

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

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.

1. November 1909.

№ 21.

Inhalt: Wasmann, Über den Ursprung des sozialen Parasitismus der Sklaverei und der Myrmekophilie bei den Ameisen (Fortsetzung). — Scintzlin, Studien über die Phylogenie der Trematoden. — Abderhalden, Handbuch der biochemischen Arbeitsmethoden.

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.)

(Fortsetzung.)

Es ist nämlich nicht richtig, dass ich in jenen Ausführungen von 1906 „keinen Augenblick daran gezweifelt habe“, *Anergates* eine dulotische Vergangenheit zuzuschreiben. Darüber hätte Emery auf der von ihm zitierten Seite (415) Aufklärung finden können. Dasselbst heisst es vor der von Emery zitierten Stelle: „War *Anergates atratulus* von jeher eine arbeiterlose Schmarotzerameise? ... Ist sie in diesem Zustande der gänzlichen Abhängigkeit von ihren Hilfsameisen ursprünglich geschaffen worden, oder hat sie sich aus einer anderen, ehemals selbständig lebenden Ameisengattung entwickelt? Wir können nicht umhin, uns für die letztere Alternative zu entscheiden, wenngleich der Entwicklungsgang von *Anergates*, der zur endlichen parasitischen Degeneration dieser Ameisengattung geführt hat, größtenteils noch im Dunkeln liegt.“ Hierauf folgt erst die Parallele zwischen *Anergates atratulus* und *Strongylognathus testaceus*, aus welcher Emery's Zitat entnommen ist; dort ist aber keine Spur davon zu finden, dass die dulotische Vergangenheit von *Anergates* unzweifelhaft sein soll!

Die Alternative, für welche ich mich an jener Stelle entschieden habe, bestand also nur darin, dass das *Anergates*-Stadium als das Ergebnis eines natürlichen Entwicklungsprozesses zu betrachten sei, dessen Gang größtenteils noch im Dunkeln liegt. Die Ableitung der Gattung *Anergates* von einer auf der Entwicklungsstufe des *Strongylognathus testaceus* stehenden Ameisenart bedeutete also in jener Darstellung nur eine hypothetische Möglichkeit, nicht mehr. Schon zwei Seiten vorher (S. 413) hatte ich ausdrücklich hervorgehoben, dass es verschiedene Wege gebe, auf denen eine Schmarotzerause ihre Arbeiterkaste verloren haben könne, und als einen dieser möglichen Wege hatte ich die Degeneration eines ehemaligen Sklavereiverhältnisses bezeichnet.

Noch schärfer und bestimmter hatte ich mich 1908 (W. B. S. 433) über die fragliche Hypothese ausgesprochen. Diese Ausführungen hätte Emery, wenn er meine wirkliche Ansicht wiedergeben wollte, jedenfalls berücksichtigen müssen. Dort heisst es:

„Auch für die Fortsetzung der Degeneration dieses Instinktes (der Dulosis) von *Strongylognathus testaceus* abwärts fehlen uns zuverlässige Wegweiser. Dass die bei der genannten Art schon wenig zahlreiche Arbeiterform schließlich ganz aussterben und dass dadurch eine tiefere Stufe des permanenten sozialen Parasitismus erreicht werden konnte, wie wir sie bei der arbeiterlosen Gattung *Wheeleria* und auf dem allertiefsten Punkte bei *Anergates* treffen, ist wohl nicht zu leugnen. Aber ob die Vorfahren von *Anergates* ein dem *Strongylognathus testaceus* analoges Stadium ehemals durchgemacht haben, dafür bieten sich uns nur sehr schwache Anhaltspunkte in der Identität der Hilfsameisen beider Arten und in der noch weiter nach Norden reichenden Verbreitung von *Anergates* (1902, S. 30). Im übrigen ist es für die meisten arbeiterlosen Schmarotzerauseisen wahrscheinlicher, dass sie nicht auf dem Umwege der Entartung eines ehemaligen Sklavereinstinktes, sondern auf dem kürzeren Wege der parasitischen Entartung eines ehemaligen Gastverhältnisses bis zum Verlust der eigenen Arbeiterkaste herabgesunken sind.“ Und bei der darauffolgenden Tabelle (1908, S. 441) war zu der Abstammung von *Anergates* ausdrücklich bemerkt worden, es könne einstweilen nicht sicher entschieden werden, ob sie von dulotischen oder von temporär parasitischen Vorfahren oder von ehemaligen Gastameisen abzuleiten sei.

Hiermit erledigt sich Emery's Behauptung von selbst, Wasmann sei von der verhängnisvollen Einwirkung der Dulosis derart suggestioniert gewesen, dass er an der dulotischen Vergangenheit von *Anergates* keinen Augenblick gezweifelt habe.

Es muss ferner festgestellt werden, dass der von Emery als haltlose Dichtung bezeichnete ursächliche Zusammenhang zwischen

der Dulosis und dem tiefsten sozialen Parasitismus nicht meine Erfindung ist, sondern bereits 1874 von Forel⁴¹⁾ und in sehr extremer Weise 1883 von Sir John Lubbock (Lord Avebury)⁴²⁾ vertreten worden ist. Ich habe hierauf bereits an anderer Stelle kurz aufmerksam gemacht⁴³⁾; hier sei die betreffende Stelle Lubbock's zitiert, die ohne Zweifel einen weit dichterischeren und romantischeren Charakter trägt als alle meine Ausführungen. Er sagt daselbst (S. 73, 74):

„Jedenfalls bieten uns diese vier Gattungen (*Formica sanguinea*, *Polyergus*, *Strongylognathus* und *Anergates*) alle Übergänge dar von gesetzloser Gewalt bis zu verächtlichem Parasitismus. *Formica sanguinea*, von der man annehmen darf, dass sie erst seit verhältnismäßig kurzer Zeit zur Sklavenhaltung übergegangen ist, ist noch nicht wesentlich dadurch beeinflusst. *Polyergus* dagegen liefert schon einen Beleg für die erniedrigende Tendenz der Sklaverei. Sie haben ihre Kunstfertigkeiten, ihre natürliche Liebe zu ihren Jungen und sogar den Fressinstinkt eingebüßt! Sie sind jedoch noch kühne, gewaltige Räuber. Bei *Strongylognathus* ist der entnervende Einfluss der Sklaverei noch weiter gegangen und hat sich sogar an ihrer körperlichen Stärke geltend gemacht. Sie sind nicht mehr imstande, ihre Sklaven in offenem Kriege zu fangen. Doch bewahren sie noch einen Schein von Autorität und kämpfen, wenn sie gereizt werden, tapfer, wenn auch vergeblich. Bei *Anergates* endlich kommen wir zur Schlusszene dieser traurigen Geschichte. Wir dürfen sicher annehmen, dass ihre Vorfahren wie so viele Ameisen heutigen Tages teils von der Jagd, teils von Honig lebten; dass sie nach und nach kühne Räuber wurden und anfangen, Sklaven zu halten; dass sie eine Zeitlang noch ihre Stärke und Gewandtheit bewahrt, aber allmählich ihre wahre Unabhängigkeit, ihre Künste und sogar manche ihrer Instinkte eingebüßt haben; dass schließlich selbst ihre Körperkraft dahingeschwunden ist unter dem entnervenden Einfluss, dem sie sich ausgesetzt hatten, bis sie zu ihrem gegenwärtigen erbärmlichen Zustande herabsanken — schwach an Körper und Geist, gering an Zahl und anscheinend fast erloschen, die kümmerlichen Vertreter weit höher stehender Vorfahren, die eine unsichere Existenz führen als verächtliche Parasiten ihrer einstigen Sklaven.“

Hiergegen hatte ich schon 1891⁴⁴⁾ hervorgehoben, dass dieser Entwicklungsgang der Sklaverei und des Parasitismus keine reale

41) Fourmis de la Suisse, p. 443.

42) Ameisen, Bienen und Wespen, S. 73—74. Auch in der neuesten (16.) englischen Ausgabe von 1904, S. 88—89, finden sich wörtlich dieselben Ausführungen.

43) Zur Geschichte der Sklaverei und des sozialen Parasitismus bei den Ameisen (Naturw. Wochenschr., 1909, Nr. 26, S. 401—407).

44) Die zusammengesetzten Nester u. gemischten Kolonien, S. 239—240.

Entwicklungsreihe bilden könne wegen des Mangels einer näheren Verwandtschaft zwischen *Polyergus* und *Strongylognathus* etc.: „Dadurch eröffnen sich bereits weite und bedenkliche Lücken in der Entwicklungsgeschichte der Sklaverei; die Verbindung der verschiedenen Stufen untereinander besteht eigentlich nur in der Phantasie des Entwicklungstheoretikers, welcher sich vorstellt, ein und dasselbe Subjekt habe alle diese Phasen des sklavenhaltenden Herrenlebens ‚von gesetzloser Gewalt bis zu verächtlichem Parasitismus‘ (Lubbock) in Wirklichkeit durchlaufen.“ Ebenso hatte ich 1905 und späterhin betont, dass die Entwicklungsgeschichte der Sklaverei und des sozialen Parasitismus nur eine ideale, keine reale Einheit bilden könne. Diese Anschauungen dürften doch jedenfalls viel nüchterner sein als jene der „Schriftsteller der romantischen Periode des beginnenden Darwinismus“, denen Emery sie gleichstellen zu müssen glaubte.

b) Gehen wir nun zur Beantwortung der Frage über: Inwiefern kommt der Dulosis eine degenerierende Wirkung zu oder nicht?

Es sind hier wiederum zwei Fragen zu unterscheiden: b¹) Ist die Degeneration der permanent parasitischen Ameisen (und speziell der Verlust der Arbeiterkaste) als ausschließliche Wirkung der Dulosis aufzufassen? b²) Hat die Überentwicklung der Dulosis vielleicht doch eine degenerierende Wirkung, welche für den extremen sozialen Parasitismus mindestens prädisponiert? Wer die erste Frage verneint, kann trotzdem die zweite bejahen. Dies ist mein Standpunkt. Emery dagegen (S. 358) unterscheidet diese beiden Fragen nicht, sondern erklärt einfach: „Der Grundsatz, dass die Dulosis als Ursache der Degeneration gelten muss, ist falsch.“ Wir wollen jetzt die beiden Teilfragen näher prüfen, um zu einem klareren Ergebnis zu kommen.

b¹) Ist die Degeneration der permanent parasitischen Ameisen als ausschließliche Wirkung der Dulosis aufzufassen?

Die Antwort auf diese Frage kann nur verneinend lauten, und zwar aus zwei Gründen: erstens, weil auch nicht-dulotische Ameisen zum extremen sozialen Parasitismus gelangen können; zweitens, weil auch bei den ehemals dulotischen Ameisen die Hauptursache ihrer „Degeneration“ wahrscheinlich im sozialen Parasitismus der Weibchen, nicht in der Dulosis der Arbeiterinnen zu suchen ist.

Dass die Dulosis keine notwendige Voraussetzung für die Entstehung des extremen sozialen Parasitismus ist, weil letzterer auch auf anderen Wegen, ohne Vermittlung der Dulosis sich entwickeln kann, braucht hier kaum wiederholt zu werden (siehe W. B.

1908, S. 433, 439 und die Tabelle S. 440). Der temporäre soziale Parasitismus sowie auch die parasitische Degeneration eines ehemaligen Gastverhältnisses können ebenfalls zum dauernden sozialen Parasitismus und schließlich sogar zum Verlust der eigenen Arbeiterkaste führen; namentlich für Gattungen wie *Sympheidole*, *Epipheidole* und *Epoccus*, ja vielleicht überhaupt für die Mehrzahl der extrem parasitisch gewordenen Arten ist eine dieser beiden Erklärungen sogar wahrscheinlicher als die Annahme eines ehemaligen dulotischen Verhältnisses zu ihren Wirten. Bei *Strong. testaceus* jedoch müssen wir annehmen, dass ihr gegenwärtiges parasitisches Verhältnis zu *Tetramorium* früher ein dulotisches war, wie wir es bei den südlichen *Strongylognathus*-Arten heute noch finden; das gibt auch Emery zu. Hier haben wir also einen zuverlässigen Fall der parasitischen Degeneration eines ehemaligen Sklavereinstinktes. Aber, ob die parasitische Entartung der ehemaligen Herrenart eine Folge der Dulosis oder eine Folge der parasitischen Lebensweise der Weibchen war, das ist eine andere Frage. Wenn Emery nur sagen würde, das letztere Moment sei das hauptsächliche, so wäre ich mit ihm einverstanden. Der von ihm (S. 359—360) entworfene hypothetische Entwicklungsgang des sozialen Parasitismus bis zur tiefsten Degeneration der parasitischen Art⁴⁵⁾ dürfte im großen ganzen zutreffend sein. Nur ist zu bemerken, dass von den vier (S. 360) angeführten Eigentümlichkeiten, welche die parasitischen Weibchen überhaupt charakterisieren sollen, wenigstens die beiden letzteren bereits einer weit fortgeschrittenen Form des Parasitismus angehören. Setzt man diese Verhältnisse als gegeben voraus, so ist es allerdings nicht schwer, aus ihnen durch die stets zunehmende Kleinheit der Weibchen der parasitischen Art und durch die Erzeugung zahlreicher fruchtbarer Weibchen an Stelle der ohnehin schon überflüssig gewordenen Arbeiterinnen schließlich auch den Verlust der eigenen Arbeiterkaste als Endstadium des parasitischen Degenerationsprozesses herzuleiten. Worin ich jedoch mit jener Darstellung Emery's nicht einverstanden bin, sind folgende zwei Punkte: Erstens, dass er die erste Entstehung des sozialen Parasitismus bei den Ameisen auf hypothetische primitive Raubweibchen zurückführt, die nach Art der heutigen *Harpagoxenus*-Weibchen ihre Kolonien gegründet haben sollen; diese Hypothese wurde bereits oben (im 1. und 3. Teil dieser Arbeit) als unhaltbar zurückgewiesen. Zweitens, dass er jeglichen ursächlichen Einfluss der Dulosis auf die parasitische Degeneration leugnet; dieser Punkt ist hier noch zu behandeln.

45) Auch Santschi hat diesen Entwicklungsgang bereits 1906 gut dargelegt (Moeurs parasitiques temporaires de *Bothriomyrmex* in: Ann. Soc. Ent. France 1906, p. 375 ff. u. 383 ff.).

b²) Hat die Überentwicklung der Dulosis eine degenerierende Wirkung, welche für den extremen sozialen Parasitismus mindestens prädisponiert?

Nach Emery (S. 358) hat die Dulosis gar keinen degenerierenden Einfluss, sondern nur der Parasitismus der Weibchen allein. „Die Dulosis in sich im Gegenteil leitet die Arbeiterinnen zu aktivem Leben.“ Das mag wohl für niedere Stadien der Dulosis gelten, wie wir sie bei *F. sanguinea* treffen. Gilt es aber auch für die Überentwicklung der Dulosis, wie wir sie bei *Polyergus* und *Strongylognathus* sehen? Emery's eigene Ausführungen bezüglich der Dulosis bei diesen beiden Gattungen (S. 357—358) enthalten den Beweis für das Gegenteil.

Bei *Polyergus* waren die Weibchen wahrscheinlich früher räuberisch (wie jene von *sanguinea*), sind aber gegenwärtig immer mehr parasitisch geworden, indem sie bei Arbeiterinnen der Sklavenart sich adoptieren lassen⁴⁶). „Hand in Hand“ hiermit verlernten die Arbeiterinnen von *Polyergus* „beinahe sämtliche Gewohnheiten des geselligen Lebens, mit Ausnahme des kriegerischen Instinktes, den sie zum höchsten Grad trieben, die korrespondierenden morphologischen Eigenschaften vervollkommend.“

Hier drängt sich uns die Frage auf: Warum sind denn die Weibchen von *Polyergus* parasitisch geworden, während sie früher räuberisch waren? Warum sind Hand in Hand damit bei der Arbeiterkaste die Instinkte selbständig lebender Ameisen fast gänzlich geschwunden mit Ausnahme des bis zum Extrem getriebenen kriegerischen Instinktes? Offenbar infolge der Überentwicklung der Dulosis, welche die gänzliche soziale Abhängigkeit der „Herren“ von ihren „Sklaven“ herbeiführte! Die Säbelkiefer der Amazonen sind der morphologische Ausdruck nicht bloß für die höchste Entwicklung des Sklavereinstinktes, sondern ebenso auch für ihre totale Abhängigkeit von den Hilfsameisen, welche durch den Verlust des „Kaurandes“ und der entsprechenden Instinkte bedingt wurde. Selbst der elementare Instinkt der selbständigen Nahrungsaufnahme ist ihnen abhanden gekommen. Sind das nicht klare Merkmale einer einseitigen Überentwicklung, welche bereits den Beginn der parasitischen Degeneration bedeuten⁴⁷)? Und wenn dann — nach Emery's Theorie der

46) Emery hat auf Grund seiner neuen Beobachtungen, auf welche wir im 5. Teile zurückkommen werden, jetzt meine Ansicht bestätigt, dass die Weibchen ihre Kolonien durch Adoption gründen, nicht durch Puppenraub, wie er früher annahm (s. auch 1905, S. 263 ff. u. 1908, S. 418 ff.).

47) Auch die auffallende Kleinheit der Männchen von *Polyergus* im Vergleich zu jenen von *Formica* und die relativ sehr große Zahl der Fortpflanzungsindividuen (namentlich der Männchen), die in den *Polyergus*-Kolonien erzeugt werden, deuten bereits den Beginn einer parasitischen Degeneration der Herrenart an. Das Auftreten ergatoider Weibchen als gesetzmäßiger Erscheinung neben der geflügelten

Weiterentwicklung des sozialen Parasitismus — die Weibchen von *Polyergus* immer kleiner würden und die Arbeiterkaste immer weniger zahlreich und immer schwächer, so dass sie keine Sklaven mehr rauben könnte, und die Gattung *Polyergus* dadurch zu einer permanent-parasitischen Ameise herabgesunken wäre — müsste man dann nicht diesen ganzen parasitischen Degenerationsprozess auch als eine Folge der Überentwicklung der Dulosis bei ihren Vorfahren bezeichnen? Ich glaube, dass niemand dies leugnen wird. Also — so schließe ich — ist bei *Polyergus* durch die Überentwicklung der Dulosis bereits die parasitische Degeneration zum mindesten vorbereitet, und zwar ursächlich vorbereitet worden!

Wenden wir uns jetzt zu *Strongylognathus*. Emery hebt hervor, dass diese Gattung aus *Tetramorium* entstanden ist⁴⁸⁾, und dass von ihren zwei Formengruppen die südliche (*Huberi*, *Rehbinderi* etc.) ihre Entwicklung im dulotischen Sinne vollendet hat, in merkwürdiger Übereinstimmung mit *Polyergus*; die nördliche Gruppe dagegen, welche nur durch *Strong. testaceus* repräsentiert wird, ist bereits parasitisch geworden, lässt aber noch „Spuren früherer kriegerischer Instinkte“ erkennen; sie verbindet ferner „scheinbar die dulotischen Ameisen mit der immer zahlreicheren Gruppe, in welcher der Parasitismus zum Schwund der Arbeiterkaste leitete“ (S. 358). Das stimmt alles mit meinen Anschauungen (1902, S. 26 ff.; 1905, S. 283; 1906, S. 407 ff.; 1908, S. 420 ff., 432) überein; nur in einem Punkte weichen dieselben von jenen Emery's ab, nämlich darin, dass er nicht die Dulosis, sondern den Parasitismus der Weibchen allein für die Entstehung der tieferen Stufen des permanenten Parasitismus verantwortlich macht. Ich glaube dagegen, dass gerade *Strong. testaceus* uns ein ausgezeichnetes Beispiel für einen permanenten sozialen Parasitismus liefert, der durch die Dulosis eingeleitet und ursächlich vorbereitet wurde. Der Beweis dafür ist folgender.

Nach Emery ist bei *Strong. testaceus* der Übergang von der dulotischen zur parasitischen Lebensweise dadurch eingetreten, dass die Weibchen von der dulotischen zur parasitischen Koloniegründung übergingen. Dass in diesen gemischten Kolonien neben der *Strongylognathus*-Königin auch eine *Tetramorium*-Königin sich findet, hatte ich 1901 entdeckt, und es ist später von Wheeler und Forel bestätigt worden. Diese Erscheinung erklärte ich durch die Allianz eines isolierten Weibchens der ersteren Art mit einem

Weibchenform weist ferner auf den Übergang zur Inzucht in den *Polyergus*-Kolonien hin. Siehe hierüber auch: Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg, III. Teil, 1909, S. 102 ff.

48) Diese Ansicht habe ich auch schon 1891 (S. 239) ausgesprochen, Emery hat sie jedoch fester begründet durch die zehngliedrigen Fühler der Männchen beider Gattungen.

der letzteren Art bei der Koloniegründung. Nehmen wir also einmal an, mit dieser parasitischen Koloniegründung von *Strong. testaceus* sei der entscheidende Übergang von der ehemaligen Dulosis zum sozialen Parasitismus dieser Ameise geschehen, und prüfen wir, ob derselbe in einem ursächlichen Zusammenhang mit der Sklaverei steht oder nicht.

Da *Strong. testaceus* nur einen vereinzelt nördlichen Zweig einer südlichen Gattung darstellt, so liegt es nahe, wie ich schon 19(2⁴⁹) zeigte, die äußere Veranlassung des Übergangs von der dulotischen zur parasitischen Lebensweise in dem Einflusse des nördlichen Klimas zu suchen. Hierbei wird vorausgesetzt, dass die Vorfahren dieser Art ehemals Sklavenräuber waren, wie ihre südlichen Gattungsgenossen es heute noch sind; es wird ferner vorausgesetzt, dass bei ihnen die Dulosis auf einem ähnlichen Höhepunkt angelangt war wie bei *Polyergus*, oder denselben bereits überschritten hatte. Hieraus folgt aber, dass bei den Vorfahren von *Strong. testaceus* durch die Überentwicklung ihrer Dulosis bereits eine analoge Prädisposition zur parasitischen Degeneration gegeben war, wie es oben bei *Polyergus* gezeigt wurde; alle dortigen Erwägungen gelten auch für *Strongylognathus*. Aber bei letzterer Gattung zeigt sich der ursächliche Zusammenhang zwischen Dulosis und permanentem sozialem Parasitismus noch klarer, wenn wir die Frage erwägen: was trat bei *Strong. testaceus* infolge des nördlichen Klimas früher ein: die Rückbildung der Sklavenzucht ihrer Arbeiterinnen, oder der Übergang ihrer Weibchen zur heutigen parasitischen Lebensweise?

Je weiter eine südliche sklavenraubende Art nach Norden vordringt, desto seltener werden ihre Sklavenraubzüge werden, da dieselben nur in den heißesten Sommermonaten und in der heißesten Tageszeit erfolgen; sie werden ausgelöst durch ein hohes Temperaturoptimum, an welches die betreffende Art von früher her gewohnt war. Also wird bei den Vorfahren von *Strong. testaceus* infolge des kühleren Klimas zuerst eine Rückbildung des Sklavereinstinktes der Arbeiterinnen eingetreten sein. Durch sie wurde erst der Übergang ihrer Weibchen zur parasitischen Koloniegründung nötig, oder es wurde durch sie wenigstens erst nötig, dass in den *Strongylognathus-Tetramorium*-Kolonien die Königin der Hilfsameisenart am Leben blieb, während sie sonst in diesen gemischten Kolonien (wie bei der Koloniegründung von *Polyergus* mit *P. fusca*)⁵⁰ getötet wurde.

Der erste Schritt zur Entwicklung des permanenten sozialen

49) Neues über die zusammengesetzten Nester etc., S. 29 Sep. Siehe auch oben S. 631. Schon 1891 (Die zusammengesetzten Nester, S. 243) war diese klimatische Hypothese angedeutet worden.

50) Siehe hierüber den folgenden (5.) Teil dieser Arbeit.

Parasitismus aus einer ehemaligen Dulosis bei *Strong. testaceus* war somit nicht eine Änderung in der Koloniegründung bei den Weibchen, sondern eine Rückbildung der Dulosis bei den Arbeiterinnen. Je mehr infolge des nördlichen Klimas die Dulosis verkümmerte, desto notwendiger wurde es für die Erhaltung der Art, ihre Hilfsameisen auf anderem Wege zu erhalten als durch Sklavenraub; und dieser andere Weg war eben der Übergang ihrer Weibchen zum permanenten sozialen Parasitismus. Damit konnte dann auch ohne Gefahr für die Arterhaltung die Individuenzahl und die Körpergröße der Arbeiterinnen der Herrenart immer weiter zurückgehen, wie wir es bei *Strong. testaceus* gegenüber ihren südlichen Verwandten sehen, welche in ihren Kolonien eine weit größere und weit volkreichere Arbeiterkaste besitzen als unsere nördliche Art.

Ich glaube, dass diese Erklärung Hand und Fuß hat. Durch sie wird aber bestätigt, dass bei *Strong. testaceus* der Entwicklungsgang der Dulosis es war, welcher den sozialen Parasitismus und die denselben begleitenden Degenerationserscheinungen ursächlich herbeiführte. Die erste Stufe dieses Prozesses war die Überentwicklung der Dulosis bei den südlichen Vorfahren von *Strongylognathus*, wodurch eine gänzliche Abhängigkeit der Herren von ihren Sklaven entstand wie bei *Polyergus*; damit war aber auch schon der erste vorbereitende Schritt zur parasitischen Degeneration getan. Die zweite Stufe desselben Prozesses war dann die Rückbildung der Dulosis bei den Arbeiterinnen infolge des nördlichen Klimas; vielleicht begann auf dieser Stufe auch schon die morphologische Rückbildung der Arbeiterkaste (Verringerung ihrer Körpergröße und Körperkraft), Hand in Hand mit der Rückbildung ihres dulotischen Instinktes. Hierauf folgte erst als dritte Stufe der Übergang der Weibchen zum permanenten sozialen Parasitismus als letztes Rettungsmittel für die Erhaltung der Art. Damit war aber der absteigende Entwicklungsprozess der ehemaligen Herrenart in jene Bahn der parasitischen Degeneration getreten, welche auch nach Emery immer weiter abwärts führen kann bis zum gänzlichen Verlust der eigenen Arbeiterkaste. Also ist es auch keine bloße „Dichtung“, wenn man den hypothetischen Entwicklungsprozess von *Anergates* durch ein dem heutigen *Strong. testaceus* analoges Stadium hindurchgehen lässt, zumal *Anergates* dieselbe Hilfsameise hat (*Tetramorium*), von welcher sie — nach Analogie mit den übrigen parasitischen und dulotischen Ameisen — wahrscheinlich ursprünglich abstammt, gleich *Strongylognathus*, und zumal das Verbreitungsgebiet von *Anergates* auch viel weiter nach Norden reicht als jenes von *Strongylognathus*. Aber dieser Entwicklungsprozess ist jedenfalls viel hypothetischer als der weit jüngere des heutigen *Strong. testaceus*. Die Analyse des letzteren dürfte uns, in Überein-

stimmung mit den Ergebnissen bei *Polyergus*, wenigstens folgendes gezeigt haben:

Es ist ebenso verfehlt, die Dulosis als ausschließliche Ursache der parasitischen Degeneration hinzustellen, wie es verfehlt ist, jeglichen ursächlichen Zusammenhang zwischen der Dulosis und den Degenerationserscheinungen des extremen sozialen Parasitismus zu leugnen.

5. Die gewaltsame Beseitigung der Königin der Hilfsameisenart bei parasitischen und dulotischen Ameisen.

a) Dass in den gemischten Kolonien der Ameisen die Königin der Hilfsameisenart am Leben bleibt, ist eine Ausnahmeerscheinung, die bisher nur in den Raubkolonien von *Harpagoxenus* (*Tomognathus*) *sublaevis*⁵¹⁾ und in den parasitischen Kolonien von *Strong. testaceus* (siehe oben) beobachtet worden ist⁵²⁾. In den Kolonien aller übrigen sklavenhaltenden und parasitischen Ameisen fehlt eine Königin der Hilfsameisenart.

Um diese Erscheinung bei *Anergates* zu erklären, hat v. Hagens schon 1867 die Vermutung ausgesprochen, das befruchtete *Anergates*-Weibchen lasse sich in einem Teile einer größeren *Tetramorium*-Kolonie nieder und werde von den Arbeiterinnen adoptiert, die sich dann mit ihrer neuen parasitischen Königin von der Mutterkolonie absondern. Santschi hat 1906 auf Grund seiner Beobachtungen über den temporären Parasitismus von *Bothriomyrmex meridionalis* bei *Tapinoma nigerrimum* diese Spaltungshypothese⁵³⁾ weiter ausgebaut, um aus derselben den Ursprung der Sklaverei bei den Ameisen zu erklären: wenn eine fremde Königin in einem Teile einer größeren Kolonie einer anderen Art adoptiert worden ist, so bleibt derselbe wenigstens noch eine zeitlang mit den übrigen Teilen derselben Kolonie in Verbindung, und es ist deshalb den Arbeiterinnen der parasitischen Art Gelegenheit geboten, Puppen der Hilfsameisenart aus anderen Nestern der nämlichen Kolonie herüberzuholen. Darüber, dass diese Spaltungshypothese nur die Bedeutung einer Hilfspothese für die Erklärung des Ursprunges der Dulosis bildet, habe ich mich schon früher (1908, S. 439) ausgesprochen. Sie ist allerdings recht geeignet, das Fehlen einer Königin der Hilfsameisenart in den Nestern der dulotischen und parasitischen

51) Adlerz, Myrmek. stud. II, 1886, S. 234ff.

52) Rein zufällig ist es, wenn man in *sanguinea*-Kolonien Weibchen von *fusca* trifft; dieselben sind jedoch keine Königinnen, sondern aus geraubten Puppen stammende junge Weibchen. Unter 410 *sanguinea*-Kolonien bei Exaten beobachtete ich diesen Fall dreimal: 2 geflügelte makrogyne *fusca*-Weibchen in Kol. 55, 1 geflügeltes mikrogynes Weibchen in Kol. 235, 1 entflügeltes mikrogynes Weibchen in Kol. 4.

53) Die Literatur zu derselben ist in: W. B. 1908, S. 425 u. 437 ff. zusammengestellt.

Ameisen zu erklären. Aber ihre Voraussetzung, dass die Aufnahme der fremden Königin gewöhnlich nur in einem Teile einer alten Kolonie der Hilfsameisenart erfolge, scheint den tatsächlichen Verhältnissen der Koloniegründung bei den meisten parasitischen und dulotischen Ameisen nicht zu entsprechen⁵⁴). Bei *Polyergus rufescens* z. B. kommt diese Form der Koloniegründung allerdings auch vor, indem ein befruchtetes Weibchen dieser Art von einem Teil der Sklaven einer fremden Amazonenkolonie aufgenommen wird (W. B. 1908, S. 418). Da jedoch die *Polyergus*-Kolonien sehr selten sind, die Kolonien der Sklavenarten (*fusca* bezw. *rufibarbis*) dagegen sehr häufig, wird für gewöhnlich die Aufnahme der *Polyergus*-Königin wohl in einer selbständigen Kolonie der Sklavenart erfolgen; und da *fusca* und *rufibarbis* fast immer nur ein Nest für jede Kolonie haben, so bleibt dann die Frage immer noch ungelöst: was wird aus der Königin der Hilfsameisenart nach der Aufnahme der fremden Königin?

In manchen Fällen mag ja die Kolonie ihre eigene Königin schon vorher durch den Tod verloren haben. In solchen „weisellosen“ Kolonien wird dann die fremde Königin leichter aufgenommen. Ich glaubte deshalb früher (1905—1908), dass die Aufnahme der *truncicola*-Königin meist in einer weisellosen *fusca*-Kolonie erfolge; ebenso hatte Wheeler schon 1904 die Aufnahme der *consocians*-Königin in einer weisellosen *incerta*-Kolonie für das wahrscheinlichste Vorkommnis gehalten. Auch der tatsächlich sehr friedliche Charakter sowohl der *truncicola*- wie der *consocians*-Königin macht die Annahme, dass sie die Königin des Hilfsameisennestes gewalt- sam aus dem Wege räume, wenig wahrscheinlich. Aber nach den unten folgenden neuen Beobachtungen über das Verfahren der *rufa*-Königin dürfte es trotzdem nicht so ferne liegen, auch für die *truncicola*-Königin Ähnliches anzunehmen.

Die bisherigen direkten Beobachtungen über eine gewalt- same Beseitigung der Königin der Hilfsameisenart in den gemischten Kolonien der parasitischen Ameisen beschränken sich auf die Gattungen *Wheeleriella* und *Bothriomyrmex*. Santschi hat 1906 festgestellt, dass nach Aufnahme einer *Wheeleriella*-Königin in einer Kolonie von *Monomorium Salomonis* die Arbeiterinnen der Hilfs- ameisenart es sind, welche ihre eigene Königin töten. Bei *Bothriomyrmex* dagegen beobachtete er, dass die Königin der parasitischen Art selber es war, welche nach ihrer Aufnahme durch die *Tapinoma*-Arbeiterinnen die Königin des Nestes zu töten suchte. Unter den dulotischen Ameisen ist es für *Formica sanguinea* nach den Ver- suchen von Wheeler, Viehmeyer und mir wohl selbstverständ-

54) Auch für *Anergates-Tetramorium* trifft sie nicht zu, da man in diesen Kolonien niemals Arbeiterpuppen der letzteren Art findet.

lich, dass die in ein schwaches Sklavennest eindringende Königin, wenn sie die Arbeiterinnen desselben in die Flucht schlägt oder tötet, um sich der Puppen zu bemächtigen, auch mit der Königin ebenso verfährt. Aber wie gestalten sich die Verhältnisse bei *Polyergus rufescens*, dessen Weibchen zur Koloniegründung durch Adoption in einem Neste der Hilfsameisenart zurückgekehrt sind?

b) Darüber geben Emery's neue Beobachtungen⁵⁵⁾ einen interessanten Aufschluss. Er hatte am 23. Juli 1908 eine kleine *fusca*-Kolonie mit einer Königin, 4 Arbeiterinnen und einigen Puppen aus Sachsen zugesandt erhalten. Am 29. waren mit den frischentwickelten Individuen 10 Arbeiterinnen vorhanden. Er übertrug die Kolonie sodann in die Zentralkammer eines Janet-Nestes und setzte in eine Nebenkammer ein entflügeltes *Polyergus*-Weibchen, das er am 25. Juli umherlaufend gefunden hatte. Zwischen der Kammer des *fusca*-Nestes und jener der *Polyergus*-Königin war der Durchgang mit feuchter Erde verstopft. Als Emery die Scheidewand beseitigt hatte, ging das *Polyergus*-Weibchen bald in die *fusca*-Kammer hinüber, wo es von den Arbeiterinnen, auch von den frischentwickelten, sofort feindlich angegriffen wurde. Die *fusca*-Königin dagegen benahm sich gegen das eingedrungene Weibchen völlig friedlich und beleckte es sogar. Letzteres schien sich mit Vorliebe in ihrer Nähe aufzuhalten. Einige Stunden später hatten sich die *fusca*-Arbeiterinnen, mit Ausnahme von zweien, mit ihren Puppen in die Nebenkammer geflüchtet, wo früher das *Polyergus*-Weibchen gewesen war. Die beiden Weibchen von *Polyergus* und *fusca* waren nahe beisammen in der Kammer des *fusca*-Nestes geblieben; zwei Arbeiterinnen hatten sich ihnen bereits zugesellt⁵⁶⁾. Am nächsten Morgen war die *fusca*-Königin tot. Alle Arbeiterinnen mit den noch übrigen Puppen hatten sich um die *Polyergus*-Königin versammelt und beleckten sie; auch die danebenliegende *fusca*-Königin wurde von einigen derselben beleckt. Keine einzige *fusca*-Arbeiterin war von der *Polyergus*-Königin getötet worden. Die tote *fusca*-Königin dagegen hatte eine den Kopf durchbohrende Bisswunde; auch ein Fühler war abgelöst. Der charakteristische Kopfbiss konnte ihr nur von den Säbelkiefern der Amazonen-Königin beigebracht worden sein. Diese hatte also die Königin der Hilfsameisenart getötet⁵⁷⁾. — Die kleine Kolonie

55) Nuove osservazioni ed esperimenti sulla Formica Amazzone (R. Acc. Bologna 1908—1909, p. 31—36).

56) Also war die *Polyergus*-Königin trotz der anfänglichen Feindseligkeiten von diesen fremden Hilfsameisen rasch aufgenommen worden, ebenso wie es auch bei Forel's und meinen früheren Versuchen der Fall gewesen war (W. B. 1908, S. 380 ff.).

57) Bei dem durchaus friedlichen Verhalten der *fusca*-Königin würden die Romantiker des Darwinismus hier wohl von einem „Meuchelmorde“ reden.

gedieh dauernd in dem Versuchsneste. Anfang Mai 1909 legte die *Polyergus*-Königin Eier⁵⁸⁾, die von den *fusca* gepflegt wurden.

Hier ist also durch Emery zum erstenmal der direkte Beweis dafür erbracht, dass die *Polyergus*-Königin, nachdem sie in einem Nester der Sklavenart von den Arbeiterinnen aufgenommen worden ist, die Königin der Sklavenart selbst umbringt.

c) Ebenso verfährt auch die *rufa*-Königin nach ihrer Aufnahme in einem *fusca*-Neste, wie meine folgenden Beobachtungen zeigen (nach meinem stenographischen Tagebuch).

Am 26. Mai 1909 fand ich mit meinem Kollegen P. H. Klene S. J. auf Fort Olisy bei Luxemburg ein entflügeltes *rufa*-Weibchen, das gerade unter einem Stein Eingang suchte, welcher ein kleines *fusca*-Nest bedeckte. Letzteres enthielt mehrere Dutzend ziemlich kleine Arbeiterinnen mit zwei Königinnen und deren Eierklumpen; es war augenscheinlich eine junge Kolonie⁵⁹⁾. Die *rufa*-Königin, eine der beiden *fusca*-Königinnen, 12 Arbeiterinnen und einige Eierklumpen wurden in einem Fangglas mitgenommen und zu Hause in eine Kristallisationsschale mit feuchter Erde gesetzt. Die *fusca* bauten alsbald eine kleine Nesthöhlung, in welcher ihre Königin und die Eierklumpen untergebracht wurden. Die *rufa*-Königin wurde anfangs von ihnen noch ziemlich heftig angegriffen, verteidigte sich jedoch fast gar nicht. Die Angriffe ließen allmählich nach. Am Morgen des 27. Mai saß die *fusca*-Königin mit einer Anzahl Arbeiterinnen und den Eierklumpen in ihrer Nesthöhle; damals schon fiel mir die andauernd regungslose, zusammengekauerte Haltung der *fusca*-Königin auf; sie hatte den Kopf geneigt und die Fühler und Beine an den Leib gezogen, als ob sie sich „totstellte“. Erst bei Berührung mit meiner Pinzette erhob sie sich plötzlich und lief weiter. Die *rufa*-Königin ging an diesem Tage unruhig auf der Nestoberfläche umher, von den ihr begegnenden Arbeiterinnen teils ignoriert, teils vorübergehend angegriffen. Sie wehrte sich nicht, sondern suchte eine *fusca*, die sie am Fühler oder Beine zerzte, durch Fühlerschläge zu beschwichtigen. (Schluss folgt.)

58) Nach brieflicher Mitteilung Emery's vom 17. Mai. Seine gedruckten Beobachtungen hatten mit 1908 abgeschlossen. Er sandte mir auch zwei Photographien der kleinen gemischten Kolonie.

59) In diesem Falle ist die Mehrzahl der Königinnen wohl sicher darauf zurückzuführen, dass die beiden *fusca*-Weibchen sich an demselben Platze zur Koloniegründung zusammengefunden hatten; denn so junge Kolonien erziehen noch keine geflügelten Geschlechter. Vgl. hiermit oben S. 594—595.