zu erklären?

Die heutigen myrmekophilen Ameisen sind „myrmekophil“ geblieben und nicht zu parasitischen oder dulotischen Arten geworden eben deshalb, weil ihre Weibchen sich bei der Koloniegründung in der Nachbarschaft von systematisch fernstehenden Arten niederließen. Diejenigen Ameisen dagegen, deren Weibchen sich zur Koloniegründung bei systematisch ihnen nahestehenden Arten niederließen, sind zu parasitischen oder zu dulotischen Ameisen geworden, und zwar auf doppeltem Wege, entweder direkt oder indirekt:

1. Direkt, indem die Weibchen in das fremde Nest eindringen und dort entweder von den alten Arbeiterinnen sich adoptieren ließen (parasitischer Weg), oder, von diesem adoptiven Anfangsstadium abweichend, später mit Gewalt der Arbeiterpuppen des Nestes sich bemächtigten und mit den aus ihnen erzogenen Hilfsameisen ihre neue Kolonie gründeten (dulotischer Weg).

2. Indirekt, indem sie anfangs mit ihrer Wirtsart in zusammengesetzten Nestern lebten, aus denen dann allmählich gemischte Kolonien sich herausbildeten, welche je nach der Beschaffenheit des vorausgegangenen freundlichen oder feindlichen Verhältnisses zwischen den Nachbarn entweder die parasitische oder die dulotische Entwicklungsrichtung einschlugen.

Den myrmekophilen Ameisen ist somit ein Moment gemeinsam mit den parasitischen und den dulotischen Arten: die Einmietung ihrer Weibchen bei einer fremden Ameisenart. Von diesem „primitiven Einmieterzustand“ aus führen die Entwicklungsbahnen der Myrmekophilie, des sozialen Parasitismus und der Dulosis nach verschiedenen Richtungen, die jedoch in ihrem Verlaufe wiederum mannigfache Konvergenzerscheinungen zeigen. So blieb z. B. ein Zweig der myrmekophilen Richtung bei dem Leben in zusammengesetzten Nestern stehen, während ein anderer Zweig zu gemischten Kolonien von parasitischer oder dulotischer Natur führte. So ging ferner die dulotische Richtung von

einem Anfangsstadium des temporären Parasitismus aus, um dann durch Überentwicklung der Dulosis zum extremen sozialen Parasitismus zu gelangen, während die parasitische Richtung teilweise direkt zu dem nämlichen Resultate führte.

Die gegenwärtigen biologischen Verschiedenheiten zwischen den myrmekophilen, den parasitischen und den dulotischen Ameisen sind als das Ergebnis einer stammesgeschichtlichen Entwicklung zu betrachten, welche sich verschieden gestaltete je nach dem speziellen Ausgangspunkt und dem speziellen Verlauf der einzelnen Entwicklungsreihen. Nehmen wir einige Beispiele aus der zu *Leptothorax* gehörigen Formengruppe: *Leptothorax Emersoni* ist zu einer echten Gastameise von *Myrmica brevinodis* geworden, *Dichothorax Pergandei* zu einer Gastameise von *Monomorium minimum*, *Symmyrmica Chamberlini* zu einer Gastameise von *Myrmica mutica*, alle drei in Nordamerika. *Formicoxenus nitidulus*⁷⁴⁾ in Europa ist nur ein indifferent geduldeter Einmieter in den Nestern von *F. rufa* und *pratensis* geblieben, während *Formicox. Ravouxi* zu einer echten Gast- oder Schmarotzerameise von *Leptothorax unifasciatus* geworden zu sein scheint. Andererseits hat sich vom *Leptothorax*-Stamme auch die Gattung *Harpagoxenus* abgezweigt, welche ihre ehemaligen Stammesgenossen schließlich zu ihren Sklaven machte, sowohl in Nordeuropa als in Nordamerika. Die Gattung *Myrmoxenus (Gordiagini)* endlich steht entweder in dulotischem oder in permanent-parasitischem Verhältnisse zu *Leptothorax (serviculus)* in Westsibirien. Es haben also von der Gattung *Leptothorax* aus verschiedene hypothetische Entwicklungsprozesse zur Entstehung von mannigfach verschiedenen myrmekophilen, parasitischen und dulotischen Ameisen geführt.

7. Entstehung neuer parasitischer Ameisen durch den Polymorphismus der Wirtsart.

a) Von besonderem phylogenetischen Interesse sind jene arbeiterlosen parasitischen Ameisen, welche mit ihren heutigen Hilfsameisen sehr nahe verwandt sind: *Sympheidole* und *Epipheidole*, die bei *Pheidole*-Arten Nordamerikas leben, mit *Pheidole*; *Epixenus Andrei*, der bei *Monomorium venustum* in Palästina lebt, mit *Monomorium*; *Myrmica myrmicoxena*, die bei *Myrmica lobicornis* in der Schweiz lebt, mit eben dieser *Myrmica*. (Siehe auch den Nachtrag über

⁷⁴⁾ Ich mache hier darauf aufmerksam, dass bei den myrmekophilen Gattungen *Formicoxenus* und *Symmyrmica* die Männchen flügellos und ergatomorph sind, während bei dem parasitischen *Epoecus* die Männchen zwar geflügelt, aber sehr weibchenähnlich (gynäkomorph) sind; *Anergates* endlich besitzt flügellose, sonderbar degenerierte puppenähnliche Männchen. Ergatomorphe Männchen kommen auch bei den nichtmyrmekophilen Gattungen *Ponera* und *Cardiocondyla* vor (vgl. Emery, Zur Kenntnis des Polymorphismus der Ameisen, Biol. Centralbl. 1906, S. 624—630).

Myrmica myrmecophila.) In den beiden letzten Fällen ist die systematische Verwandtschaft zwischen Parasit und Wirt so nahe, dass *Epixenus Andrei* ursprünglich als anormale Weibchenform von *Monomorium venustum* beschrieben wurde, und *Myrmica myrmicoxena* als anormale Weibchenform von *Myrmica lobicornis*. Hierzu kommt noch eine merkwürdige neue mutmaßliche Schmarotzerameise, welche von P. W. Deckelmeyer bei Barro in Portugal am 4. Juni 1908 in einer Kolonie von *Pheidole pallidula* Nyl. entdeckt und mir zugesandt wurde. Auf den ersten Blick gleicht sie einer Zwischenform von Soldat und Arbeiterin dieser Ameise; ich beschreibe sie als *Pheidole symbiotica*⁷⁵⁾. Es wurden nur einige

75) *Pheidole symbiotica* n. sp. (Fig. 1 u. 2 S. 694).

Arbeiterin oder ergatoides Weibchen. — 4 mm lang, gelbbraun, mit braunem Hinterkopf und Hinterleib, mit abstehenden gelben Haaren, die namentlich auf dem Hinterleib sehr lang und dicht sind, bekleidet. Vorderkopf längs gerunzelt, Hinterkopf und Clypeus glatt, ziemlich glänzend wie der übrige Körper.

Körperlänge derjenigen des Soldaten von *Pheidole pallidula* entsprechend, der Kopf jedoch viel kleiner, in Form und Größe in der Mitte stehend zwischen Soldat und Arbeiterin von *Ph. pallidula*, rundlich, Hinterkopf schwach ausgeuchtet, mit einer seichten Scheitelrinne, die in einer einzigen Ozele endigt. Seitenozellen fehlen. Augen größer als beim Soldaten von *Ph. pallidula*. Stirnfeld dreieckig, viel größer und seichter als bei *Ph. pallidula*, nicht grubchenartig vertieft. Die Ränder des Stirnfeldes sind scharf begrenzt durch die erhabenen inneren Kanten der Stirnlappen (bei *Ph. pallidula* fehlen diese scharfen Ränder des Stirnfeldes bei allen Kasten). Fühlerschaft den Hinterrand des Kopfes erreichend, Fühlergeißel relativ länger als beim Soldaten und beim Weibchen von *Ph. pallidula*, die dreigliedrige Keule länger als der Basalteil der Geißel. Kopfschild (Clypeus) flach gewölbt, in der Mitte schmal ausgerandet, ohne Längskiel (bei Soldat und Weibchen von *Ph. pallidula* mit scharfem, schmalen Mittelkiel, bei der Arbeiterin stärker gewölbt und vorne nicht ausgerandet). Oberkiefer groß, flach dreieckig, mit fast geradem Außenrande, der erst an der zweizähligen Spitze plötzlich gekrümmt ist (bei *Ph. pallidula* sind die Oberkiefer stärker gewölbt, mit allmählich gebogenem Außenrande); Innenrand der Kiefer gerade, ungezähnt, wie beim Soldaten von *Ph. pallidula*; die borstentragenden Punkte der Kiefer sind kleiner und seichter als bei letzterem. Thorax schmaler und schlanker als beim Soldaten von *Ph. pallidula*, sonst ähnlich gebaut, stark eingeschnürt zwischen Mesonotum und Metanotum, Epinotum mit kurzen, zahnförmigen Dornen. Das zweite Stielchenglied doppelt so breit wie lang, ähnlich wie beim Weibchen von *Ph. pallidula*. Hinterleib länger als beim Soldaten von *Ph. pallidula*, viel dichter und länger gelb behaart. Auch die Behaarung des Kopfes und Thorax ist länger als bei letzterem, die Unterseite des Kopfes trägt nur spärliche, aber lange Haare (ähnlich wie bei der Arbeiterin von *Ph. pallidula*, während sie beim Soldaten viel kürzer und dichter behaart ist). Beine wie bei *Ph. pallidula*.

Da bei *Ph. pallidula* keine Zwischenformen von Soldat und Arbeiterin bekannt sind, da ferner die Stirnozelle und die Größe des Hinterleibes auf einen weiblichen Einschlag hinweisen, ist diese Form wahrscheinlich als ergatoides Weibchen zu bezeichnen. Dafür, dass sie als neue Art zu betrachten ist, welche parasitisch bei der Stammform lebt, sprechen außer den obigen Fundangaben Deckelmeyer's auch manche morphologische Verschiedenheiten (in der Bildung des Stirnfeldes, des Kopfschildes und der Oberkiefer, sowie die viel längere und dichtere gelbe Behaarung des Hinterleibes).

monomorphe Arbeiterinnen gefunden, die jedoch wahrscheinlich — nach ihrer Stirnozelle und dem relativen Umfang des Hinterleibes — ergatoide Weibchen sind. Die aus der betreffenden Kolonie von *Pheidole pallidula* mitgesandten Puppen gehören zu dieser parasitischen Form; von *pallidula* scheint keine Königin im Neste gewesen zu sein, sondern nur Soldaten und Arbeiterinnen. (Vgl. den Nachtrag.) Wir dürfen deshalb wohl annehmen, dass es um eine neue Schmarotzerameise sich handelt, und zwar um eine Schmarotzerameise in einem sehr frühen Stadium ihrer Entstehung.

Auf welchem Wege haben wohl *Epixenus Andrei*, *Myrmica myrmicoxena* und *Pheidole symbiotica* von ihren Wirtsarten sich abgetrennt, bei denen sie leben und mit denen sie äußerst nahe

Fig. 1.

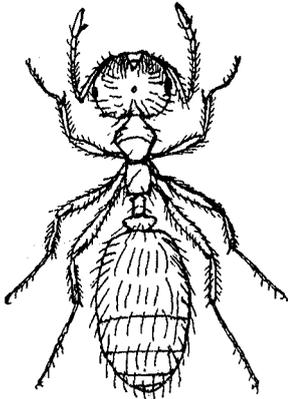


Fig. 2.

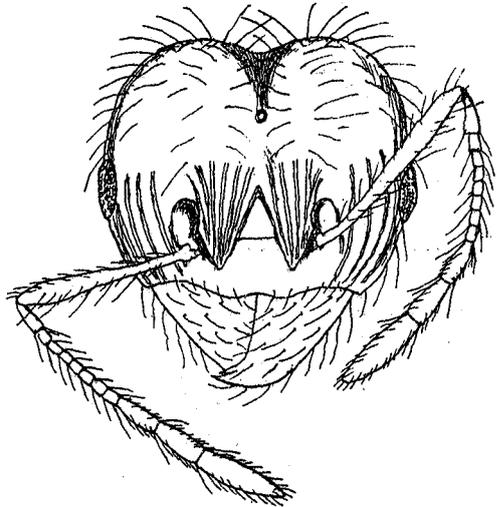


Fig. 1. *Pheidole* [†]*symbiotica*
Wasm. n. sp. (Zeiß a₁, Oc. 2).
Fig. 2. Kopf derselben von
vorne (Zeiß AA, Oc. 1).

verwandt sind? Wahrscheinlich durch Entstehung einer neuen weiblichen Form ihrer Wirtsameise, also auf dem Wege des Polymorphismus. Stellt uns dieser Vorgang nicht etwa die erste Stufe des Entwicklungsprozesses einer parasitischen Art dar? Können nicht vielleicht die Gattungen *Sympheidole* und *Epipheidole* und eventuell noch andere Gattungen permanent-parasitischer Ameisen auf diesem Wege entstanden sein? Diese Hypothese würde uns erklären, wie arbeiterlose parasitische Ameisen auf direktem Wege entstehen können, ohne jemals eine eigene Arbeiterkaste besessen zu haben, seitdem sie sich von ihrer Stammart abgetrennt haben!

v. Hagens hatte 1867⁷⁶⁾ für *Strong. testaceus* die Hypothese

76) Über Ameisen mit gemischten Kolonien (Berl. Ent. Ztschr. XI, S. 101—108), S. 106. Für *Myrmica atratula* Schenk, welche Forel 1874 zur Gattung *Anergates* erhob, hat v. Hagens daselbst zuerst ausgesprochen, dass sie eine arbeiterlose Ameise sei.

aufgestellt, derselbe sei eine „monströse Abart“ von *Tetramorium*, und durch Polymorphismus der Arbeiterform aus *Tetramorium caespitum* entstanden. Nun wissen wir allerdings seit der Entdeckung der südlichen *Strongylognathus*-Arten (*Huberi*, *Cristofi*, *Rehbinderi*, *afar*, *Ceciliae*), dass unser *Strong. testaceus* einen durch Rückbildung der *Dulosis* permanent-parasitisch gewordenen Zweig einer südlichen dulotischen Gattung darstellt. Wie diese aus *Tetramorium* ursprünglich entstanden ist, dafür fehlen uns zuverlässige Anhaltspunkte; aber es ist keineswegs unwahrscheinlich, dass sie durch einen Polymorphismus der weiblichen Formen ihrer Stammgattung und heutigen Wirtsgattung von letzterer sich abgezweigt hat. Selbstverständlich bildet *Strongylognathus* gegenwärtig eine von *Tetramorium* systematisch verschiedene Gattung, welche offenbar nicht als „monströse Abart“ von *Tetramorium caespitum* gedeutet werden kann. Aber der durch v. Hagens zuerst ausgesprochene Gedanke, die Entstehung parasitischer oder auch dulotischer Ameisen aus ihrer Wirtsart auf dem Wege des Polymorphismus zu erklären, ist jedenfalls eine fruchtbare Hypothese, die wir hier etwas näher erörtern wollen.

Den ersten Beginn der Abgrenzung der neuen Form müssen wir wohl in einer mehr oder weniger sprungweisen Mutation sehen, welche zur Entstehung einer heteromorphen Weibchenform oder Weibchen- und Arbeiterform bei der Stammart führte; erst später würden auch die Männchen (durch Korrelation) von jenen der Stammform abgewichen sein. Auch heute noch lassen sich beispielweise die Männchen von *Harpagoxenus (Tomognathus)* nur schwer von jenen des *Leptothorax acervorum* unterscheiden, während die weiblichen Formen sehr von letzterer Art abweichen. Je mehr aber in der weiteren Entwicklung der neuen Mutante die heteromorphen weiblichen Formen gegenüber den normalen alten überwogen und dieselben immer mehr verdrängten, desto weiter trennte sich die neue Art von der Stammart ab; waren endlich die normalen Weibchenformen in den betreffenden Kolonien ganz verschwunden, so war bereits eine „neue Art“ aus der Stammart hervorgegangen. Aber schon vorher musste auch die Lebensweise der mutierenden Art sich geändert haben; sonst wäre sie ausgestorben. In ihren Kolonien hatten ursprünglich die heteromorphen weiblichen Formen noch die Unterstützung der normalen Weibchen und Arbeiterinnen bei der Brutpflege etc. gefunden; je seltener aber letztere in den mutierenden Kolonien wurden, desto notwendiger ward es für die neue Weibchenform, ihre Kolonien in Abhängigkeit von jenen der alten Normalform zu gründen: ihre Weibchen mussten zur Koloniegründung die Nachbarschaft von Nestern der Stammart aufsuchen und in dieselben sich entweder gleich aufnehmen lassen oder zusammengesetzte Nester

mit ihnen bilden, die dann später zu gemischten Kolonien wurden, während im ersteren Falle direkt gemischte Kolonien sich ergaben. Die frühere Stammart war hierdurch bereits zur Wirtsart der neuen Art geworden, und letztere zu einem „Parasiten“ der ersteren.

Die weitere Entwicklung des sozialen Parasitismus erfolgte dann auf dem schon früher beschriebenen Wege durch Abnahme der Körpergröße der Weibchen der parasitischen Art und durch Zunahme der Zahl ihrer Geschlechtstiere auf Kosten der Arbeiterzahl, bis endlich die parasitische Form die eigene Arbeiterkaste ganz verlor — falls sie dieselbe nicht schon vor ihrer Abtrennung von der Stammart verloren hatte. Wenn nämlich die neuentstandene heteromorphe Weibchenform in den mutierenden Kolonien der Stammart erheblich kleiner war als die alten normalen Weibchen, so konnten die Arbeiterinnen dieser Kolonien schon lange vor der definitiven Abtrennung der neuen parasitischen Art damit beginnen, aus den Eiern der heteromorphen Form kleine Geschlechtstiere zu erziehen, welche viel weniger Nahrungsaufwand erforderten als die großen normalen Geschlechtstiere, während sie aus den befruchteten Eiern der großen normalen Weibchen fast nur noch Arbeiterinnen erzogen. So konnte es schließlich dahin kommen, dass die neue kleine heteromorphe Weibchenform überhaupt nur noch Geschlechtstiere lieferte. War sie dann schließlich zu einer neuen „parasitischen Art“ geworden, deren befruchtete Weibchen sich regelmäßig in den Kolonien der Stammart aufnehmen ließen, so war sie damals bereits eine „arbeiterlose Schmarotzermiese“, die ihre Arbeiterkaste nicht erst zu verlieren brauchte, weil sie dieselbe schon verloren hatte! So ungefähr könnten wir uns eine direkte Entstehung neuer arbeiterloser Ameisenarten und Gattungen durch den Polymorphismus der Wirtsart vorstellen.

b) Wir haben somit vier verschiedene Wege zu unterscheiden, auf denen eine extrem parasitische arbeiterlose Ameise entstanden sein kann. Erstens durch Übergang vom temporären zum permanenten sozialen Parasitismus (oben S. 655). Zweitens durch Rückbildung einer ehemaligen Dulosis in extrem parasitischer Richtung (oben S. 659). Drittens durch parasitische Degeneration eines ehemaligen Gastverhältnisses (oben S. 689). Viertens endlich durch die sprungweise Entstehung einer neuen heteromorphen Weibchenform bei einer zum Polymorphismus neigenden Myrmicinen-gattung (oben S. 694). Welche dieser Möglichkeiten für die verschiedenen arbeiterlosen Schmarotzermiesen tatsächlich zutrifft, ist zurzeit nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Für *Anergates* ist die Entwicklung aus einer ehemals dulotischen Form nicht so unwahrscheinlich, wie Emery glaubte. Für *Epoecus*, *Wheeleriella*,

Sympheidole und *Epipheidole* werden wir wohl zwischen einer der drei übrigen Möglichkeiten zu wählen haben, die jedoch nicht so scharf getrennt sind, da aus dem Polymorphismus der Stammart teils ein temporärer Parasitismus, teils ein myrmekophiles Verhältnis, das später zu einem parasitischen wird; teils direkt ein permanenter sozialer Parasitismus bei der abstammenden Art hervorgehen kann. Bei Formen, die mit ihren Wirten äußerst nahe verwandt sind, wie *Epixenus Andrei*, *Myrmica myrmicoxena* und *Pheidole symbiotica* ist die direkte Entstehung einer heteromorphen arbeiterlosen Weibchenform vielleicht sogar am wahrscheinlichsten.

Hieraus folgt, dass auf dem Wege der biologischen Konvergenz⁷⁷⁾ ganz verschiedene Entwicklungsprozesse zu einem sehr ähnlichen Resultate geführt haben können. Aus der Ähnlichkeit der heutigen Endstadien der betreffenden Entwicklungsprozesse allein können wir daher noch keineswegs auf die Ähnlichkeit der stammesgeschichtlichen Vorgänge selber schließen. Wir müssen vielmehr die heutige parasitische Art mit ihrer mutmaßlichen Stammart sorgfältig vergleichen und dann prüfen, welcher der verschiedenen möglichen Wege für diesen speziellen Fall der wahrscheinlichste ist.

Ferner folgt hieraus, dass wir keineswegs alle extrem parasitischen Ameisen von vornherein für phylogenetisch sehr alte Formen halten dürfen, wie ich es früher selber glaubte. Ihr Alter kann vielmehr ein sehr verschiedenes sein, je nach dem Entwicklungsprozess, welcher zu dem heutigen Stadium führte. Für Arten, welche durch Mutation der Weibchenform ihrer Wirtsart direkt zum Verlust der Arbeiterkaste gekommen sind, brauchen wir offenbar viel kürzere Zeit in Anspruch zu nehmen, als für solche, die

77) Vorzügliche Beispiele für die von Osborn (The ideas and terms of modern philosophical anatomy in: Science, XXI, 1905, p. 960) charakterisierten Begriffe der divergenten, parallelen und konvergenten Entwicklung finden wir, auf biologisches Gebiet übertragen, in den Entwicklungsprozessen der dulotischen und parasitischen Ameisen:

1. Divergente Entwicklung: zwischen *Formica* und *Polyergus*, *Tetramorium* und *Strongylognathus*, *Leptothorax* und *Harpagoxenus*; zwischen *Formica rufa* und *sanguinea*, *rufa* und *exsecta*, *rufa* und *truncicola* etc.
2. Parallele Entwicklung: zwischen *Formica truncicola* und *exsecta*, *conso-cians* und *microgyna*, *montigena* und *Wasmanni* (bei letzteren ist sogar auffallende Ähnlichkeit der kleinen, gelben, glänzenden Weibchen vorhanden).
3. Konvergente Entwicklung: zwischen *Polyergus*, *Strongylognathus* und *Harpagoxenus* in dulotischer Richtung, zwischen *Formica truncicola* und *Aphaenogaster tenesseensis* in temporär parasitischer Richtung; zwischen *Wheeleriella*, *Epipheidole* und *Anergates* in extrem parasitischer Richtung.

Zwischen *Sympheidole* und *Epipheidole*, die beide von *Pheidole* abstammen, und zwischen *Epoecus* und *Wheeleriella*, die beide wahrscheinlich von *Monomorium* abstammen, wird man richtiger von paralleler als von konvergenter Entwicklung sprechen.

durch parasitische Degeneration einer ehemaligen Dulosis zu einem ähnlichen Endresultate gelangten.

Vergleichen wir ferner die Unterfamilie der Camponotinen (Formicinen) mit der Unterfamilie der Myrmicinen, so finden wir zwar, dass erstere keine einzige permanent parasitische Art enthält, während letztere zahlreiche extrem parasitische Gattungen umschließt. Aber wir dürfen hieraus nicht folgern — wie ich es früher (1905) selber getan — dass bei den Myrmicinen im allgemeinen die parasitischen Entwicklungsprozesse in einer viel früheren geologischen Zeit begonnen haben als bei den Camponotinen. Wenn es auch auf Grund der vergleichenden Morphologie des Ameisenstammes wahrscheinlich ist, dass die Camponotinen einen phylogenetisch jüngeren Ast darstellen als die Myrmicinen, so folgt hieraus doch noch nicht, dass auch die parasitischen, dulotischen und myrmekophilen Entwicklungsprozesse bei den Myrmicinen im allgemeinen viel früher begonnen haben als bei den Camponotinen; denn dafür waren allein die Anpassungsbedingungen maßgebend, welche bei Gliedern von verschiedenen Unterfamilien des Ameisenstammes entweder gleichzeitig oder verschiedenzeitig zur Abhängigkeit der Koloniegründung der Weibchen von der Mitwirkung oder von der Nachbarschaft einer fremden Art führen konnten. Tatsächlich finden wir unter den tertiären Ameisen (nach Handlirsch) bereits 139 Arten von Camponotinen neben 85 Arten von Myrmicinen. Merkwürdigerweise war, worauf Wheeler (Comparative Ethology 1908, p. 418) aufmerksam macht, der Polymorphismus der Arbeiterform bei den tertiären Myrmicinen ebenso wenig entwickelt wie bei den tertiären Camponotinen. Es ist daher sehr fraglich, ob die heute bei manchen Myrmicinengattungen so hochentwickelte Tendenz zum Polymorphismus schon damals vorhanden war. Die Paläontologie sagt uns also über das relative Alter der parasitischen Entwicklungsprozesse bei Myrmicinen und Camponotinen einstweilen gar nichts, und wir sind darauf beschränkt, das mutmaßliche Alter der betreffenden parasitischen Formen aus dem morphologischen und biologischen Vergleich mit ihren heutigen Wirtsarten zu erschließen.

c) Wenden wir uns nun zur Bedeutung des Polymorphismus für die Entstehung der Dulosis. Auch eine dulotische Entwicklungsrichtung konnte durch Mutation der Weibchen- und Arbeiterform in den Kolonien einer Stammart entstehen, indem eine neue, besonders kräftige und raublustige Arbeiterkaste sich ausbildete, während die alte kleinere und schwächere Arbeiterform immer mehr auf die Besorgung des Nestbaues und der Brutpflege sich einschränkte. Sobald dann die befruchteten Weibchen dieser mutierenden Form von der selbständigen zur abhängigen Koloniegründung übergingen und in den Nestern der Stammform sich

aufnehmen ließen, war auch schon die Dulosis, der Sklavenzuchtinstinkt, gegeben; denn dafür, dass unter den fremden Arbeiterpuppen, die als Beute ins Nest geschleppt wurden, gerade diejenigen der zur Hilfsameisenart gewordenen Stammart erzogen wurden, war bereits durch die Koloniegründung der Weibchen mit Hilfe von Arbeiterinnen eben dieser Art gesorgt. Schließlich konnte dann auch eine eigene Arbeiterkaste mit Säbelkiefern bei der dulotischen Art sich ausbilden, während die ursprüngliche Arbeiterform, die durch die Hilfsameisen ersetzt wurde, ganz in Wegfall kam. Auf diesem Wege ließe sich die Entwicklung einer Gattung wie *Strongylognathus* aus einer *Tetramorium*-Art, oder einer Gattung wie *Polyergus* aus einer *Formica*-Art, auf dem Wege des Polymorphismus der weiblichen Formen (Weibchen und Arbeiterinnen) erklären.

d) Da, wie Emery richtig bemerkt hat, die dulotischen und die parasitischen Ameisen mit ihren heutigen Hilfsameisen nahe verwandt sind und von den Gattungen der letzteren wahrscheinlich abstammen, ist eine Beteiligung des Polymorphismus der Stammarten eigentlich selbstverständlich; denn es handelt sich ja um Bildung neuer weiblicher (und erst sekundär auch neuer männlicher) Formen von einer Stammart aus. Aber diese Beteiligung kann eine sehr verschiedene sein, und wir müssen uns deshalb hüten, jener Hypothese eine zu schablonenmäßige Fassung zu geben.

Verstehen wir unter „Polymorphismus“ nur die morphologische und biologische Differenzierung der weiblichen Formen der Stammart, die mit der Arbeitsteilung in den Kolonien Hand in Hand ging, so kann man wohl allgemein sagen, dass die Entstehung der Dulosis und des Parasitismus mit dem Polymorphismus ursächlich zusammenhängt; denn ohne das Auftreten von neuen biologisch-morphologischen Eigentümlichkeiten bei den weiblichen Formen ist jene Entwicklung überhaupt undenkbar. Aber wie jene Veränderungen beschaffen waren und auf welcher Entwicklungsstufe sie hauptsächlich einsetzten, das sind Fragen, die sich nicht nach ein und demselben Schema behandeln lassen.

Vor allem ist zu bemerken, dass die Veränderung der weiblichen Formen nicht immer in divergierender Richtung fortgeschritten ist, so dass Weibchen und Arbeiterinnen in derselben Kolonie einander immer unähnlicher wurden, sondern manchmal auch in konvergierender Richtung (Ausbildung arbeiterähnlicher [ergatoider] Weibchenformen). Ja die Entwicklung neuer kleiner Weibchen, anfangs noch neben und später an Stelle der alten größeren Weibchen, konnte schließlich zum gänzlichen Fortfall des Dimorphismus der weiblichen Formen in der parasitischen Art führen, indem gar keine Arbeiterinnen mehr erzogen wurden (Ver-

lust der eigenen Arbeiterkaste bei den extrem parasitischen Ameisen). Die neuen Eigenschaften sind ferner nicht immer bei allen weiblichen Formen einer Kolonie aufgetreten, sondern manchmal nur bei den Weibchen (temporär parasitische Ameisen), manchmal bei den Weibchen und den Arbeiterinnen (dulotische Ameisen), manchmal sogar — infolge latenter Vererbung — können sie zuerst bei den Arbeiterinnen äußerlich sichtbar aufgetreten sein und erst später bei den Weibchen (Säbelkieferbildung bei dulotischen Ameisen).

Ferner haben wir keineswegs immer eine sprungweise Mutation anzunehmen, wie sie oben für die direkte Entstehung arbeiterloser Schmarotzameisen vorausgesetzt wurde. Bei manchen zum Polymorphismus stark neigenden Gattungen (wie *Pheidole* und *Monomorium*) ist es allerdings nicht unwahrscheinlich, dass die Entwicklung der neuen heteromorphen Weibchenformen auf dem Wege der Mutation ziemlich rasch und plötzlich erfolgte. Aber in der Mehrzahl der Fälle dürfen wir wohl nicht zu solchen „Entwicklungssprüngen“ greifen. Die Mutation wird hier in kleineren Schritten in bestimmter Richtung während längerer Zeiträume fortgeschritten sein, so dass wir auf diesen Differenzierungsprozess vielmehr den Begriff der Anpassungsvariation als jenen der Mutation anzuwenden haben.

Dies führt uns zur Rolle, welche die Selektion bei jenen Entwicklungsvorgängen spielte. Wir dürfen beispielsweise die Ausbildung der Säbelkiefer von *Polyergus* als das Resultat eines Selektionsprozesses ansehen, welcher die biologische und morphologische Entwicklung der Dulosis immer weiter steigern half bis zu ihrem Höhepunkte. Der Besitz dieser Waffen befähigte die Amazonen, mehr Sklaven zu rauben und ihre Kolonien durch fremde Arbeitskräfte mehr zu verstärken, als es ihren Vorfahren aus der Gattung *Formica* mit ihren normalen dreieckigen Kiefern möglich gewesen war. Aber auf dem Höhepunkt der Dulosis war durch eben diese Säbelkiefer auch zugleich schon die gänzliche instinktive Abhängigkeit der „Herren“ von ihren „Sklaven“ morphologisch bedingt, und hierdurch bereits der Übergang zum permanenten sozialen Parasitismus vorbereitet. Bei *Strong. testaceus* sahen wir ferner, wie auf die Überentwicklung der Dulosis seiner Vorfahren die Rückbildung derselben und der wirkliche Übergang zur dauernd parasitischen Lebensweise erfolgte. „Zweckmäßig“ kann man diesen Übergang wohl nur insofern nennen, als er das letzte Rettungsmittel für die Erhaltung der Art war. Schon die Seltenheit der Kolonien jener Ameisen, die auf dem Höhepunkt der Sklavenzucht oder des sozialen Schmarotzertums stehen, zeigt klar genug, dass es für ihre Arterhaltung eigentlich viel „zweckmäßiger“ gewesen wäre, wenn sie auf den Anfangsstadien jener symbiotischen Verhältnisse stehen geblieben wären. Aber die einmal eingeleiteten

Entwicklungsprozesse ließen sich eben nicht mehr umkehren, trotz aller „Allmacht“ der Selektion. Wo aus inneren (morphologisch-physiologischen) Ursachen bestimmte neue Variationen unter dem Einfluss der äußeren Lebensverhältnisse aufgetreten waren, die zum zeitweiligen sozialen Schmarotzertum oder zur Sitte der Sklavenzucht führten, da konnte die Selektion zwar fördernd eingreifen, um jene Variationen zu häufen und zu steigern, so lange sie noch nützlich waren für die Arterhaltung. Jene Variationen gingen jedoch in vielen Fällen auch dann noch in derselben Richtung fort, nachdem sie für die Erhaltung der betreffenden Art eher schädlich geworden waren, weil sie immer schwierigere Bedingungen schufen für die Gründung und die Erhaltung der Kolonien bei den extrem dulotischen und den extrem parasitischen Ameisenarten.

Die Selektion ist und bleibt also auch hier nur ein untergeordneter Hilfsfaktor, wie ich sie überhaupt nur als einen Hilfsfaktor ansehe im Vergleich zu den grundlegenden inneren und den modifizierenden äußeren Ursachen der Stammesentwicklung⁷⁸⁾. Inwiefern speziell klimatische Veränderungen und die mit ihnen zusammenhängenden Veränderungen der Lebensweise (acervicoler Nestbau, Übergang zur carnivoren Ernährung u. s. w.) auf den Entwicklungsgang der abhängigen Koloniegründung, des temporären Parasitismus und der Sklavenzucht bei *Formica* bestimmend einwirkten, wurde oben (im zweiten Teil dieser Arbeit, unter a und d) hinreichend angedeutet.

In bezug auf die Entwicklungsphasen, in denen die Mutation oder die Anpassungsvariation hauptsächlich einsetzte, um zur Entstehung des Parasitismus oder der Dulosis zu führen, begegnen wir großen Verschiedenheiten. Wohl nur in wenigen Fällen, z. B. bei einigen arbeiterlosen Schmarotzerameisen, sind wir allenfalls in der Lage, die parasitische Art direkt aus dem Polymorphismus ihrer heutigen Wirtsart abzuleiten, wie oben gezeigt wurde. Auch könnte man vielleicht eine direkte Verwandtschaft der temporär parasitischen *Aphaenogaster tenesseensis* mit ihrer Hilfsameise *Aph. fulva*, oder eine direkte Verwandtschaft der südlichen *Strongylognathus*-Arten mit ihren Hilfsameisen *Tetramorium caespitum* auf dem Wege der Mutation oder der Anpassungsvariation annehmen. Aber in den meisten Fällen dürfen wir die parasitischen und dulotischen Ameisen nur auf die Gattung ihrer heutigen Hilfsameisen stammesgeschichtlich zurückführen⁷⁹⁾; in manchen Fällen lässt sich

78) Vgl. hierüber auch meine „Biologie und Entwicklungstheorie“, 3. Aufl., 1906 und „Kampf um das Entwicklungsproblem“, 1907.

79) Für *Anergates* lässt sich wegen der extremen Degeneration dieser Gattung überhaupt keine nähere Verwandtschaft mit einer anderen Ameisengattung erkennen (vgl. auch Emery, S. 362). Ihre Abstammung von *Tetramorium* beruht daher bloß auf einem Analogieschluss.

sogar zeigen, dass sie mit ihren heutigen Hilfsameisen- oder Sklavenarten gar nicht unmittelbar verwandt sein können, sondern nur durch Vermittlung anderer Arten derselben Gattung. So sahen wir z. B. im zweiten Teil dieser Arbeit, dass die heutigen parasitischen und dulotischen *Formica*-Arten nicht unmittelbar von der *fusca*-Gruppe abzuleiten sind, welche die älteste und ursprünglichste *Formica*-Gruppe ist und zugleich vorwiegend die Hilfsameisen jener Arten umschließt, sondern nur durch Vermittlung der acervicolen *rufa*-Gruppe. In dieser müssen daher zu verschiedenen Zeiten jene Differenzierungsprozesse eingesetzt haben, welche zur Entstehung der temporär parasitischen und dulotischen *Formica*-Formen der Gegenwart führten. Ähnliches gilt auch für die Gattung *Polyergus*, bei welcher die entscheidende Mutation, welche ihre Abtrennung von *Formica* einleitete, wahrscheinlich in einem *sanguinea*-ähnlichen Vorfahrenstadium begann, welches seinerseits wieder von einem *rufa*-ähnlichen Stadium abzuleiten ist und dieses erst von einem *fusca*-ähnlichen Stadium. Mit der *pallidiflava*-Gruppe, welche einen Teil der heutigen Sklaven von *Polyergus* in Nordamerika liefert, steht diese Gattung somit bloß in einem seitlichen Verwandtschaftsverhältnis.

Wir mussten daher oben (S. 627) dem Emery'schen Satze: Die parasitischen und dulotischen Ameisen stammen von nahe verwandten Formen ab, die ihnen als Sklaven oder Wirte dienen — folgende veränderte Fassung geben: Die parasitischen und dulotischen Ameisen stammen von Formen ab, die mit ihren heutigen Hilfsameisen nahe verwandt sind. Sie stammen nämlich von der Gattung ihrer heutigen Hilfsameisen ab und nahmen ihren Ursprung wahrscheinlich meist in jener Artengruppe, welcher auch ihre heutigen Hilfsameisen angehören. Doch sind sie mit letzterer vielfach nur indirekt oder sogar nur seitlich stammesverwandt, durch Vermittlung anderer Artengruppen derselben Gattung. Ferner sahen wir im 6. Teil unserer Untersuchung, wie mannigfaltig verschieden die Beziehungen sind, welche die dulotischen und parasitischen Ameisen mit den myrmekophilen verbinden. Für die arbeiterlosen extrem parasitischen Ameisen lernten wir sogar eine vierfache Entstehungsmöglichkeit kennen, die ein sehr verschiedenes phylogenetisches Alter bedingen kann, und es musste der Prüfung der einzelnen Entwicklungsreihen vorbehalten bleiben, zu entscheiden, welcher jener vier möglichen Wege für die betreffende Gattung oder Art der wahrscheinlichste ist. Ich ziehe hieraus folgenden Schluss:

Je weiter wir in der Erforschung der einzelnen Entwicklungsreihen der verschiedenen parasitischen, dulotischen und myrmekophilen Ameisen auf Grund der Tat-

sachen fortschreiten, desto mehr werden wir uns auch der Lösung der allgemeinen Frage nähern: Wie ist der Parasitismus, die Sklaverei und die Myrmekophilie bei den Ameisen entstanden, und in welchen Beziehungen stehen sie zueinander? Wir dürfen niemals vergessen, dass unsere allgemeinen Theorien nur Abstraktionen sind, die auf dem Gebiete der Entwicklungstheorie wie anderswo ihren reellen Wert nur aus den Tatsachen erhalten, zu deren Erklärung sie aufgestellt worden sind.

Inhaltsverzeichnis.

Einleitung (S. 587).

1. Ist als primitives Anfangsstadium für Parasitismus und Sklaverei ein Raubstadium oder ein Adoptionsstadium der Weibchen anzusehen? (S. 589).
2. Der Entwicklungsgang der abhängigen Koloniegründung bei *Formica* (S. 594). a) In biologischer Beziehung (S. 594). b) In morphologischer Beziehung (S. 602). c) In paläontologischer und geographischer Beziehung (S. 621). d) In klimatologischer Beziehung (S. 627).
3. Der hypothetische Entwicklungsgang von *Harpagoxenus (Tomognathus)* (S. 632).
4. Die „degenerierende Wirkung“ der Dulosis (S. 636). a) Berichtigung der Emery'schen Darstellung meiner diesbezüglichen Anschauungen (S. 636). b) Inwiefern kommt der Dulosis eine degenerierende Wirkung zu oder nicht? (S. 654).
5. Die gewaltsame Beseitigung der Königin der Hilfsameisenart bei parasitischen und dulotischen Ameisen (S. 660). a) Bisheriger Stand der Frage (S. 660). b) Emery's neue Beobachtungen über die Tötung der *fusca*-Königin durch die *Polyergus*-Königin (S. 662). c) Meine neuen Beobachtungen über die Tötung der *fusca*-Königin durch die *rufa*-Königin (S. 663).
6. Vergleich zwischen den dulotischen, parasitischen und myrmekophilen Ameisen (S. 685). a) Vergleich zwischen den parasitischen und dulotischen Ameisen (S. 685). b) Begriffsbestimmung der „myrmekophilen“ Ameisen (S. 687). c) Beziehungen der Myrmekophilie zum sozialen Parasitismus und der Dulosis (S. 689).
7. Entstehung neuer parasitischer Ameisen durch den Polymorphismus der Wirtsart⁸⁰⁾ (S. 692). a) Möglichkeit einer direkten Entstehung arbeiterloser Schmarotzameisen (S. 692). b) Vier verschiedene Wege der Entstehung extrem parasitischer Ameisen. Biologische Konvergenz (S. 696). c) Die Bedeutung des Polymorphismus für die Entstehung der Dulosis (S. 698). d) Verschiedene Differenzierungsweisen, Differenzierungsursachen und Differenzierungsphasen in der Entwicklung der parasitischen und dulotischen Ameisen (S. 699).

(Ein Nachtrag folgt.)

80) Mit Beschreibung von *Pheidole symbiotica* n. sp. und 2 Figuren.