

# 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. Oktober 1909.**

**Nº 19.**

---

Inhalt: Wasmann, Über den Ursprung des sozialen Parasitismus der Sklaverei und der Myrmekophilie bei den Ameisen. — Verhoeff, Über Dermapteren (Schluss). — Rübsamen, Die wichtigsten deutschen Rebenschädlinge und Rebennützlinge.

---

## 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.)

(Mit 2 Figuren im Texte.)

Herr Prof. Emery hat in Nr. 11, 1909 des Biolog. Centralbl. eine neue Theorie „Über den Ursprung der dulotischen, parasitischen und myrmekophilen Ameisen“ aufgestellt, die er in Gegensatz zu meiner diesbezüglichen Theorie<sup>1)</sup> bringt. Er hält letztere — speziell in ihrer Anwendung auf die Verhältnisse bei *Formica* — zwar für „verführerisch“, aber doch für „unannehmbar“. Ich will nun im folgenden Emery's Ansicht sorgfältig prüfen und mit der meinigen vergleichen. Der Hauptzweck dieser Arbeit ist jedoch kein negativer, sondern ein positiver. Neben der Kritik von Emery's Theorie sollen nämlich auch eine Reihe neuer Gesichtspunkte gewürdigt werden, welche zum Verständnis des wahrscheinlichen phylogenetischen Ursprungs von Parasitismus, Sklaverei und Myrmekophilie bei den Ameisen beitragen. Wir

---

1) Weitere Beiträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen (Biol. Centralbl. 1908, Nr. 8—13 und 22). Ich zitiere diese Arbeit im folgenden mit „W. B. 1908“.

werden dadurch, wie ich hoffe, der Lösung dieses schwierigen Problems wenigstens etwas näher kommen.

Emery's neue Theorie lässt sich kurz folgendermaßen formulieren: Die primitive Form der Koloniegründung bei den dulotischen und den parasitischen Ameisen ist der Typus der Raubweibchen, welche in ein fremdes Nest eindringen und dort mit Gewalt der fremden Brut sich bemächtigen, die sie daselbst dann erziehen. Dieses primitive Stadium nennt Emery „Einmieterstadium“. Von ihm aus soll einerseits der temporäre soziale Parasitismus, andererseits die Sklavenzucht (Dulosis) sich entwickelt haben. Der permanente soziale Parasitismus aber ist nach Emery zum Teil bei ehemals temporär parasitischen Arten, zum Teil bei ehemals dulotischen Arten entstanden, wobei jedoch nicht die Dulosis, sondern bloß der Parasitismus der Weibchen das maßgebende Moment für die fortschreitende parasitische Degeneration war.

Meine Theorie hatte dagegen, kurz zusammengefasst, gelautet: Die primitive Form der Koloniegründung bei den parasitischen und den dulotischen Ameisen ist der Typus der Adoptionsweibchen, welche die Fähigkeit zur selbständigen Koloniegründung verloren haben und deshalb hierbei von der Mithilfe der Arbeiterinnen (sei es der eigenen oder einer fremden Art) abhängig geworden sind. Von diesem Stadium aus, welches ich bei *Formica* als „rufa-ähnliches Stadium“ bezeichnete, suchte ich einerseits die Entstehung des temporären sozialen Parasitismus, andererseits die Entstehung der Sklaverei abzuleiten. Den permanenten sozialen Parasitismus führte ich teils auf ehemaligen temporären Parasitismus, teils auf ehemalige Dulosis, teils auf Entartung eines ehemaligen Gast- oder Diebsverhältnisses, das in zusammengesetzten Nestern begonnen hatte, zurück (W. B. 1908, S. 439 u. 440). Bei der Ableitung des permanenten Parasitismus von ehemaliger Dulosis schrieb ich auch der letzteren selbst einen parasitisch degenerierenden Einfluss zu.

Die neue Theorie Emery's stimmt also mit der meinigen überein in folgenden Punkten:

a) Parasitismus und Sklaverei bei den Ameisen lassen sich theoretisch von einem gemeinschaftlichen oder einem ähnlichen Anfangsstadium ableiten.

b) Der extreme soziale Parasitismus kann auf mehreren verschiedenen Wegen entstanden sein.

c) Die hypothetische Stammesgeschichte sowohl des Parasitismus wie der Sklaverei bei den Ameisen bildet nur eine ideale Einheit, keine reale; sie löst sich vielmehr in Parallelreihen einzelner, unabhängig voneinander verlaufener Entwicklungsprozesse auf, die bei verschiedenen Gattungen und

Arten zu verschiedenen Zeiten begannen und verschieden weit fortgeschritten sind (W. B. 1908, S. 432)<sup>2)</sup>. Emery's Tabelle (S. 362) bietet hierfür neue wichtige Details.

Unsere Theorien weichen dagegen voneinander ab hauptsächlich in folgenden Punkten:

1. Emery sieht als primitives Anfangsstadium für Parasitismus und Sklaverei ein Raubstadium der Weibchen an, ich dagegen ein fakultatives Adoptionsstadium.

2. Emery hält bei den haufenbauenden (acervicolen) *Formica*-Arten die Adoption der Weibchen durch Arbeiterinnen von *F. fusca* für den „primitiven Gründungsprozess“ dieser Kolonien, während er die Adoption der Weibchen durch Arbeiterinnen der eigenen Art (Zweigkoloniebildung) für ein „sekundäres Verfahren“ erklärt (S. 354). Nach meiner Ansicht dagegen obwaltet das umgekehrte Verhältnis.

3. Emery will nur den Parasitismus der Weibchen als Faktor für die fortschreitende parasitische Degeneration der Kolonien gelten lassen, während ich außerdem auch die Dulosis für einen jene Degeneration fördernden Faktor halte.

Meine Arbeit wird folgende Teile umfassen<sup>3)</sup>:

1. Prüfung der neuen Raubweibchentheorie Emery's.
2. Der Entwicklungsgang der abhängigen Koloniegründung bei *Formica*.
3. Der hypothetische Entwicklungsgang von *Harpagoxenus*.
4. Die „degenerierende Wirkung“ der Dulosis.
5. Die gewaltsame Beseitigung der Königin der Hilfsameisenart.
6. Vergleich zwischen den dulotischen, parasitischen und myrmekophilen Ameisen.
7. Entstehung neuer parasitischer Ameisen durch den Polymorphismus der Wirtsart. (Mit Beschreibung einer neuen Art.)

# 1. Ist als primitives Ausgangsstadium für Parasitismus und Sklaverei ein Raubstadium oder ein Adoptionsstadium der Weibchen anzusehen?

Emery führt als durchschlagenden Beweis für seine Ansicht die folgende Erwägung an (S. 355): Das primitive Stadium muss ein Raubstadium, kein parasitisches Stadium gewesen sein; denn es ist undenkbar, dass aus einem Parasiten ein Raubtier werde, sondern nur umgekehrt aus einem Raubtier ein Parasit.

Hiergegen bemerke ich folgendes. Emery fasst offenbar den Begriff des Parasitismus in einem ganz anderen, viel extremeren Sinne als ich. Dass aus einem Ento- oder Ekto-

2) Siehe hierüber auch schon: Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie, 3. Aufl., 1906, S. 418ff. und 423.

3) Ein ausführliches Inhaltsverzeichnis wird am Schlusse der Arbeit folgen.

parasiten kein Raubtier mehr werden könne, gebe ich gerne zu. Ebenso gebe ich zu, dass aus einem bereits zu einer erheblichen Degeneration fortgeschrittenen Stadium des obligatorischen sozialen Parasitismus kein Raubstadium mehr werden könne (vgl. W. B. 1908, S. 429 u. 434). Aber darum handelte es sich bei meiner Theorie ja gar nicht! Das fakultative Adoptionsstadium, von welchem ich — speziell bei *Formica* — den temporären Parasitismus und die Sklaverei sich abzweigen ließ, besagte nur, dass die betreffenden Königinnen die Fähigkeit zur selbständigen Koloniegründung verloren haben und deshalb der Hilfe von Arbeiterinnen, sei es der eigenen oder einer fremden Art, hierfür bedürfen. Ferner zeigte ich an dem Beispiel von *Formica rufa*, dass die isolierten befruchteten Weibchen derselben diesem Stadium sehr nahe stehen, indem sie eine Mischung von beiderlei Neigungen, zum friedlichen Adoptionsversuch und zur gewaltsamen Aneignung von *fusca*-Puppen, aufweisen. Dieses Stadium ist aber von dem Normalstadium der Ameisenköniginnen überhaupt nur dadurch verschieden, dass die Fähigkeit zur selbständigen Koloniegründung in Wegfall gekommen ist. Die Königinnen sämtlicher höherer Ameisen (z. B. *Formica*) sind, wie auch Wheeler schon hervorgehoben hat, mehr oder weniger zu „Parasiten“ der Arbeiterinnen ihrer Kolonie geworden, von denen sie sich füttern und die Brut erziehen lassen. Von diesem Normalstadium bei *Formica* müssen wir aber ausgehen, wenn wir den Ursprung des temporären Parasitismus und der Sklaverei innerhalb der Gattung *Formica* erklären wollen.

Emery's Beweis, dass das gemeinschaftliche primitive Stadium des Parasitismus und der Dulosis kein „parasitisches Stadium“ gewesen sein könne, beruht daher auf ganz irrümlichen Voraussetzungen.

Prüfen wir nun die positiven Beweise, welche Emery dafür erbringt, dass jenes primitive „Einmieterstadium“ ein Raubstadium gewesen sein müsse. Er stellt sich hypothetisch ein solches Stadium vor, welches noch „primitiver“ gewesen sein soll als das gegenwärtige Raubstadium in der Koloniegründung von *Formica sanguinea* (S. 355). Er beruft sich ferner (S. 360) auf die Gattung *Harpagoxenus* (*Tomognathus*), bei welcher die Weibchen heute noch in einem ähnlichen primitiven Raubstadium sich befinden sollen, wie Emery's Voraussetzungen es erfordern.

Ich halte dagegen diese Berufung auf die Verhältnisse bei *Formica sanguinea* und *Harpagoxenus* für ganz ungeeignet, um aus ihnen ein hypothetisches Raubstadium als primitiven Einmieterzustand zu folgern; denn:

a) Die Verhältnisse der Koloniegründung bei diesen beiden Raubameisen sind bereits einseitig spezialisierte, sekundäre,



abgeleitete Zustände und können uns deshalb keine Auskunft über ein primitives Ahnenstadium mehr geben. Für *F. sanguinea* habe ich bereits früher (1908, S. 435—436) gezeigt, dass die Sitte der Weibchen, ihre Kolonien in einem Sklavenneste durch Raub von Sklavenpuppen zu gründen, bereits eine relativ hohe Entwicklung des Sklavereinstinktes bei den Weibchen und den Arbeiterinnen dieser Art voraussetzt. Dasselbe gilt in noch höherem Grade von *Harpagoxenus*: ihre Koloniegründung durch räuberische Einmietung stellt bereits ein weit fortgeschrittenes, abgeleitetes Stadium dar. Dies geht aus der morphologischen Spezialisierung der weiblichen Formen in jener Gattung hervor: ihre Körpergröße, ihre Körperbildung, ihr eigentümlicher Trimorphismus, den Viehmeyer bei *H. sublaevis* entdeckt hat, deuten zur Genüge an, dass das heutige *Harpagoxenus*-Stadium das Endergebnis einer langen, einseitig spezialisierten Entwicklung ist: also muss auch die heutige Form ihrer Koloniegründung (durch räuberische Einmietung in einem Sklavennest (Adlerz, Viehmeyer) ebenfalls als das Endergebnis derselben Entwicklung aufgefasst werden, nicht aber als Repräsentant eines primitiven Anfangsstadiums.

b) Mit welchen hypothetischen Ahnenstadien wird also die biologische Entwicklung von *Formica sanguinea* und *Harpagoxenus* begonnen haben? Mit keinen anderen als jenen, die auch der morphologischen Abstammung dieser Ameisen entsprechen. Bei *F. sanguinea* werden wir hierdurch auf ein *rufa*-ähnliches Stadium hingewiesen, dem seinerseits ein *fusca*-ähnliches Stadium vorausging (siehe im 2. Teil dieser Arbeit); bei *Harpagoxenus* werden wir auf ein *Leptothorax*-Stadium als Ausgangspunkt der hypothetischen Stammesentwicklung dieser Gattung hingeführt (siehe im 3. Teil dieser Arbeit).

c) Dass die biologische Entwicklung der morphologischen parallel gehen muss, ist auch von Emery mit Recht hervorgehoben worden. Daraus folgt aber für unsere Frage der allgemeine Satz: Die biologische Entwicklung des Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen kann nur von solchen hypothetischen Ahnenstadien abgeleitet werden, welche mit der morphologischen Stammesgeschichte der betreffenden Arten oder Gattungen übereinstimmen. Sonst haben die vorgeblichen biologischen Ahnenstadien nur einen rein „dichterischen“ Wert.

d) Ich komme jetzt zu Emery's Tabelle der dulotischen, parasitischen und myrmekophilen Ameisen (S. 362); dieselbe gibt zugleich auch die Gattung an, von welcher die betreffende dulotische, parasitische oder myrmekophile Ameise wahrscheinlich abstammt und nennt überdies deren heutige Wirtsart

oder Sklavenart. Diese Tabelle ist ohne Zweifel der wertvollste Teil in jener Arbeit Emery's. Als vortrefflicher Kenner der Systematik der Ameisen war er ganz besonders dazu befähigt, die wahrscheinlichen phylogenetischen Ausgangspunkte für unsere dulotischen, parasitischen und myrmekophilen Ameisen zu erkennen. Emery's Tabelle zeigt aber, dass die Stammformen der heutigen dulotischen und parasitischen Ameisen den heutigen Sklaven oder Hilfsameisen derselben sehr nahe standen. Nur für die myrmekophilen Ameisen gilt diese Regel nicht. Wir werden daher durch Emery's Tabelle in der Lage sein, auf reeller Grundlage die Frage beantworten zu können, ob die biologischen Ahnenstadien der heutigen sklavenhaltenden und parasitischen Ameisen „Raubweibchen“ oder „Adoptionsweibchen“ waren. Zu diesem Zwecke müssen wir die Formen der Koloniegründung bei den heutigen Hilfsameisen oder Sklaven unserer parasitischen und dulotischen Ameisen betrachten. Als spezielle Beispiele wähle ich die Gattungen *Formica* und *Harpagoxenus*. Die Hilfsameisen der dulotischen *Formica* (*sanguinea*) wie der fakultativ oder obligatorisch parasitischen *Formica* (*rufa*, *truncicola*, *exsecta*, *consocians* u. s. w.) sind sämtlich Arten mit selbständiger Koloniegründung ihrer Weibchen (*F. fusca*, *rufibarbis*, *pallidiflava* etc.). Die Hilfsameisen von *Harpagoxenus* aber sind Arten der Gattung *Leptothorax* (*acervorum* etc.), die ebenfalls ihre Kolonien in selbständiger Weise durch einzelne befruchtete Weibchen gründen. Von dieser Form der Koloniegründung ist daher auch das Anfangsstadium des sozialen Parasitismus wie der Sklavenzucht bei den parasitischen oder dulotischen *Formica* und *Harpagoxenus* abzuleiten.

e) Von welcher Beschaffenheit war also jenes hypothetische Anfangsstadium, jener ursprüngliche „Einmieterzustand“? Entsprach er einem Adoptionsstadium oder einem Raubstadium der Weibchen? Meines Erachtens muss er mit ersterem viel größere Ähnlichkeit gehabt haben als mit letzterem. Hierfür spricht erstens der allgemeine psychische Charakter der Ameisenweibchen und zweitens der spezielle psychische Charakter der Weibchen von *Formica fusca* und *Leptothorax acervorum* etc. Isolierte Weibchen der Ameisen sind im allgemeinen nicht aggressiv gegen fremde Arbeiterinnen, denen sie begegnen; sie suchen im Gegenteil ihre Angreifer durch Fühlerschläge zu beschwichtigen. Der aggressive Charakter der heutigen Weibchen von *Formica sanguinea* und *Harpagoxenus* kann daher keinen ursprünglichen Zustand darstellen, sondern nur einen durchaus sekundären, durch einseitige Entwicklung abgeänderten Zustand. Dagegen ist die Neigung isolierter Ameisenweibchen, bei Arbeiterinnen der eigenen oder verwandter Arten sich adoptieren zu lassen, in dem allge-

meinen Charakter der Ameisenweibchen viel näher begründet. Betrachten wir ferner den speziellen psychischen Charakter der Weibchen von *Formica fusca* und *Leptothorax acervorum* etc., so finden wir bei ihnen keinerlei Neigung zu räuberischer Aggressive gegenüber fremden Ameisen, sondern einen hohen Grad von passiver Duldsamkeit, die zur Grundlage eines Adoptivverhältnisses werden kann. Diese allgemeinen Erwägungen sind jedenfalls der Annahme, dass der „ursprüngliche Einmieterzustand“ ein friedlicher war, viel günstiger als der Annahme, dass er ein räuberischer gewesen sein soll.

f) Emery's primitive Raubweibchen scheinen mir wirklich in der Luft zu schweben, ohne jeden Zusammenhang mit der ursprünglichen Form der Koloniegründung bei den Vorfahren der heutigen parasitischen und dulotischen Ameisen, welche derjenigen ihrer heutigen Hilfsameisen nahegestanden haben muss. Die von Emery bezüglich der morphologischen Abstammung der Ameisen vertretene Hypothese, dass die Stammform derselben ungeflügelte (ergatoide) Weibchen besessen habe, könnte ja mit jenen primitiven Raubweibchen in guten Einklang gebracht werden. Aber erstens glaube ich mit Forel, Wheeler und Escherich<sup>4)</sup>, dass wir die Ameisen von geflügelten Stammformen ableiten müssen, indem die Flügel bei den Weibchen schwerlich erst verschwinden und dann später wiederum fast allgemein auftreten konnten. Zweitens aber hat die Frage nach der Phylogenese der Sklaverei und des Parasitismus bei den Ameisen gar nichts zu tun mit der Frage nach der Stammform dieser Familie; denn nicht von hypothetischen Urameisen haben wir die heutigen parasitischen und dulotischen Ameisen herzuleiten, sondern von den Gattungen ihrer heutigen Hilfsameisen, wie Emery selber in seiner Tabelle so schön gezeigt hat.

g) Die Hauptschwierigkeit, den stammesgeschichtlichen Übergang von Ameisen mit selbständiger Koloniegründung zu Arten mit parasitischer oder dulotischer Koloniegründung zu erklären, liegt in der Frage: wie kam es, dass erstere die ursprüngliche Form der selbständigen Koloniegründung aufgaben? warum gingen sie zur **abhängigen Koloniegründung** über? Emery's Theorie vermag hierauf gar keine Antwort zu geben, wohl aber die meinige. Die selbständige Koloniegründung konnte nur dann aufgegeben werden, wenn sie durch eine andere, für die betreffenden Formen biologisch zweckmäßigere ersetzt wurde. Bei *Formica* habe ich (1905—1908) diesen Übergang durch Vermittlung der acervicolen Formen (*rufa*-Stadium) zu erklären versucht, bei *Leptothorax* dagegen (mit Viehmeyer) durch Ableitung

4) Die Ameise, 1906, S. 48ff.



des *Harpagoxenus*-Stadiums aus einem ehemaligen Diebsverhältnisse in zusammengesetzten Nestern (W. B. 1908, S. 433 und 440). Hier haben wir also in beiden Fällen greifbare Erklärungen, die wir nochmals prüfen wollen.

## 2. Der Entwicklungsgang der abhängigen Koloniegründung bei *Formica*.

Die von Emery zwar für „verführerisch“, aber doch für „unannehmbar“ bezeichnete Hypothese, wonach die acervicolen *Formica*-Arten den Ausgangspunkt für die Entstehung sowohl des temporären sozialen Parasitismus als der Sklaverei innerhalb der Gattung *Formica* gebildet haben, können wir von der biologischen, der morphologischen, der paläontologischen und der geographischen Seite betrachten. Falls sie richtig ist, muss sie sich unter diesem vierfachen Gesichtspunkte als zutreffend erweisen.

a) In biologischer Beziehung schließt sie sich ganz naturgemäß an die Koloniegründung bei *Formica fusca*, *rufibarbis*, *pallidefulva* etc. an, welche durch die befruchteten Weibchen nach dem Paarungsfluge in selbständiger Weise erfolgt und als ursprünglicher Typus der Koloniegründung in der Gattung *Formica* anzusehen ist (siehe oben 1, d). Obwohl jedoch *F. fusca*, ebenso wie weitaus die meisten übrigen Ameisen, diese primäre Form der Koloniegründung beibehalten hat, so kommt bei ihr doch schon ein sekundäres Moment hinzu, nämlich die Aufnahme von neuen befruchteten Weibchen, die aus derselben Kolonie stammen. Emery (S. 354) vermischt dasselbe — auf Huber's Beobachtungen fußend, die nicht einmal eine bestimmte Ameisenart nennen —, allzusehr mit der primitiven Form der Koloniegründung durch einzelne befruchtete Weibchen. Die Vermehrung der Königinnen-zahl durch Weibchen der eigenen Kolonie ist in Wirklichkeit bereits eine sekundäre Erscheinung, die wir zwar bei vielen, aber keineswegs bei allen Ameisen mit selbständiger Koloniegründung treffen; bei den Gattungen *Lasius* und *Tetramorium* fehlt sie beispielsweise fast ganz; hier ist nur eine Königin in jeder Kolonie die Regel. Auch trifft man bei *Formica rufibarbis* seltener mehrere Königinnen in einer Kolonie als bei *F. fusca*, wo Kolonien mit nur einer Königin nach meinen Beobachtungen die Ausnahme bilden. Auf dem Bergabhang von Schötter-Marial bei Luxemburg enthielten z. B. unter 50 *fusca*-Nestern, die ich am 14. April 1906 untersuchte, nur 5—6 Nester eine Königin, die übrigen mehrere, meist 2—5. In 10 Nestern waren über 5 Königinnen vorhanden (in mehreren derselben 6—7, in einem 9, in einem 10). Über die Erklärung dieser Vielzahl der Königinnen bei *F. fusca* findet sich



an anderer Stelle Näheres<sup>5)</sup>. In den meisten Fällen handelt es sich wohl sicher um Weibchen der eigenen Kolonie, die nach der Befruchtung zurückbehalten wurden; denn fremde *fusca*-Königinnen werden nach meinen Versuchen von den *fusca*-Arbeiterinnen viel heftiger angegriffen als die Königinnen von *rufa* und *truncicola*, und junge *fusca*-Kolonien mit mehr als einer Königin sind selten.

Bei *F. fusca* treffen wir also bereits die ausgesprochene Neigung, durch Zurückbehaltung befruchteter Weibchen die eigene Kolonie zu verstärken. Diese Sitte bildet aber den Ausgangspunkt für jenes sekundäre biologische Stadium, das wir bei den acervicolen *Formica*-Arten treffen, nämlich für die Zweigkoloniebildung. Die Anpassung eines Teiles der Nachkommen der bereits im unteren Oligocän sehr häufigen, mit *fusca* vielleicht sogar identischen, *Formica Flori* an die Lebensbedingungen des arktischen Waldes führte höchstwahrscheinlich zur Entwicklung der haufenbauenden *rufa*-Gruppe. Möglichst warme und volkreiche Nesthaufen gestatteten hier allein eine gedeihliche Entwicklung der Kolonie, so dass mit der steigenden Größe und Fruchtbarkeit der Königinnen und der damit wachsenden Bevölkerungszahl des Nestes auch der Nestbezirk, der von den Arbeiterinnen der Kolonie durchstreift wurde, immer mehr an Umfang zunahm. Dadurch wurden aber die befruchteten Weibchen dieser Kolonien nach dem Paarungsflug immer mehr der Notwendigkeit überhoben, selbständig neue Nester zu gründen, weil sie Arbeiterinnen begegneten, die sie entweder in den alten Nesthaufen zurückführten oder mit ihnen in der Nähe neue Zweigkolonien (Tochternester Forel's) gründeten. Die Zweigkoloniebildung der acervicolen *Formica*-Arten ist also ein sekundärer Zustand, der sich ganz naturgemäß an die schon bei *F. fusca* vorhandenen Grundlagen anschließt.

Ob die Tochternester einer acervicolen Kolonie dauernd (wenigstens viele Jahre hindurch) in freundschaftlicher Beziehung miteinander bleiben, wie ich bei *rufa* und *pratensis* häufig beobachtete, oder ob sie später durch völlige Trennung zu verschiedenen Kolonien werden, wie Forel auf Grund seiner Beobachtungen annimmt, ist für die Nestgründung der Weibchen dieser Arten nicht von sehr verschiedener Bedeutung; denn die Arten der *rufa*-Gruppe sind tatsächlich auch zur Aufnahme von Weibchen von fremden Kolonien und selbst von fremden Rassen sehr geneigt. Emery (S. 354) nennt dies zwar „keineswegs bewiesen“, aber mit Unrecht. Ich verweise auf meine diesbezüglichen früheren Angaben (Urspr. u. Entw. d. Sklav. 1905, S. 198), namentlich auf

---

5) Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg, III. Teil (Arch. trimestr. Instit. Grand-Ducal, Sect. d. Sc. phys. etc., 1909, Fasc. III u. IV), S. 76—77.

die *pratensis*-Kolonie Nr. 4 bei Luxemburg<sup>6)</sup>), welche unter sieben Königinnen 5 *pratensis*-Königinnen, 1 *rufa*-Königin und 1 *truncicolo-pratensis*-Königin enthielt. Dass die beiden letzteren erst nachträglich aufgenommen worden waren, geht mit Sicherheit daraus hervor, dass die Arbeiterinnen dieser Kolonie nur *pratensis* waren, ohne eine Beimischung der anderen Rassen. Die bei der *rufa*-Gruppe vorhandene Neigung, auch Weibchen fremder Kolonien oder Rassen relativ leicht aufzunehmen, ist somit wahrscheinlich auf die bei diesen Arten übliche Zweigkoloniebildung zurückzuführen und schließt sich an dieselbe ohne unnatürlichen Sprung an; sie ist auch stammesgeschichtlich aus ihr hervorgegangen zu denken.

Auf diesem Wege lässt sich auch ganz ungezwungen erklären, weshalb bei den acervicolen *Formica* die Fähigkeit zur selbständigen Koloniegründung der Weibchen schließlich verloren gegangen ist: weil sie infolge des Nestbaues und der Lebensweise dieser Arten durch eine andere, bequemere Methode ersetzt worden war: durch die Nestgründung mit Hilfe von Arbeiterinnen der eigenen Kolonie oder der eigenen Art. Die Tatsache selbst, dass die Weibchen dieser Arten (*rufa*, *pratensis*), wenn man sie unter noch so günstigen Bedingungen isoliert hält, nicht zur Eiablage schreiten, halte ich durch meine diesbezüglichen Versuche für hinreichend feststehend<sup>7)</sup>, und sie wird auch von Emery nicht bestritten. Wenn aber die Weibchen der acervicolen *rufa*-Gruppe die Fähigkeit eingebüßt haben, allein neue Nester zu gründen, so müssen sie es eben mit Hilfe von Arbeiterinnen tun; finden sie keine ihrer eigenen Rasse oder Art, so suchen sie bei einer häufigen fremden Art (*Formica fusca*) Aufnahme: hiermit ist der Ausgangspunkt einerseits für die Entwicklung des obligatorischen temporären Parasitismus und andererseits des Sklavenraubes erreicht. Dieses primitive Stadium, aus welchem bei *Formica* die letzteren Zustände abzuleiten sind, bezeichnete ich als fakultatives Adoptionsstadium. Fakultativ ist es deshalb, weil hier die Gründung neuer Nester gewöhnlich noch mit Hilfe von Arbeiterinnen der eigenen Art erfolgt, nur ausnahmsweise mit Hilfe von Arbeiterinnen einer fremden Art (*fusca*); ferner auch deshalb, weil in diesem Stadium die Nestgründung durch Adoption noch die Regel ist, während andererseits (bei den *rufa*-Weibchen,

6) Vgl. auch Ameisen v. Luxemburg, III, S. 15—16. — Neue Versuche über die Aufnahme von Königinnen aus fremden *rufa*-Kolonien habe ich im Juli und August 1909 in Lippspringe (Westf.) angestellt; auch hier gelang die Aufnahme sehr leicht, fast unmittelbar.

7) W. B. 1908, S. 354 u. 730. Ebenso verlief auch ein Versuch, den ich im Mai 1909 mit einem nach dem Paarungsfluge gefangenen, entflügelten *rufa*-Weibchen anstellte; es war nach 6 Tagen schon tot, ohne Eier gelegt zu haben.

W. B. 1908, S. 369) schon die Neigung auftritt, die Hilfsameisen-puppen sich gewaltsam anzueignen und zu erziehen.

Selbstverständlich ist der hier skizzierte Entwicklungsgang der abhängigen Koloniegründung, soweit er auf den stammesgeschichtlichen Ursprung des sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei *Formica* sich bezieht, nur ein hypothetischer. Aber er wird doch allen Anforderungen einer biologischen Hypothese gerecht, indem er, von der ursprünglichen Form der Koloniegründung bei *Formica (fusca)* ausgehend, durch die acervicolen Formen ganz naturgemäß weiterführt bis zu jenem Stadium, wo sozialer Parasitismus und Sklaverei aus einer gemeinsamen Wurzel sich abzweigen. Emery's primitive Raubweibchen dagegen entbehren jedes Zusammenhanges mit der ursprünglichen Form der Koloniegründung bei *Formica*; sie vermögen zudem den Ursprung der abhängigen Koloniegründung nicht zu erklären; seine Theorie stellt ferner die natürliche biologische Entwicklungsfolge geradezu auf den Kopf, indem sie (S. 354) die Aufnahme einer *rufa*-Königin durch Arbeiterinnen von *fusca* für „primitiver“ erklärt als ihre Aufnahme durch Arbeiterinnen der eigenen Art in einer Zweigkolonie von *rufa*!

Dass die Entwicklung des obligatorischen sozialen Parasitismus innerhalb der Gattung *Formica* mit der acervicolen Lebensweise aufs innigste zusammenhängt und aus ihr auch stammesgeschichtlich herzuleiten ist, geht nicht bloß daraus hervor, dass wir bei *F. rufa* heute noch die fakultative Vorstufe eben jenes Verhältnisses beobachten können, sondern auch aus der Tatsache, dass sämtliche Arten und Rassen der temporär parasitischen *Formica* in Europa wie in Nordamerika systematisch zur *rufa*-Gruppe gehören oder doch in allernächster Verwandtschaft zu ihr stehen. Letzteres gilt auch für die dulotischen Formen der *sanguinea*-Gruppe. Unsere biologische Ableitung beider Zweige aus einem *rufa*-ähnlichen Stadium gewinnt dadurch eine starke Stütze, während Emery's neue Raubweibchentheorie gar keine Erklärung dieses Rätsels zu bieten vermag.

Nachdem die Fähigkeit der Weibchen, selbständig neue Kolonien zu gründen, infolge der acervicolen Lebensweise einmal verloren gegangen war, konnte sie bei den Nachkommen dieses Stadiums nicht wieder erworben werden, auch wenn der Nestbau und die Lebensweise der Arbeiterinnen infolge äußerer Verhältnisse sich änderte. Daher schließt sich die weitere hypothetische Entwicklung sowohl des sozialen Parasitismus wie der Sklavenzucht bei *Formica* ganz naturgemäß an jenes fakultative Adoptionsstadium an.

Betrachten wir zuerst die parasitische Entwicklungsrichtung, die bei verschiedenen acervicolen Formen zu verschiedenen Zeiten



eingeschlagen wurde. Wir müssen annehmen, dass den Weibchen dieser *Formica* die Mithilfe eigener Arbeiterinnen bei der Nestgründung immer seltener zu Gebote stand, so dass sie schließlich in gesetzmäßige Abhängigkeit von der Adoption bei fremden Hilfsameisen (*Formica fusca* etc.) gerieten. Wir können nur vermuten, dass Änderungen der Lebensweise und speziell der Nestplätze, verursacht durch klimatische Veränderungen, hierzu die äußere Veranlassung boten, indem die betreffenden *Formica* aus dem eigentlichen Waldgebiet verdrängt, auf freieren Örtlichkeiten sich niederließen, wo es zahlreiche *fusca*-Nester gab. Solche Wohnungsverhältnisse treffen wir beispielsweise heute bei *F. truncicola* und *exsecta*. Je mehr aber die Weibchen bei ihrer Nestgründung auf eine fremde Hilfsameisenart angewiesen waren, desto mehr ging bei dem parasitischen Zweige dieser Entwicklungsrichtung die Körpergröße der Weibchen zurück und desto friedlicher gestaltete sich auch ihre Adoption in den Nestern der Hilfsameisenart. Bei *truncicola* steht die Größe der Weibchen nur wenig unter jener von *rufa*, bei *exsecta*, bei *consocians* und anderen nordamerikanischen Formen (*microgyna*, *nepticula*, *impeya*, *montigena*) ist die Kleinheit der Weibchen schon viel auffallender. Selbstverständlich können wir es uns im einzelnen nicht mehr rekonstruieren, wie diese Vorgänge bei den verschiedenen parasitischen Arten sich abspielten. Ich glaube jedoch, dass die von Emery (S. 359ff.) für die Entwicklung des Schmarotzertums bei den Ameisen hervorgehobenen Momente auch hier einigermaßen Anwendung finden können, wenngleich die parasitischen *Formica*-Arten sämtlich gegenwärtig noch nur temporäre, nicht permanente „Parasiten“ ihrer Hilfsameisen sind.

Wie haben wir uns aber die Differenzierung der dulotischen von der parasitischen Entwicklungsrichtung innerhalb der Gattung *Formica* zu erklären? Hierfür ist ohne Zweifel, wie schon früher (1905, 1907, 1908) ausgeführt wurde, der Nahrungserwerb der Arbeiterinnen von großer Bedeutung. Auf dem *rufa*-ähnlichen Stadium, welches uns als hypothetischer Ausgangspunkt für beide Entwicklungsrichtungen diene, finden wir als Nahrungserwerb hauptsächlich Blattlauszucht und nebenbei Insektenraub. Jene Zweige dieses Stammes, welche den doppelten Nahrungserwerb beibehielten, gelangten infolge der abhängigen Koloniegründung zum temporären Parasitismus (*truncicola*, *exsecta* u. s. w.), jener Zweig dagegen, welcher den Nahrungserwerb durch Blattlauszucht aufgab und ganz zum Insektenraub, speziell zum Raube fremder Ameisenpuppen überging, stellt die dulotische Entwicklungsrichtung (*sanguinea* und ihre Rassen) dar. Darin, dass jener Wechsel im Nahrungserwerb der Arbeiterinnen die notwendige Vorbedingung für die Entwicklung der Sklavenzucht bei *Formica* bildet, scheint



Emery mir zuzustimmen, indem er sagt (S. 357, Anm.): „Wenn die *F. truncicola*, *exsecta* und andere Raubameisen gewöhnt wären, die Puppen anderer Ameisen haufenweise heimzutragen, dann würden sie wie *F. sanguinea* zur Dulosis gelangt sein.“ Allerdings sind die Weibchen von *truncicola* und noch mehr jene von *exsecta* bereits in parasitischer Richtung spezialisiert, und es ist deshalb fraglich, ob bei ihnen heute noch eine Umkehr zur Dulosis möglich wäre (vgl. W. B. 1908, S. 434—435). Jedenfalls müsste dieselbe dann durch ein Adoptionsstadium der Weibchen hindurchgehen, und erst später könnte, wenn die Körpergröße und Kraft der Weibchen wieder zugenommen hat, ein *sanguinea*-ähnliches Raubstadium der Weibchen erreicht werden.

Bei der hypothetischen Ableitung des *sanguinea*-Stadiums ist es jedoch, wie oben gezeigt wurde, naturgemäßer, von einem *rufa*-ähnlichen fakultativen Adoptionsstadium der Weibchen auszugehen, welches noch nicht einseitig in parasitischer Richtung spezialisiert ist, und welches zugleich auch schon die ersten Spuren der dulotischen Richtung aufweist, nämlich Kampflost und Neigung der Weibchen zur gewaltsamen Aneignung von Puppen der Hilfsameisenart. Wie konnte aus diesem Stadium am ehesten das *sanguinea*-Stadium hervorgehen?

Durch Anpassung einer großen *acervicolen Formica*-Art an die Lebensweise auf der Heidekrautsteppe<sup>8)</sup>. Auf dieser lebt die europäische *F. sanguinea* auch heute noch mit besonderer Vorliebe. Klimatische Veränderungen, welche die Entwicklung der Steppe begünstigten und welche die Vorfahren von *sanguinea* aus dem Walde auf die Steppe verdrängten, bieten daher auch den wahrscheinlichsten äußeren Anlass für die Entstehung der Sklavenzucht<sup>9)</sup>. Statt wie früher größtenteils von Blattlauszucht zu leben, mussten die Vorfahren von *sanguinea* hier zu ausschließlichen Insektenräubern werden; bei dieser carnivoren Ernährungsweise bot aber der Raub von Puppen aus fremden Ameisennestern die reichste Beutequelle. War aber diese Raubameise einmal eine Puppenräuberin, so musste sie auch notwendig eine Sklavenhalterin werden. Weshalb?

Weil ihre Weibchen nach unserer Hypothese bereits damals ihre neuen Nester (abgesehen von der auch noch vorkommenden Zweigkoloniebildung) regelmäßig mit Hilfe einer bestimmten fremden *Formica*-Art (mit *F. fusca*, wahrscheinlich später erst mit *F. rufibarbis*) gründeten. Dies folgt mit logischer Konsequenz aus der Weiterentwicklung der abhängigen Koloniegründung bei den Vorfahren von *F. sanguinea*. Anfangs erfolgte

8) Vgl. hierüber bereits: Biologie und Entwicklungstheorie, 3. Aufl., S. 426 ff.

9) Näheres hierüber siehe unten im Abschnitte d) dieses 2. Teiles.

dieselbe wahrscheinlich noch (wie in dem *rufa*-ähnlichen Ausgangsstadium) vorwiegend durch Adoption der Weibchen in einem Sklavenneste. Setzen wir also diese Gründungsweise der neuen Kolonien bei jenen hypothetischen Vorfahren von *sanguinea* voraus, so brauchen wir keine weiteren Momente für die Entstehung des Sklavereinstinktes bei dieser Raubameise heranzuziehen; denn, dafür, dass unter den von ihr geraubten fremden Arbeiterpuppen gerade jene aufgezogen wurden, welche ihrer normalen Hilfsameisenart (*F. fusca*) angehörten, war bereits durch die Gründungsweise ihrer Kolonien mit Hilfe von Arbeiterinnen eben dieser Art gesorgt.

Der psychologische Zusammenhang zwischen der Sklavenzucht und der abhängigen Koloniegründung wurde bereits früher durch meine Versuche über die Aufzucht von *fusca*-Puppen bei *F. truncicola* und *exsecta*<sup>10)</sup> hinreichend klargelegt. Er beruht zunächst darauf, dass die Arbeiterinnen der Herrenart 3 Jahre lang durch die Arbeiterinnen einer bestimmten Hilfsameisenart erzogen worden sind; deshalb — infolge eines Gedächtniseindrucks — erziehen auch erstere ihrerseits später unter den geraubten Puppen gerade diejenigen ihrer ehemaligen Erzieherinnen, weil deren Geruch ihrem eigenen ursprünglichen Koloniegeruche ähnlich ist. Da aber auch alte *truncicola* und *exsecta*-Kolonien, welche schon viele Jahre ungemischt waren, noch die Neigung zur Aufzucht von *fusca*-Puppen zeigten, muss neben dem individuellen Geruchsgedächtnis der Arbeiterinnen der Herrenart auch schon ein beginnendes „Erbgedächtnis“ für die Puppen der Hilfsameisenart angenommen werden, d. h. eine erblich werdende Neigung zur Aufzucht derselben. Diese erbliche Neigung ist aber in ihrer weiteren

---

10) Urspr. u. Entw. d. Sklav. 1905, S. 125, 165—168, 281, 648—649; W. B. 1908, S. 304—306, 321—331, 726—728. — Die mit dem Beobachtungsneste der natürlichen Adoptionskolonie *exsecta-fusca* I (1908, S. 304—306) im Sommer 1907 angestellten Versuche über die Aufzucht neuer Hilfsameisen nach dem Aussterben der alten, wurden im Sommer 1909 fortgesetzt, nachdem sämtliche *fusca* von 1907 in dem Neste gestorben waren. Am 26. Mai gab ich ca. 60 kleine Arbeiterkokons von *rufa* in das Abfallnest. Sie wurden von den *exsecta* zwar in das Hauptnest hinübergetragen, aber schon am 27. waren sämtliche Kokons geöffnet, und die herausgezogenen Larven und Puppen waren von den *exsecta* bis zum 31. sämtlich aufgeessen. *Rufa*-Arbeiterinnen wurden also trotz der nahen Verwandtschaft mit *exsecta* von letzteren nicht aufgezogen. Als ich jedoch am 21. Juni zahlreiche *fusca*-Kokons und Puppen zugleich mit *exsecta*-Kokons in das Abfallnest gegeben hatte und die Puppen in das Hauptnest hinübergetragen worden waren, erzogen die *exsecta* schon in den nächsten Tagen eine Anzahl *fusca*-Arbeiterinnen aus den Kokons (bis Mitte Juli über 100). Die Kokons von *fusca* wurden also von den *exsecta* ebenso behandelt wie diejenigen der eigenen Art. Nur von den unbedeckten *fusca*-Puppen wurden die meisten gefressen oder in das Vornest hinausgeworfen. Diese Versuche bestätigen also jene von 1907 und 1908 (W. B. S. 726). Weitere Versuche mit *truncicola* 1909 folgen im Nachtrag.

Ausbildung nichts anderes als ein „Sklavenzuchtinstinkt“, und dieser Instinkt beruht somit ursächlich darauf, dass bei der Herrenart die von einer fremden Hilfsameisenart abhängige Koloniegründung bereits zu einer gesetzmäßigen Erscheinung geworden ist<sup>11)</sup>.

Mit der räuberischen Lebensweise der Arbeiterinnen ging bei den Vorfahren von *sanguinea* auch eine Steigerung des Raubinstinktes der Weibchen parallel. Aus dem *rufa*-ähnlichen Zustand, in welchem die Adoption der Weibchen durch die Hilfsameisen noch die Regel gewesen war, entwickelten sich dadurch allmählich die heutigen Raubweibchen von *sanguinea*, welche nach dem Paarungsfluge in ein Sklavennest eindringen, dort meist mit Gewalt der Puppen sich bemächtigen und sie daselbst als erste Hilfsameisen für ihre neue Kolonie erziehen. Diese Raubweibchen stellen also ein sekundäres, kein primitives Stadium dar.

Die hier kurz skizzierte Entwicklung des Sklavereinstinktes bei *F. sanguinea* dürfte wohl allen Anforderungen einer biologischen Hypothese genügen. Dagegen kann ich die von Ch. Darwin 1859 aufgestellte und neuerdings von Emery (S: 356) als „die am meisten befriedigende“ bezeichnete Hypothese nicht als solche anerkennen. Sie will aus der zufälligen Aufzucht fremder Puppen im Neste einer Raubameise den Ursprung der

---

11) *F. rufa* und *pratensis*, bei denen die Koloniegründung mit *fusca* noch fakultativ ist, zeigen nämlich die Neigung zur Aufzucht von *fusca*-Puppen nicht. Über die Versuche mit alten Kolonien jener Ameisen siehe W. B. 1908, S. 330—331. Aber auch junge *rufa*-Kolonien, die vor wenigen Jahren mit Hilfe von *fusca* gegründet worden waren, scheinen sich nach dem Aussterben der primären Hilfsameisen gegen die Aufzucht neuer *fusca* ablehnend zu verhalten. Am 28. Mai 1909 gab ich in das Lubbocknest der natürlichen Adoptionskolonie *rufa-fusca* I (vgl. 1908, S. 260ff.), in welchem nur die *rufa*-Königin und 5 *rufa*-Arbeiterinnen noch lebten, gegen 100 Arbeiterkokons von *fusca*. Dieselben wurden von den *rufa*-Arbeiterinnen anfangs größtenteils adoptiert, aber die aus einigen Kokons herausgezogenen Larven und Puppen gefressen. Die übrigen Kokons ließen sie später einfach liegen, ohne sie weiter zu pflegen. Keine einzige *fusca*-Arbeiterin wurde von *rufa* aus den Kokons gezogen, obwohl am 24. Juni schon mehrere derselben schwarz durchschienen. Am 1. Juli sah ich endlich, wie eine *fusca*-Arbeiterin selbst ihren Kokon öffnete und sich mit großer Mühe aus demselben befreite. Von einer *rufa*-Arbeiterin wurde sie unterdessen sogar mit geöffneten Kiefern feindlich angefahren! Eine zweite *fusca* hatte sich ebenfalls auf dem nämlichen Wege aus dem Kokon freigemacht. Diese beiden *fusca* alliierten sich mit den 3 noch lebenden *rufa*-Arbeiterinnen und der *rufa*-Königin und zogen bis zum 6. Juli noch 5 weitere *fusca* aus ihren Kokons (die übrigen Puppen waren unterdessen vertrocknet); aber die *rufa*-Arbeiterinnen beteiligten sich daran ebensowenig wie die *rufa*-Königin! Hier haben wir also einen Fall, wo Hilfsameisen sich „zufällig“ in einem fremden Neste entwickelten. Wären die *rufa*-Arbeiterinnen in diesem Neste zahlreicher gewesen, so würden sie die fremden Ameisen wahrscheinlich getötet haben, statt sich mit ihnen zu verbinden, da sie schon die Kokons derselben wie diejenigen fremder Arten behandelt hatten. Über weitere Versuche von 1909 siehe im Nachtrag.



Sklaverei mit Hilfe der Naturzüchtung erklären. Das Charakteristische der Dulosis ist jedoch nicht der Raub fremder Puppen als Beute — dieser kommt auch bei vielen anderen nichtdulotischen Ameisen, z. B. bei den Dorylinen (*Eciton*, *Anoma*) regelmäßig vor —, sondern die Aufzucht einer Hilfsameisenart aus diesen geraubten Puppen. Aber gerade dieser springende Punkt lässt sich, wie ich schon früher<sup>12)</sup> auf experimentellem Wege gezeigt habe, bei der Gattung *Formica* keineswegs dadurch erklären, dass mehr Puppen geraubt wurden als gefressen werden konnten. Der Puppenraub der Arbeiterinnen ist nur die Vorbedingung, nicht die Ursache für die Entstehung des Sklavereinstinktes. Meine Hypothese vermag auch die Ursache derselben anzugeben, nämlich die abhängige Koloniegründung bei den Weibchen der Raubameisenart; und diese Ursache ist so einfach und erklärt den Sklavereinstinkt so unmittelbar, dass wir einer durch unbegrenzte Zeiträume fortgesetzten Naturzüchtung zu seiner Entstehung gar nicht bedürfen!

Auf die weitere Entwicklung des Sklavereinstinktes bei *Formica* von einem *sanguinea*-ähnlichen Stadium bis zur Gattung *Polyergus* gehe ich hier nicht ein, da ich den früheren Ausführungen hierüber (W. B. 1908, S. 436—437) nichts wesentlich neues beizufügen habe. Es sei nur bemerkt, dass jetzt auch Emery (S. 357) auf Grund seiner neueren Beobachtungen annimmt, dass die Koloniegründung von *Polyergus* gegenwärtig durch Adoption bei der Hilfsameisenart erfolgt. Die Weibchen von *Polyergus* sind auch nach Emery bereits vom Raubstadium zum parasitischen Stadium übergegangen. Nach meiner Ansicht bedeutet dies einerseits eine Rückkehr zur ursprünglichen Koloniegründung durch Adoption, von welcher das *sanguinea*-Stadium ihrer Vorfahren einst ausgegangen war, andererseits aber auch den Beginn der parasitischen Degeneration von *Polyergus*, welche eine Folge der Überentwicklung der Dulosis bei dieser Raubameise ist. Auf diesen letzteren Punkt werden wir in einem späteren Abschnitte zurückkommen (im 4. Teile).

b) Nachdem wir bisher den hypothetischen Entwicklungsgang der abhängigen Koloniegründung bei *Formica* vom biologischen Gesichtspunkte aus betrachtet haben, wenden wir uns zum vergleichend-morphologischen, um zu prüfen, ob die Ergebnisse der letzteren Betrachtungsweise mit jenen der ersteren stimmen.

Die Ergebnisse der biologischen Betrachtung waren kurz folgende: Der stammesgeschichtliche Entwicklungsgang begann mit einem *fusca*-ähnlichen Stadium der selbständigen Koloniegründung, aus welchem bei einem Teile der

12) 1905, S. 117ff.; siehe auch oben S. 600 u. 601, Anm. 10 u. 11.



Nachkommen durch Anpassung an die acervicole Lebensweise ein *rufa*-ähnliches Stadium der abhängigen Koloniegründung hervorging. Von diesem fakultativen Adoptionsstadium aus zweigten sich einerseits die obligatorischen Formen des temporären sozialen Parasitismus ab (*F. truncicola*, *excsecta*, *consocians* etc.), andererseits der dulotische Zweig von *F. sanguinea*. Aus einem *sanguinea*-ähnlichen Stadium ist auch der hochentwickelte Sklavereinstinkt von *Polyergus* durch Weiterentwicklung der Dulosis entstanden.

Was sagt die vergleichende Morphologie der *Formica*-Arten hierzu? Sie gebietet uns, die höher differenzierten Formen von den weniger differenzierten abzuleiten, nicht aber umgekehrt. Die Gattung *Proformica* können wir aus unserer Untersuchung ganz ausschließen, da die Formen, um deren Stammesentwicklung es sich hier handelt, sämtlich zur Gattung *Formica* im engeren Sinne gehören. Innerhalb letzterer kommen nur die Formengruppen von *fusca*, *rufa* und *sanguinea* in Betracht, für Nordamerika außerdem jene von *pallidefulva*<sup>13)</sup>.

Als die morphologisch ursprünglichste und einfachste jener Gruppen ist die *fusca*-Gruppe anzusehen, ebenso wie sie auch in biologischer Beziehung die primitivsten Kolonieverhältnisse zeigt. Die *pallidefulva*-Gruppe in Nordamerika steht ihr sowohl morphologisch als auch biologisch zunächst; sie hängt mit ihr überdies morphologisch zusammen durch die subsp. *fuscata* Em. Beide Gruppen umfassen Arten mit schlankem Körperbau, relativ schmalen Kopf und wenig differenzierter Fühlergeißel, deren Endglieder kaum weniger schlank sind als die vorhergehenden; ferner ist die Differenzierung der Arbeiterinnen einer Kolonie in größere und kleinere Individuen bei diesen Gruppen sehr wenig entwickelt. Alle diese Momente sind als morphologisch primitive anzusehen. Da diese beiden Gruppen Arten mit selbständiger, also ursprünglicher Koloniegründung umfassen, da sie ferner die Hilfsameisen für unsere heutigen parasitischen und sklavenhaltenden *Formica* stellen und deshalb den Stammformen der letzteren (nach Emery's Tabelle) als nahestehend zu betrachten sind, stimmt offenbar die morphologische Betrachtung hier mit der biologischen völlig überein. Die *pallidefulva*-Gruppe ist jedoch auf das neark-

13) Material für diese Vergleichung lieferten mir außer meiner Ameisensammlung hauptsächlich folgende beiden Arbeiten Emery's: Beiträge zur Kenntnis der nordamerikanischen Ameisengattung, I. Teil (Zool. Jahrb. System, Bd. VII, 1893), S. 643—665; Beiträge zur Monographie der Formiciden des paläarktischen Faunengebietes, VII. Teil (Deutsche Entom. Ztschr. 1909, S. 179—204); ferner Wheeler's Arbeiten über parasitische und dulotische *Formica*-Arten Nordamerikas seit 1901, sowie besonders seine „Comparative Ethology of the European and N. American Ants“ 1908 (Journ. f. Psych. u. Neurol. XIII, p. 404—435), namentlich p. 407—409 die vergleichende Übersicht der paläarktischen und nearktischen *Formica*-Formen.

tische Gebiet beschränkt, und von ihr ließe sich höchstens *F. Pergande* als dulotische oder parasitische *Formica* morphologisch ableiten; zudem sind die Hilfsameisen der nordamerikanischen sklavenhaltenden und parasitischen Formen außerdem der *fusca*-Gruppe angehörig, welche ebenso wie die *rufa*- und die *sanguinea*-Gruppe beiden Kontinenten gemeinsam ist. Für die morphologische Ableitung dieser beiden letzteren Gruppen kann daher nur die *fusca*-Gruppe in Betracht kommen.

Die *rufa*-Gruppe ist zweifellos in morphologischer Beziehung höher spezialisiert als die *fusca*-Gruppe. Sie umfasst hauptsächlich größere, gedrungene Arten mit breiterem Kopf und stärker differenzierter Fühlergeißel, deren Endglieder viel gedrungener sind als die vorhergehenden; auch ist bei ihnen der Dimorphismus der Arbeiterinnen meist stärker ausgeprägt durch größere und kleinere Individuen in einer Kolonie. Alle diese Momente deuten auf eine höhere Differenzierung<sup>14)</sup> des *Formica*-Typus in dieser Gattung hin, in Verbindung mit der sehr großen Formenmannigfaltigkeit von Arten, Unterarten und Varietäten, welche wir in der *rufa*-Gruppe finden. Obwohl wir heute keine eigentlichen Übergänge mehr kennen zwischen der *fusca*-Gruppe und der *rufa*-Gruppe<sup>15)</sup>, so müssen wir doch die *rufa*-Gruppe von der *fusca*-Gruppe morphologisch ableiten, falls wir überhaupt eine monophyletische Entwicklung der Gattung *Formica* annehmen. Daraus folgt aber, dass die acervicolen *Formica*-Arten, welche wir vorhin biologisch von einem *fusca*-Stadium ableiteten, auch morphologisch auf dasselbe zurückzuführen sind: die Ergebnisse beider Betrachtungsweisen decken sich also hier abermals.

Aus einem *rufa*-ähnlichen Stadium der abhängigen Koloniegründung durch fakultative Adoption der Weibchen bei fremden Hilfsameisen leiteten wir ferner vorhin biologisch die Entstehung des obligatorischen temporären Parasitismus bei *Formica* ab. Wie stimmen hierzu die morphologischen Verwandtschaftsverhältnisse?

(Fortsetzung folgt.)

14) Diese höhere Differenzierung ist jedoch nicht gleichbedeutend mit höherer Organisierung. Vgl. meine Arbeit „Die progressive Artbildung und die *Dinarda*-Formen“ (Natur u. Offenbarung 1909, 6. Heft, S. 321 ff.).

15) Wie nahe diese beiden Gruppen einander stehen, zeigt folgendes Beispiel. Einige *Formica*-Weibchen aus Prairie du Chien (Wisconsin), welche P. Heim selbst isoliert gefangen hatte (ohne Arbeiterinnen), wurden von mir an Emery zur Bestimmung gesandt. Derselbe beschrieb sie 1893 als „Var.? *specularis*“ von *F. subpolita* Mayr, die zur *fusca*-Gruppe gehört. Mehrere Jahre später entdeckten Wolff und Muckermann bei Prairie du Chien eine mit *F. subsericea* in gemischten Kolonien lebende Ameise der *rufa*-Gruppe, welche Forel 1904 als Var. *Wasmanni* der *Formica dakotensis* Em. beschrieb. Schließlich stellte sich heraus, dass die Weibchen dieser Varietät von *F. dakotensis* identisch sind mit den von Emery als Var. *specularis* von *subpolita* beschriebenen Weibchen. Ich habe die Typen beider in meiner Sammlung.