

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 einzusenden zu wollen.

Bd. XXIX.

15. Oktober 1909.

N^o 20.

Inhalt: Wasmann, Über den Ursprung des sozialen Parasitismus der Sklaverei und der Myrmekophilie bei den Ameisen (Fortsetzung). — Sokolow, Zur Frage über das Leuchten und die Drüsengebilde der Ophiuren. — v. Linden, Tentakelartige Fortsätze an *Opalina dimidiata*.

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.)

Dass *F. truncicola* einen Zweig des *rufa*-Stammes darstellt, ist wohl selbstverständlich. Sie ist eine Rasse von *F. rufa*, welche sich durch Änderung ihrer Lebensweise und durch Übergang ihrer Weibchen zum obligatorischen Parasitismus von der Stammart abgezweigt hat. Auch für die *exsecta*-Gruppe, eine Unterabteilung der *rufa*-Gruppe mit ausgerandetem Hinterkopfe, ist ihr verwandtschaftlicher Zusammenhang mit dem *rufa*-Stamme wohl außer Zweifel; die Kopfbildung ihrer Arbeiterinnen ist morphologisch von der Kopfbildung von *rufa* abzuleiten, ebenso wie ihre Koloniegründung sich biologisch an jene von *rufa* anschließt. In beiden Beziehungen bildet die nordamerikanische *F. exsectoides* einen Übergang zwischen *rufa* und *exsecta*. Sie hat einen wenig ausgerandeten Hinterkopf, ähnliche Größenstufen der Arbeiterinnen wie *rufa* und ähnliche große Weibchen wie diese. Auch biologisch steht sie *rufa* sehr nahe durch ihre großen Nesthaufen, den Volkreichtum ihrer Kolonien, die ausgedehnte Zweigkoloniebildung und durch die fakultative Adoption ihrer Weibchen durch *F. fusca* (Var. *subsericea*).

Exsecta dagegen (mit ihren Rassen) hat einen stark ausgerandeten Hinterkopf, kleinere Arbeiterinnen und sehr kleine Weibchen; sie baut meist kleinere Haufen, hat nur selten Kolonieverbände, und ihre Weibchen scheinen bereits gesetzmäßig auf Adoption bei *fusca* angewiesen zu sein. Morphologisch wie biologisch ist somit *exsecta* (und die nordamerikanische *F. Ulkei*) durch Vermittlung von *exsectoides* mit *rufa* verbunden, und ihre Abzweigung vom *rufa*-Stamme ist als eine Folge ihres sozialen Parasitismus zu betrachten.

Die nordamerikanische *F. dakotensis* Var. *specularis* Em. (*Wasmanni* For.) ist in bezug auf ihre Lebensweise in gemischten Kolonien (mit *F. subsericea*) entweder dulotisch oder parasitisch; nach der Kleinheit ihrer Weibchen zu urteilen, dürfte letzteres wahrscheinlicher sein. Da *F. dakotensis* zur *rufa*-Gruppe gehört, besteht wohl kein Zweifel darüber, dass sie auch morphologisch vom *rufa*-Stamme herzuleiten ist. Die übrigen nearktischen *Formica*-Formen mit parasitischer Lebensweise der Weibchen, *F. difficilis* Em. Var. *consoecians* Wheel., *F. montigena*, *microgyna*, *nevadensis*, *impexa* und *nepticula* Wheel. mit ihren kleinen Weibchen stehen morphologisch ebenfalls der *rufa*-Gruppe zunächst, noch näher als die *exsecta*-Gruppe. Jedenfalls lässt sich keine derselben unmittelbar von der *fusca*-Gruppe herleiten ohne Vermittlung von *rufa*-ähnlichen Formen. Also stimmen auch hier die morphologischen Verhältnisse mit unserer biologischen Hypothese überein: die Entwicklung des gesetzmäßigen temporären Parasitismus bei *Formica* ist auf ein *rufa*-ähnliches Ausgangsstadium zurückzuführen. Es wäre doch wirklich wunderbar zu nennen, dass der temporäre soziale Parasitismus gerade in der morphologischen Verwandtschaftsgruppe von *F. rufa*, und zwar nur in dieser, so mannigfach vertreten ist, falls nicht in der Biologie der acervicolen Formen die Erklärung dafür zu suchen wäre, weshalb gerade hier die selbständige Koloniegründung verloren ging!

Wenden wir uns nun zur dulotischen *sanguinea*-Gruppe. Auch hier ist eine direkte Ableitung derselben von der *fusca*-Gruppe morphologisch unmöglich, während eine direkte Ableitung von der *rufa*-Gruppe sehr nahe liegt: die *sanguinea* sind *rufa*-ähnliche Formen mit ausgeschnittenem Vorderrand des Clypeus. Der Ausschnitt des Clypeus ist jedenfalls morphologisch ein sekundäres Moment, das aus der gewöhnlichen Clypeusbildung bei ihren nächsten morphologischen Verwandten abgeleitet werden muss. Biologisch hängt die Ausrandung des Clypeus wahrscheinlich mit dem Puppenraube zusammen, da der freie Raum zwischen den Kiefern dadurch vergrößert wird, und der Ausschnitt des Clypeus zugleich das Festhalten der Puppen erleichtert. Bei der amerikanischen *sanguinea subintegra* ist die Ausrandung übrigens äußerst schwach und schließt sich fast an die Clypeusbildung von

rufa an. Das Ergebnis dieser vergleichend-morphologischen Betrachtung ist, dass wir die *sanguinea*-Gruppe nicht direkt, sondern durch Vermittlung der *rufa*-Gruppe von der *fusca*-Gruppe abzuleiten haben. Auch hier bestätigt sich also unsere biologische Ableitung des *sanguinea*-Stadiums von einem *rufa*-ähnlichen Stadium.

Über die morphologische Ableitung der Gattung *Polyergus* von einer bestimmten *Formica*-Gruppe sind wir wegen der weiten Kluft, die beide Gattungen heute trennt, nur auf Vermutungen angewiesen. Das wahrscheinlichste ist, dass wir sie von einer *sanguinea*-ähnlichen Form sowohl biologisch als auch morphologisch herleiten müssen. Der nordamerikanische *Polyergus bicolor* Wasm. hat auch in der Färbung große Ähnlichkeit mit *F. sanguinea*, während *Pol. lucidus* Mayr hierin an die *Formica* der *pallidefulva*-Gruppe erinnert, die seine Sklaven sind. Man könnte daher an eine Ableitung des *Polyergus* durch eine dulotische *Formica* wie *Pergande* Em. denken. Aber diese Hypothese wäre deshalb unwahrscheinlich, weil die *pallidefulva*-Gruppe in Europa und Asien ganz fehlt. Wenn die Gattung *Polyergus* monophyletisch entstanden ist — und das müssen wir annehmen, da wir in beiden Kontinenten nur eine Art (*rufescens* Latr.) mit verschiedenen Rassen finden — so können wir ihren Ausgangspunkt wohl nur in einer *sanguinea*-ähnlichen Form suchen, wofür allerdings hauptsächlich biologische und geographische Gründe sprechen. Aber die vergleichende Morphologie widerspricht dieser Erklärung wenigstens nicht; in der Ausrandung des Clypeus von *F. sanguinea* könnte man sogar schon den ersten schwachen Beginn der Clypeus-Form von *Polyergus* sehen, dessen ganzer Vorderrand zurücktritt und fast gerade abgestutzt ist.

Es braucht wohl kaum bemerkt zu werden, dass wir weder unsere heutige *Formica sanguinea* von unserer heutigen *rufa*, noch unseren heutigen *Polyergus* von unserer heutigen *F. sanguinea* herleiten dürfen. Gleichwie wir in der biologischen Entwicklung der Sklaverei das *sanguinea*-Stadium nur aus einem *rufa*-ähnlichen Stadium, und das *Polyergus*-Stadium aus einem *sanguinea*-ähnlichen Stadium herleiteten, so haben wir uns auch die Stufen der parallelgehenden morphologischen Entwicklung nur als Organisationsstufen zu denken, die den betreffenden heutigen Formen entsprechen.

c) Es erübrigt uns noch, vom paläontologischen und vom vergleichend-geographischen Gesichtspunkte aus die hypothetische Stammesentwicklung des sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei *Formica* (und *Polyergus*) zu betrachten.

Unter den fossilen Ameisen der Tertiärzeit kennen wir keine einzige der dulotischen oder parasitischen Formen der Gegenwart. Dagegen begegnet uns unter den Ameisen des baltischen Bernsteins,

die dem unteren Oligocän angehören, eine einzige *Formica*-Art (*Flori* Mayr), die in großer Individuenzahl vertreten ist¹⁶⁾ und sehr häufig gewesen sein muss. Wheeler¹⁷⁾ hat neuerdings wieder (wie schon früher Mayr und Emery) darauf aufmerksam gemacht, dass *F. Flori* von unserer heutigen *F. fusca* sich durch kein sicheres morphologisches Merkmal unterscheiden lässt; er sieht daher *F. fusca* als einen sehr alten Dauertypus an. Weitere zuverlässige Berichte über tertiäre *Formica*-Arten fehlen¹⁸⁾, zumal eine nähere Bestimmung der von Heer unter den Radoboj-Formiciden (unteres Miocän) als „*Formica*“ beschriebenen Formen¹⁹⁾ nicht möglich ist. Wir können daher nur sagen: das hohe geologische Alter der *Formica fusca* (*Flori*) bestätigt unsere Annahme, dass die *fusc*a-Gruppe als die ursprünglichste *Formica*-Gruppe zu betrachten ist, und dass von ihr aus — im Falle einer monophyletischen Entwicklung der Gattung *Formica* — die übrigen Artgruppen abzuleiten sind. Im übrigen fehlen bisher alle direkten paläontologischen Anhaltspunkte für die weitere Stammesentwicklung innerhalb der Gattung *Formica*; wir sind deshalb auf die vergleichende Geographie angewiesen, um nähere Aufschlüsse über das relative geologische Alter der verschiedenen *Formica*-Gruppen (und *Polyergus*) zu erhalten. Die Regeln, die uns bei dieser Untersuchung zu leiten haben, sind folgende. Erstens: jene Formengruppen, die dem paläarktischen und dem nearktischen Kontinent gemeinsam sind, müssen wir für geologisch älter halten als jene, welche nur einem der beiden Kontinente eigentümlich sind; denn die Ausbildung der ersteren muss schon erfolgt sein, bevor die nördliche Landverbindung beider Kontinente endgültig unterbrochen war, während die letzteren wahrscheinlich erst später entstanden sind. Zweitens: jene Formengruppen, welche einen größeren Reichtum an Arten und Rassen aufweisen, müssen wir — *ceteris paribus* — für geologisch älter halten als jene, die nur eine Art mit wenigen Rassen aufweisen; denn je weiter eine Formengruppe heute differenziert ist, desto früher muss die Differenzierung derselben begonnen haben. Suchen wir nun auf Grund dieser Regeln zu prüfen, ob die wahrscheinliche „historische Entwicklung“ in der Gattung *Formica* mit den Ergebnissen unserer obigen biologischen und morphologischen Betrachtung übereinstimmt.

Die *fusc*a-Gruppe, die *rufa*-Gruppe und die *sanguinea*-Gruppe sowie auch die Gattung *Polyergus* sind dem paläarktischen und dem

16) G. Mayr (Ameisen des balt. Bernsteins, 1868, S. 22) erwähnt 189 Individuen, die ihm vorgelegen hatten.

17) Comparative ethology of the European and North American ants (Journ. f. Psychol. u. Neurol. XIII, 1908, S. 404—435), S. 418.

18) Im sizilianischen Bernstein (mittleres Miocän) ist keine *Formica* vertreten (Emery, Formiche dell' Ambra siciliana 1891).

19) Vgl. Handlirsch, Die fossilen Insekten, 6. Lief., S. 862ff.

nearktischen Gebiete gemeinsam; nur die *pallidefulva*-Gruppe ist letzterem eigentümlich. Innerhalb der *rufa*-Gruppe im weiteren Sinne ist die *rufa*-Gruppe im engeren Sinne beiden Kontinenten gemeinsam, ebenso auch die *exsecta*-Gruppe. Die *rufa*-Gruppe im engeren Sinne zählt jedoch in Nordamerika einen weit größeren Reichtum an Formen, sowohl an Unterarten von *rufa* L., als auch an Arten, die mit *rufa* sehr nahe verwandt sind; letztere sind sämtlich nur nordamerikanisch; bloß *F. rufa* L. ist beiden Kontinenten gemeinsam, ihre Rassen dagegen in beiden verschieden. Die dritte Unterabteilung der *rufa*-Gruppe endlich, welche Wheeler²⁰⁾ als *microgyna*-Gruppe bezeichnet und morphologisch zwischen die *rufa*- und die *exsecta*-Gruppe stellt, ist nur nordamerikanisch; zu ihnen fehlen Parallelförmigkeiten in der alten Welt; es sind sämtlich temporär parasitische Arten mit kleinen Weibchen. Auch die dulotische oder parasitische *F. dakotensis* Wasmanni For. (*specularis* Em.), die zur *rufa*-Gruppe im engeren Sinne gehört, ist nur nearktisch.

Die *sanguinea*-Gruppe²¹⁾ ist auf beiden Kontinenten nur durch eine Art, jedoch mit verschiedenen Rassen und Varietäten vertreten, die sich aber morphologisch sehr nahe stehen, obwohl sie biologisch verschiedene Stadien der Dulosis darstellen²²⁾. Die *Polyergus*-Gruppe ist ebenfalls auf beiden Kontinenten nur durch eine Art vertreten; die nearktischen Rassen sind zahlreicher (*lucidus*, *breviceps*, *bicolor*, *montanus*), während wir nur eine Rasse (*rufescens*) haben; die morphologischen Unterschiede zwischen diesen Rassen sind bedeutender als zwischen den *sanguinea*-Rassen. Die *fusca*-Gruppe ist reich differenziert in eine große Zahl von Rassen

20) Comparative ethology 1908, p. 408. *F. montigena* Wheel., die er daselbst nicht erwähnt, gehört entweder zu dieser Gruppe oder zu der *rufa*-Gruppe im engeren Sinne.

21) Im engeren Sinne; denn zur *sanguinea*-Gruppe im weiteren Sinne rechnet Wheeler auch *F. Pergandei* Em. und *munda* Wheel., die nur nordamerikanisch sind (vgl. Wheeler 1908, p. 408).

22) Unsere europäische *sanguinea* hält regelmäßig Sklaven, und zwar beträgt das Zahlenverhältnis der Herren zu den Sklaven durchschnittlich 3—6 : 1. (Vergleichende Studien über das Seelenleben der Ameisen, 2. Aufl., 1900, S. 52). Ferner steht die Zahl der Sklaven zu derjenigen der Herren durchschnittlich im umgekehrten Verhältnis: die stärksten Kolonien haben die wenigsten Sklaven, und die allerstärksten — 1 unter 40 Kolonien nach meiner Statistik sowohl in Holländisch Limburg als in Luxemburg — haben gar keine Sklaven mehr. (Neues über die zusammengesetzten Nester etc., 1902, S. 12; Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg, III. Teil, 1909, S. 48.) Die nordamerikanischen Rassen sind mannigfaltiger in bezug auf die Dulosis: *aserva* hält nur sehr wenige und manchmal gar keine Sklaven; *rubicunda* hält regelmäßiger Sklaven, aber in relativ geringer Zahl, und die stärksten Kolonien scheinen gar keine mehr zu halten (Biol. Centralbl. 1905, S. 651—652); *subintegra* hält regelmäßig viele Sklaven, und das Zahlenverhältnis der Herren zu den Sklaven ist durchschnittlich 1 : 3—5, also umgekehrt wie bei unserer europäischen Form (Wheeler, Ants of Casco Bay, with observations on two races of *F. sanguinea*; in Bull. Am. Mus. Nat. Hist. XXIV, 1908, S. 627 ff.).

und Varietäten, die sich jedoch zum Teil auf beiden Kontinenten äußerst ähnlich sind (z. B. *fusca* und *subsericea*, *rufibarbis* und *neorufibarbis*). Die ausschließlich nearktische *pallidefulva*-Gruppe ist ebenfalls in mehrere Unterarten und Varietäten differenziert, die jedoch bei weitem nicht so zahlreich sind wie in der *fusca*-Gruppe. Die reichhaltigste morphologische Differenzierung finden wir — zum Teil wohl auch aus biologischen Gründen — innerhalb der acervicolen *rufa*-Gruppe (im weiteren Sinne), und zwar ist Nordamerika viel reicher an Arten und Rassen als das paläarktische Gebiet.

Was dürfen wir aus diesen vergleichend-geographischen und morphologischen Befunden schließen bezüglich des relativen Alters der betreffenden Gruppen?

Dass die *fusca*-Gruppe als die älteste anzusehen ist, steht bereits paläontologisch fest. Aber auch die *rufa*-, die *sanguinea*- und die *Polyergus*-Gruppe müssen ein relativ hohes geologisches Alter haben, weil sie beiden Kontinenten gemeinsam sind. Ihre Ausbildung muss bereits erfolgt sein, bevor die nördliche Landverbindung zwischen dem paläarktischen und dem nearktischen Gebiete endgültig unterbrochen wurde, also vor dem Ende der Tertiärzeit²³⁾. Deshalb ist anzunehmen, dass schon während der Tertiärzeit sowohl die *rufa*-Gruppe als auch die *sanguinea*- und *Polyergus*-Gruppe sich entwickelt haben. Für die *pallidefulva*-Gruppe dagegen ist es sehr wahrscheinlich, dass sie sich erst dann von der *fusca*-Gruppe abtrennte, als zwischen beiden Kontinenten kein Formenaustausch mehr möglich war; denn dafür, dass sie früher auch im paläarktischen Gebiet vorhanden gewesen und dort nur ausgestorben sein soll, fehlt jeder ersichtliche Grund. Nach der morphologischen Differenzierung dieser Gruppe in fünf Rassen ist es übrigens wahrscheinlich, dass sie schon am Schlusse der Tertiärzeit von der *fusca*-Gruppe sich abzweigte.

Über das relative Alter der *rufa*-, der *sanguinea*- und der *Polyergus*-Gruppe geben uns die obigen Tatsachen folgende Andeutungen. Die *rufa*-Gruppe mit ihrer außerordentlich reichen morphologischen Differenzierung ist wahrscheinlich die älteste derselben. Ihr zunächst würde die *Polyergus*-Gruppe kommen, für deren Ausbildung wir schon wegen der morphologischen Verschiedenheit beider Gattungen einen langen Zeitraum in Anspruch nehmen müssen; zudem sind

23) Selbst für den Fall, dass am Schlusse des Pliocäns noch Landbrücken zwischen Eurasien und Nordamerika bestanden, so mussten dieselben doch mit dem Beginn der ersten Eiszeit des Diluviums wenigstens für die Ameisen praktisch unbrauchbar werden, da die Vergletscherung im Norden beider Kontinente immer weitere Fortschritte machte und die Ameisenfauna nach Süden zurückdrängte. Auch in den Interglazialzeiten wird die Vereisung schwerlich so weit zurückgegangen sein, dass ein erneuter Formenaustausch von Ameisen zwischen dem paläarktischen und dem nearktischen Gebiete auf nördlichen Landbrücken wiederum möglich wurde.

ihre Rassen auf beiden Kontinenten sehr verschieden. Der Ursprung der heutigen *sanguinea*-Gruppe dürfte dagegen relativ jünger sein, zumal die Rassen von *sanguinea* auf beiden Kontinenten sich noch sehr ähnlich sind. Wir hätten also einen zweimaligen Ursprung dulotischer Formen aus der *rufa*-Gruppe anzunehmen²⁴⁾: erst eines *sanguinea*-ähnlichen Stadiums der heutigen Gattung *Polyergus*, und später unserer heutigen *sanguinea*. Der Ursprung parasitischer Formen aus der *rufa*-Gruppe ist wahrscheinlich noch öfter erfolgt, aber erst später als der Ursprung der *sanguinea*-Gruppe. Die Abzweigung der *exsecta*-Gruppe von der *rufa*-Gruppe dürfte schon vor der Trennung beider Kontinente vor sich gegangen sein, da wir in der nordamerikanischen *exsectoides* den morphologischen und biologischen Übergang zwischen *rufa* und *exsecta* (bezw. *Ulkei*) finden. Die Abtrennung der *truncicola* von *rufa* ist vermutlich jünger²⁵⁾, zumal diese beiden Rassen sich morphologisch noch sehr nahe stehen. Ebenso ist auch die Entstehung jener zahlreichen parasitischen *Formica*-Formen Nordamerikas, zu denen wir in der alten Welt keine Parallelen haben (*consocians*, *microgyna*, *montigena* u. s. w.), wahrscheinlich geologisch jüngeren Datums und erst nach dem Schlusse der Tertiärzeit erfolgt.

Es sind allerdings größtenteils nur Andeutungen, was uns die vergleichende Tiergeographie über den Verlauf der hypothetischen Stammesgeschichte von *Formica* und *Polyergus* zu berichten vermag. Aber diese Andeutungen führen uns doch zu ganz ähnlichen Ergebnissen, wie wir sie bereits früher auf biologischem und auf morphologischem Wege gewonnen hatten.

Die biologische Reihenfolge (a) hatte die Gestalt des umstehenden ersten Schemas (S. 626).

Ich betone nochmals den hypothetischen Charakter des zweiten Schemas auf S. 626. Spätere Forschungsergebnisse werden dasselbe vielleicht in manchen Punkten modifizieren. Immerhin dürfte es den wahrscheinlichsten Ausdruck für unsere gegenwärtige Kenntnis der Phylogenese des sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei *Formica* bilden.

Aus diesen Ausführungen über den hypothetischen Entwicklungsgang bei *Formica* und *Polyergus* geht hervor, dass der von Emery (S. 361) aufgestellte Satz: die dulotischen und parasitischen Ameisen stammen von nahe verwandten Formen

24) Wenn *F. dakotensis* Wasmanni als dulotisch sich herausstellen sollte, sogar einen dreimaligen.

25) Die nordamerikanische *integra* Nyl. ist zwar unserer *truncicola* Nyl. sehr ähnlich; aber über ihre Koloniegründung wissen wir nichts näheres. Wahrscheinlich ist sie mit unserer *truncicola* nicht unmittelbar verwandt, sondern bloß ein analoger (paralleler) Seitenzweig der *rufa*-Gruppe, der sich, unabhängig von der Entwicklung der eurasischen *truncicola*, in Nordamerika herausgebildet hat.

fusca-Stadium.
(Ursprüngliche Form der selbständigen Koloniegründung; hierher gehört auch die Koloniegründung bei *pallidefulva*.)

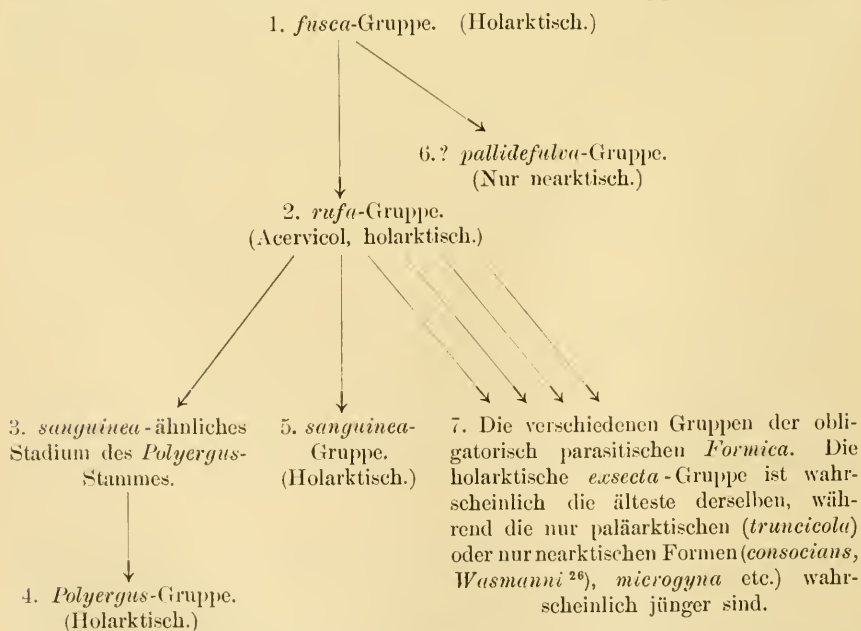
↓
rufa-Stadium.
(Abhängige Koloniegründung infolge der acervicolen Lebensweise.)

↙ *Dulotische Richtung.*
sanguinea-Stadium.
(Niedere Stufen der Dulosis.)

↘ *Parasitische Richtung.*
Obligatorische Formen des temporären sozialen Parasitismus (*truncicola*, *exsecta*, *consocius*, *microgyna* etc.)

↓
Polyergus-Stadium.
(Höhepunkt der Dulosis.)

Die morphologische Reihenfolge (b) in Verbindung mit den paläontologischen und geographischen Ergebnissen (c) kann folgendes Schema darstellen, in welchem die Zahlen das wahrscheinliche relative Alter der betreffenden Gruppen bezeichnen:



26) Auch für den Fall, dass *Wasmanni* zu den dulotischen Formen gehört, stellt sie biologisch, morphologisch und geographisch einen jüngeren Zweig dar als *sanguinea*.

ab, die ihnen als Sklaven oder Wirte dienen, einer genaueren Fassung bedarf. Denn wir können beispielsweise die *F. sanguinea* nicht direkt von *fusca* ableiten, die ihr als Sklavin dient, sondern nur durch Vermittlung der *rufa*-Gruppe; wir können ferner die *F. truncicola* nicht direkt von *fusca* ableiten, die ihre Hilfsameise ist, sondern nur durch Vermittlung von *rufa*, mit welcher *truncicola* zunächst verwandt ist; wir können ferner die *F. consocians* nicht direkt von ihrer Hilfsameise *F. incerta* ableiten, sondern nur von *F. difficilis*, von welcher *consocians* eine Varietät darstellt; *F. difficilis* aber führt in ihrer morphologischen Abstammung auf die *rufa*-Gruppe, und durch diese auf die *fusca*-Gruppe zurück, so dass die *pallidefulva*-Gruppe, zu welcher *F. incerta* gehört, gar nicht in der direkten Abstammungslinie von *consocians* liegen würde, sondern nur in einem Seitenzweige derselben. Ähnliches gilt auch für die Sklaven der heutigen *Polyergus*-Formen. In Nordamerika gehören dieselben größtenteils zur *pallidefulva*-Gruppe; und doch führt eine monophyletische Ableitung der Gattung *Polyergus* nicht auf die *pallidefulva*-Gruppe zurück, sondern durch Vermittlung der *sanguinea*- und der *rufa*-Gruppe auf die *fusca*-Gruppe (siehe oben S. 621 u. 624); die *pallidefulva*-Rassen (*Schaufussi*, *nitidiventris* etc.) können somit erst durch späteren Wirtswechsel von *Polyergus* zu den heutigen Sklaven von *Pol. lucidus* geworden sein; und dieser Wirtswechsel bestand eben darin, dass die Weibchen jener *Polyergus*-Rasse bei *pallidefulva*-Formen sich zur Koloniegründung aufnehmen ließen, während ihre Vorfahren bei *fusca*-Formen sich hatten aufnehmen lassen.

Wir dürfen daher dem obigen Satze Emery's wohl folgende ergänzende Fassung geben, die er auch selber in seiner Tabelle (S. 362) angedeutet hat:

Die dulotischen und die parasitischen 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.

d) Noch eine klimatologische Schlussbetrachtung zur Ergänzung des hypothetischen Entwicklungsganges von *Formica* und *Polyergus* sei hier beigelegt. Die Gattung *Formica* ist, da sie auf das paläarktische und das nearktische Gebiet beschränkt ist, ebenso wie die ihr angepasste *Lomechusa*-Gruppe unter den Staphyliniden²⁷⁾,

27) Siehe hierüber: Beispiele rezenter Artenbildung bei Ameisengästen und Termitengästen (Festschr. f. Rosenthal 1906), S. 46 ff. (Biol. Ctrbl. 1906, Nr. 17 u. 18, S. 568).

wahrscheinlich zirkumpolaren Ursprungs²⁸⁾. Hiermit stimmt auch die klimatische Verteilung der Artengruppen überein. Wir dürfen bei Beurteilung dieser Verhältnisse allerdings nicht vergessen, dass die gegenwärtige Verteilung der Arten zunächst die Folge der klimatischen Veränderungen während und nach der Diluvialzeit ist; wir dürfen ferner nicht vergessen, dass in der Mitte der Tertiärzeit (im Miocän) auf Spitzbergen ein gemäßigtes Klima herrschte, das von unserem heutigen Polarklima weit verschieden war und die Entwicklung einer homogenen Miocänflora im ganzen arktischen Gebiete ermöglichte. Aber die während der langen Tertiärzeit, in welche auch die Hebung der heutigen Gebirgsketten der Alpen, Karpathen, Pyrenäen, des Himalaya und der Anden (mit den Felsengebirgen Nordamerikas) fällt, wiederholt erfolgten klimatischen Veränderungen hatten wahrscheinlich analoge Wirkungen auf die Verteilung der Arten wie die späteren Klimaverschiebungen. Ja wir dürfen sogar mit Grund annehmen, dass die klimatischen Veränderungen, welche seit dem Beginn der Tertiärzeit, wo wir im unteren Oligocän bereits die *fusca*-(*Flori*)-Gruppe als die ursprünglichste *Formica*-Gruppe antreffen, die äußere Veranlassung boten für die fortschreitende Differenzierung der verschiedenen Artengruppen dieser Gattung. Die Entwicklung der acervicolen *rufa*-Gruppe mit ihrer abhängigen Koloniegründung können wir gleichsam als eine Funktion der biologischen Anpassung an die arktische Waldflora betrachten, die Entwicklung der dulotischen *sanguinea*-Gruppe als eine Funktion der biologischen Anpassung an die arktische Steppenflora, wie oben (im biologischen Teile unter a) bereits gezeigt wurde. Auch für die Entwicklung der verschiedenen parasitischen *Formica*-Formen, die ebenfalls von der *rufa*-Gruppe sich abzweigten, ist es wahrscheinlich, dass Änderungen der Lebensbedingungen infolge klimatischer Veränderungen den Anlass zu ihrer Entstehung boten.

Betrachten wir nun die klimatische Verteilung der *fusca*-, *rufa*-, *sanguinea*- und *Polyergus*-Gruppe speziell in Europa und Asien²⁹⁾. Die *fusca*-Gruppe besitzt die weiteste und allgemeinste Verbreitung, die von klimatischen Verschiedenheiten nahezu unabhängig ist. Sie reicht einerseits am weitesten in den Norden hinauf bis an die Polarregion, und sie steigt auch in den Gebirgen am höchsten hinauf in die alpine Region. Andererseits reicht das Verbreitungsgebiet der *fusca*-Gruppe im Süden bis an die äußersten Grenzen der paläarktischen Region Eurasiens, und einige ihrer Rassen sind in der

28) Das zahlreiche Vorkommen der *Formica Flori* im baltischen Bernstein, während sie im jüngeren sizilianischen Bernstein fehlt, deutet ebenfalls auf den nordischen Ursprung von *Formica* hin.

29) Gute Notizen hierfür finden sich auch bei Emery, Paläarktische Formiden VII, 1909.

Ebene ebenso häufig wie im Gebirge; nur aus der dichtesten Waldregion weicht sie zurück an den Saum der Wälder. Auch in Nordindien im Himalaya-Gebiet ist sie nach Forel³⁰⁾ durch drei ihrer paläarktischen Rassen (*fusca*, *gagates*, *rufibarb* und Var. *fusco-rufibarb*) vertreten. Vergleichen wir die paläarktischen Hauptrassen der *fusca*-Gruppe untereinander, so finden wir, dass *fusca* i. sp., die den ursprünglichsten Stamm darstellt, am weitesten nach Norden und in die Gebirge hinaufsteigt. Forel fand in der Schweiz ihre Nester bis auf 2400 m Höhe. Bei Lech in Vorarlberg traf ich zahlreiche *fusca*-Nester noch mehrere hundert Meter über die obere Grenze der Waldregion hinaus, wo das *rufa*-Gebiet aufhörte; *fusca* steigt hier bis über 2000 m hinauf, *rufa* nur bis 1700 m. In Südeuropa ist *fusca* eine Gebirgsform, und lebt in der Ebene nur sehr selten; in Nord- und Mitteleuropa dagegen ist sie auch in der Ebene die häufigste aller *Formica*-Arten. An Universalität der Verbreitung und an Häufigkeit kommt ihr zunächst *rufibarb* (mit der Var. *fusco-rufibarb*). Sie reicht jedoch nicht so weit nach Norden und in die Gebirgshöhen wie *fusca*, wenigstens in den Alpen; denn im Kaukasus steigt sie nach Ruzsky bis 3000 m hinauf; im Süden (z. B. in Portugal) kommt sie auch in der Ebene noch vor, wo *fusca* als nordischere Form bereits fehlt. *F. gagates* und *cinerea* sind in ihrer Verbreitung weit beschränkter als die vorigen Rassen; erstere ist in Europa hauptsächlich eine südliche und südwestliche Form, letztere eine östliche und südöstliche. So umspannt das Verbreitungsgebiet der *fusca*-Gruppe, von Norden ausgehend, alle klimatischen Abstufungen der paläarktischen Region.

Der *fusca*-Gruppe zunächst kommt die acervicole *rufa*-Gruppe. Sie reicht ebenfalls sehr weit nach Norden hinauf bis an die Grenze des arktischen Waldgebietes, und ebenso auch in den Gebirgen bis an die Zwergföhrenregion. *F. rufa* i. sp. ist am häufigsten in der arktischen und in der alpinen Waldregion, obwohl sie in Nord- und Mitteleuropa auch in Wald und Busch der Ebene nicht selten ist; im Süden dagegen (z. B. in den Pyrenäen, am Südabhang der Alpen und im Kaukasus) ist sie auf das Gebirge beschränkt. Ihr zunächst kommt *F. pratensis*, welche mehr dem Rande der Wälder folgt und auch auf der Ebene in Wiesen nicht selten ist, wenigstens in Nord- und Mitteleuropa. Ihr flacherer, dafür aber um so tieferer Nestbau emanzipiert sie bereits von dem Leben in der Waldregion. Auch *F. truncicola* ist vom Waldgebiete unabhängig, kommt aber häufiger im Hügelland vor als in der Ebene. Sie ist auch in Nordindien an der Grenze von Tibet gefunden worden (nach Forel). In bezug auf die Vorliebe für die

30) Les Formicides des Indes et de Ceylan. Part. IV., S. 7 u. 8 (Journal Bombay Nat. Hist. Soc. Vol. VIII).

arktische bzw. die alpine Region kommt *F. exsecta* der *rufa* zunächst. Sie reicht sehr weit in den Norden hinauf und steigt in den Alpen bis in die Zwergföhrenregion, wo sie besonders häufig ist. Ich fand ihre Nester z. B. zahlreich auf dem Arlbergpass (1800 m), aber nicht in Kolonieverbänden wie Forel auf dem Gipfel des Mont Tendre. Vom Waldgebiete der *F. rufa* ist *exsecta* unabhängig; sie steigt sogar noch über dasselbe hinauf; ihre Rasse *pressilabris* dagegen bevorzugt niedrigere Höhenlagen.

Das Gebiet der *sanguinea*-Gruppe beginnt erst weit unterhalb der oberen Grenze des *rufa*-Gebietes. Es reicht nicht so weit nach Norden hinauf wie jenes der *rufa*-Gruppe und geht auch in den Gebirgen nicht so hoch hinauf wie *rufa* und *exsecta*. Am häufigsten ist *sanguinea* auf der Heidekrautsteppe, am Rande von Kiefernwäldern. In Nord- und Mitteleuropa ist sie eben so häufig in der Ebene wie in niederen Gebirgshöhen; im Süden jedoch kommt sie nur im Hügelland und im Gebirge vor, ähnlich wie *rufa*. Ihr Verbreitungsgebiet reicht über die ganze paläarktische Region und erstreckt sich in Europa bis Sizilien. Auch in der nördlichen Mongolei kommt sie vor und beherbergt dort die *Lomechusa mongolica* Wasm. als Stellvertreterin unserer *Lomechusa strumosa* F. Forel erwähnt sie auch aus Lahoul an der Nordgrenze von Tibet im Himalaya-Gebiet.

Das Verbreitungsgebiet von *Polyergus* reicht in Europa von Südschweden bis Italien, geht also nicht so weit nach Norden hinauf wie jenes von *sanguinea*. Ferner ist *Polyergus* eine besonders wärmeliebende Ameise, und sie steigt deswegen auch nicht so hoch ins Gebirge wie *sanguinea*. Sie ist fast überall selten, was wahrscheinlich mit der hohen Entwicklung ihrer Sklaverei zusammenhängt. Über ihr Vorkommen in Asien ist nichts bekannt, während sie in Nordamerika von Mexiko bis Wisconsin in mehreren verschiedenen Rassen vertreten ist. Aber ob *Polyergus* in Asien wirklich fehlt, dürfte noch sehr zweifelhaft sein, da die asiatische Ameisenfauna weit weniger erforscht ist als die nordamerikanische³¹⁾.

Mit dem nordischen zirkumpolaren Ursprung der Gattung *Formica* stimmt die erwähnte heutige klimatische Verbreitung ihrer Artengruppen im paläarktischen Gebiete offenbar gut überein, ebenso auch mit der hypothetischen Reihenfolge ihrer Entwicklung, wie wir sie in unserem Schema (S. 626) entwarfen. Auf einen Punkt möchte ich hier noch aufmerksam machen, welcher die Entstehung des Sklavereinstinktes betrifft.

Die Raubzüge von *F. sanguinea* und *Polyergus rufescens* werden erst in den Sommermonaten und zwar in den heißesten Tages-

31) Wenn *Polyergus* in Asien wirklich fehlt, so müsste man auf einen nordamerikanischen Ursprung dieser Gattung schließen zu einer Zeit, wo Europa mit Nordamerika noch zusammenhing.

stunden ausgeführt. *Polyergus* insbesondere beginnt seine Expeditionen gewöhnlich erst gegen 2 Uhr mittags, wie schon Peter Huber und Forel³²⁾ festgestellt haben, also zur Zeit, wo die Tagestemperatur ihren Höhepunkt erreicht hat. Sollte diese Erscheinung vielleicht darauf hindeuten, dass auch der Ursprung der Sklaverei bei den Vorfahren von *F. sanguinea* und *Polyergus* in eine Periode der Tertiärzeit fiel, wo wärmeres, trockenes Klima eine kühlere, feuchte Periode ablöste? Dadurch würde einerseits erklärt, wie aus dem waldbewohnenden *rufa*-Stadium von *sanguinea* eine Steppenameise wurde; hierdurch würde ferner nicht bloß der Übergang dieser Ameise von der Blattlauszucht zur ausschließlichen Insektenjagd begreiflicher, sondern auch die Steigerung ihres Mutes und ihrer Kampflust, welche sie zur Plünderung fremder Ameisenester führte und sie zu einer wirklichen Raubameise machte; damit war aber bei einer Ameise, deren Weibchen ihre Kolonien schon vorher mit Hilfe einer fremden Ameisenart (*F. fusca*) gründeten, der Sklavenzuchtinstinkt von selber gegeben (siehe oben S. 599 ff.). Für den Ursprung des *Polyergus*-Stammes aus einem *sanguinea*-ähnlichen Stadium dürfen wir vielleicht noch eine intensivere Temperaturzunahme des Klimas als äußere Veranlassung annehmen. *Polyergus* ist eine sehr wärmeliebende Ameise, und ihre Nestplätze haben stets eine sehr sonnige, fast xerotherme Lage, während die Nester ihrer Sklavenarten sonst häufig auch an schattigen, kühlen Plätzen liegen. Ferner kommen nach meinen Beobachtungen die *Polyergus* im Frühling erst viel später als ihre Sklaven aus den tiefgelegenen Nestkammern, wo sie ihre Winterruhe halten, an die Nestoberfläche herauf; auch dies scheint mir anzudeuten, dass die Lebensenergie von *Polyergus* eines höheren Wärmegrades bedarf als jene von *Formica*, und dass erstere Gattung ihren Ursprung aus der letzteren wahrscheinlich in einer Wärmeperiode der Tertiärzeit nahm. Ich habe ferner schon früher³³⁾ ausgeführt, dass bei *Strongylognathus testaceus* der Verlust des dulotischen Instinktes und der Übergang zum permanenten sozialen Parasitismus wahrscheinlich auf den Einfluss des kühleren nördlichen Klimas zurückzuführen ist, während die südlichen Verwandten aus derselben Gattung (*Huberi*, *Rehbinderi* etc.) Sklavenräuber geblieben sind. Alle diese Indizien deuten darauf hin, dass der Ursprung der Dulosis bei unseren sklavenhaltenden Ameisen in Wärmeperioden der Tertiärzeit fiel und durch diese klimatischen Veränderungen gleichsam befördert und ausgelöst wurde.

Dass das klimatische Moment allein für die Erklärung des

32) Fourmis de la Suisse p. 289. Auch meine Beobachtungen in Holländisch Limburg, Österreich (bei Wien) und Luxemburg stimmen damit überein.

33) Neues über die zusammengesetzten Nester etc. (Allg. Zeitschr. f. Entom. 1901—1902), S. 29 Sep.

Ursprungs der Sklaverei nicht genügt, liegt auf der Hand; denn wir finden in den Tropen zahlreiche Raubameisen, welche größtenteils vom Raube fremder Ameisenpuppen leben, aber dulotische Ameisen sind bisher außerhalb des arktischen Faunengebietes unbekannt. Die eigentliche Ursache für die Entstehung des Sklavereinstinktes muss tiefer liegen. Für den Ursprung dieses Instinktes bei *Formica-Polyergus* haben wir jene Ursache mit großer Wahrscheinlichkeit in der abhängigen Koloniegründung der Weibchen der *rufa*-Gruppe gefunden, zu welcher nur noch eine Änderung in der Ernährungsweise der Arbeiterinnen (Übergang zum Puppenraub) hinzuzukommen brauchte, um die Dulosis zu begründen. Für *Strongylognathus* und *Tomognathus* liegen die Entstehungsverhältnisse der Sklaverei weit mehr im Dunkeln, und es wird überhaupt noch lange dauern, bis wir das Rätsel lösen können, weshalb gerade in der arktischen Fauna die dulotischen und die parasitischen Ameisen zu Hause sind.

3. Der hypothetische Entwicklungsgang von *Harpagoxenus* (*Tomognathus*).

Emery hatte (S. 360) auf *Harpagoxenus* sich berufen zum Beweise dafür, dass es heute noch Formen gebe, welche seinem hypothetischen Typus der primitiven Raubweibchengesellschaften „fast genau“ entsprechen. Ich habe dagegen bereits oben (S. 591 u. 592) gezeigt, dass diese Berufung unhaltbar ist. Da *Harpagoxenus* morphologisch von der Gattung *Leptothorax* abzuleiten ist, und seine heutigen Hilfsameisen zu letzterer Gattung gehören, müssen wir offenbar vom *Leptothorax*-Typus der selbständigen Koloniegründung ausgehen, um den Ursprung des *Harpagoxenus*-Typus biologisch zu erklären, nicht aber vom Raubweibchentypus von *Harpagoxenus* selbst. Letzteren als Beispiel eines hypothetischen primitiven Einmieterstadiums sämtlicher parasitischen und dulotischen Ameisen hinzustellen, hieße das Pferd am Schwanz aufzäumen.

Aber wie haben wir uns denn die hypothetische Entwicklung von *Harpagoxenus* aus einer *Leptothorax*-Art mit selbständiger Koloniegründung des Näheren vorzustellen? Hierfür stehen uns viel weniger tatsächliche Anhaltspunkte zu Gebote als für den hypothetischen Entwicklungsgang der abhängigen Koloniegründung bei *Formica*, den wir im vorigen Abschnitte skizziert haben. Deshalb können wir uns hier um so kürzer fassen.

Wheeler hat bereits 1901³⁴⁾ in zutreffender Weise gezeigt, wie mannigfaltig die symbiotischen Verhältnisse sind, die sich zwischen Arten der Gattung *Leptothorax* und anderen Ameisen finden.

34) The compound and mixed nests of American Ants (American Naturalist XXXV), S. 803—807.

Er hat zugleich auch die Gründe dargelegt, welche ihre Einnistung bei fremden Ameisen erleichtern, nämlich die weite geographische Verbreitung dieser Gattung, die Kleinheit ihrer Arten, die meist relativ geringe Individuenzahl ihrer Kolonien, ihr furchtsames und jedenfalls nicht kriegerisches Temperament, die geringe Differenzierung der Instinkte der Weibchen gegenüber denjenigen der Arbeiterinnen, welche auch in häufigen morphologischen Zwischenformen zwischen beiden ihren Ausdruck findet. So günstig alle diese Momente für die Anknüpfung friedlich-indifferenter Beziehungen von *Leptothorax*-Arten untereinander oder mit fremden Ameisengattungen sind, so ungünstig sind sie für die Annahme, dass bei einer *Leptothorax*-Art plötzlich Raubweibchen als „primitives Stadium“ entstanden sein sollen. Das heutige *Harpagoxenus*-Stadium kann vielmehr, wie oben bereits auf Grund der hohen morphologischen Differenzierung dieser Gattung gegenüber *Leptothorax* gezeigt wurde, nur das Endprodukt einer langen, vom primitiven Zustand sehr weit abweichenden Stammesentwicklung gewesen sein.

Wir begegnen auch in der Tat, wie Wheeler 1901 näher ausgeführt hat, bei *Leptothorax*-Arten zahlreichen friedlich-indifferenten oder parasitischen Beziehungen zu anderen Ameisen, aber bei keiner einzigen Art räuberischen Beziehungen. *Leptothorax acervorum*³⁵⁾, *muscorum*³⁶⁾ und *tubum* leben häufig in „zufälligen Formen zusammengesetzter Nester“ bei anderen Ameisen. Außer den schon bekannten Beispielen sei hier noch eine neue Beobachtung (vom 24. Mai 1907) erwähnt. Unter einem der Steine, welche das Nest der volkreichen *truncicola*-Kolonie Nr. 5 bei Luxemburg³⁷⁾ bedecken, traf ich mitten unter den *truncicola* eine ziemlich starke Kolonie von *Leptothorax tubum interruptus* mit ihren Larven, die sich daselbst eingenistet hatte; die kleinen Ameisen liefen völlig friedlich und von den großen vollkommen ignoriert unter und auf dem Steine umher. Auch der nordamerikanische *Lept. canadensis* ist nach Wheeler zur „Plesobiosis“, d. h. zur Bildung zufälliger Formen zusammengesetzter Nester, geneigt. Den mexikanischen *Lept. petiolatus* fand Wheeler in Parabiose mit *Cryptocerus* und *Cremastogaster*. Der nordamerikanische *Lept. (Dichothorax) Pergande* lebt, wahrscheinlich als Gastameise (Wheeler), in den Nestern von *Monomorium minutum minimum*. Eine andere nearktische *Lepto-*

35) Forel, Fourmis de la Suisse 1874, S. 154; Wasmann, Die zusammengesetzten Nester 1891, S. 8; auch bei Luxemburg traf ich eine Kolonie dieser Ameisen bei *Lasius fuliginosus* in den Spalten des von letzteren bevölkerten Stammes. Eine Reihe neuer Beobachtungen über Symbiose von *Lept. acervorum* (und *muscorum*) mit *Formica*- und *Myrmica*-Arten wird im Nachtrag erwähnt werden.

36) Adlerz, Myrmekol. studier II, 1886, S. 210.

37) Siehe: Die Ameisen u. Ameisengäste von Luxemburg III, 1909, S. 23.

thorax-Art, *Emersoni* mit ihrer subsp. *glacialis*, ist nach Wheeler's Beobachtungen sicher eine Gastameise von *Myrmica brevinodis*; ihr Verhältnis zu den Wirten bildet einen völligen Übergang zwischen den zusammengesetzten Nestern und den gemischten Kolonien, indem die Gastameise sich aus dem Munde ihrer Wirte füttern lässt. In einer Kolonie von *Lept. tuberum unifasciatus* in Südfrankreich ist das Weibchen von *Formicoxenus Ravouxi* entdeckt worden; sogar ein Weibchen von *Strongylognathus testaceus* wurde von Forel in einer Kolonie von *Lept. tuberum* gefunden. Ferner stellen *Lept. acervorum*, *muscorum* und *tuberum* die Hilfsameisen von *Harpagoxenus sublaevis* in Europa, und *Lept. currispinosus* jene von *Harpag. americanus*.

Unter den mit *Leptothorax* verwandten Gattungen ist *Formicoxenus* eine durchaus friedliche Gastameise, ebenso auch *Symmyrmica*. Über das Verhältnis von *Myrmoxenus* (*Gordiagini*) zu *Leptothorax* (*serriculus*) wissen wir zu wenig Bestimmtes, um zu entscheiden, ob es ein dulotisches oder ein parasitisches ist. Dagegen finden wir bei der Gattung *Harpagoxenus* eine biologisch und morphologisch hochspezialisierte Dulosis von echt räuberischem Charakter. Wenn somit diese Gattung, wie ich mit Emery annehme, von *Leptothorax* abstammt, und wenn ihre Stammform mit den heutigen Hilfsameisen nahe verwandt war, so müssen wir in der Entwicklungsrichtung von *Harpagoxenus* ein Unikum in der ganzen Verwandtschaftsgruppe von *Leptothorax* sehen. Wie ist dasselbe wohl zu erklären? Wie kann das *Harpagoxenus*-Stadium aus dem so grundverschiedenen *Leptothorax*-Stadium hervorgegangen sein?

Wahrscheinlich ist die ursprünglich friedliche Einmietung eines *Leptothorax*-Weibchens in der Nachbarschaft des Nestes einer fremden *Leptothorax*-Art als Ausgangspunkt zu nehmen. Besaß das sich einmietende Weibchen noch die Fähigkeit der selbständigen Koloniegründung, was am wahrscheinlichsten ist, so wird aus jener Einmietung zunächst eine zufällige Form zusammengesetzter Nester hervorgegangen sein, die sich allmählich in eine gesetzmäßige verwandelte, indem die eine *Leptothorax*-Art aus der Nachbarschaft der anderen einen erheblichen Vorteil zog. Welches kann dieser Vorteil gewesen sein? Da *Harpagoxenus* später eine räuberische Entwicklungsrichtung eingeschlagen hat, so müssen wir den Anfang derselben wohl in einem Diebsverhältnisse suchen. Waren die Arbeiterinnen der Einmieterart auch nur ein wenig verwegener und stärker als jene der Wirtsart, so konnten sie beim Besuche des Nachbarnestes Puppen aus dem letzteren stehlen und in ihrem Neste aufziehen, wodurch sie ihre Kolonie auf Kosten der Nachbarkolonie verstärkten. Forel³⁸⁾ hat bereits

38) Fourmis de la Suisse, 1874, S. 339, 340.

festgestellt, dass *Lept. tuborum affinis* nicht bloß Puppen von *Lept. tuborum Nylanderi*, sondern auch solche von *Tetramorium caespitum* aufzieht und die aus denselben entwickelten fremden Arbeiterinnen vollkommen in ihre Kolonie aufnimmt. Aus der Sitte, die Puppen der Nachbarn zu stehlen, konnte sich dann mit der Zunahme der Körpergröße und Körperkraft der Vorfahren von *Harpagoxenus* schließlich ein Raubinstinkt entwickeln, welcher den dulotischen Gewohnheiten unserer heutigen *Harpagoxenus* auch in bezug auf die Koloniegründung entspricht: die Weibchen dringen in ein Nest der Hilfsameisenart gewaltsam ein, vertreiben die Besitzer, bemächtigen sich der Brut und ziehen sie daselbst auf. Mit der hohen morphologischen Verähnlichung von Arbeiter- und Weibchenform, die wir bei *Harpagoxenus* sehen, ging auch die biologische Verähnlichung beider parallel; mit der Verkümmern der eigentlichen Arbeiterinstinkte dieser Ameisen und ihrer ausschließlich räuberischen Lebensweise bildete sich allmählich der Kaurand der Kiefer zurück („*Tomognathus*“), und bei der Schwierigkeit der Koloniegründung durch vereinzelt geflügelte Weibchen entwickelten sich neben den letzteren immer zahlreicher die ungeflügelten ergatoiden Weibchen. (Ähnliche Vorgänge finden wir zum Teil ja auch in der Stammesentwicklung von *Polyergus*.)

Nach dieser Hypothese, welche ich schon früher kurz angedeutet hatte³⁹⁾, und welche auch Vieh Meyer⁴⁰⁾ anzunehmen geneigt ist, würde also das *Harpagoxenus*-Stadium nicht aus einem ursprünglichen Adoptionsstadium hervorgegangen sein, welches demjenigen des fakultativen temporären Parasitismus bei *Formica* entspricht, sondern aus einem ursprünglichen Nachbarschaftsverhältnis in zusammengesetzten Nestern. Übereinstimmen würden diese beiden primitiven Zustände nur darin, dass sie friedliche, nicht räuberische waren. Es ist allerdings auch möglich und denkbar, dass die Vorfahren der Weibchen von *Harpagoxenus* sich ursprünglich in einer fremden *Leptothorax*-Kolonie adoptieren ließen und dann die Königin der letzteren töteten, wie es *Formica rufa* bei *F. fusca* heute noch tut (siehe unten im 5. Teil dieser Arbeit). In diesem Falle würde ein vorübergehendes temporär parasitisches Stadium bei *Harpagoxenus* in ähnlicher Weise zur Dulosis geführt haben wie bei *Formica*. Aber ich glaube nicht, dass die biologischen Entwicklungsprozesse bei diesen beiden Gattungen nach demselben Schema behandelt werden dürfen, da die ursprünglichen Verhältnisse, von denen wir ausgehen müssen, bei beiden Gattungen nur entfernt ähnlich sind, indem *Formica* und *Leptothorax* eine recht verschiedene Lebensweise und verschiedenen Charakter haben. Des-

39) Neues über die zusammengesetzten Nester u. gemischten Kolonien (Allgem. Ztschr. f. Entomol. 1901—1902), S. 36.

40) Beitr. z. Ameisenfauna des Königreichs Sachsen, 1906, S. 67.

halb waren auch die Anfangsstadien des sozialen Parasitismus bzw. der Sklaverei bei beiden höchstens theoretisch ähnlich. Jedenfalls aber bildet das „Raubweibchenstadium“ in dem Entwicklungsgange beider kein primitives, sondern ein sehr weit fortgeschrittenes sekundäres Stadium.

Da die Gattung *Harpagoxenus* einerseits in Nordeuropa (bis Sachsen) und andererseits in Nordamerika (Pennsylvanien, Kolumbia-Distrikt) vorkommt, so müssen wir annehmen, dass ihre Entwicklung aus der Gattung *Leptothorax* bereits vollendet war, als Eurasien von Nordamerika sich trennte; ihre Verbreitung deutet ferner auf einen nordischen (polaren) Ursprung hin. *Strongylognathus* dagegen ist eine mediterrane Gattung, die sich wahrscheinlich im Mittelmeergebiet während der Tertiärzeit aus der Gattung *Tetramorium* entwickelte. Nach Norden ist sie nur in einem parasitischen Zweige (*Strong. testaceus*) bis in das nördliche Mitteleuropa vorgedrungen, in Nordamerika fehlt sie; dort ist auch ihre Hilfsameise, *Tetramorium eacspitum*, nicht einheimisch, sondern nur aus Europa importiert.

4. Die „degenerierende Wirkung“ der Dulosis.

Emery hat (S. 358) den kategorischen Satz aufgestellt: „Der Grundsatz, dass die Dulosis als Ursache der Degeneration gelten muss, ist falsch. Er gehört zu der anthropomorphistischen Vorstellung, wovon die Ethologie der sozialen Insekten voll ist, und die trotz der von Wasmann selbst betriebenen Bekämpfung noch hier und da zum Vorschein kommt.“

Wir haben hier zweierlei zu untersuchen: a) ob Emery meine Ansicht über die degenerierende Wirkung der Dulosis richtig dargestellt hat; b) inwiefern der Dulosis eine degenerierende Wirkung zukommt oder nicht.

a) Emery sagt: „Wasmann ist von der verhängnisvollen Einwirkung der Dulosis derart suggestioniert, dass, wenn er auf *Anergates atratulus* zu sprechen kommt, er nicht einen Augenblick zweifelt, ihm eine dulotische Vergangenheit zuzuschreiben, durch Stadien übergehend, die vergleichbar mit *S. testaceus* und *Wheeleriella* (*Wheeleria*) sind.“ Er führt dann ein aus dem Zusammenhang gelöstes Zitat aus meinen Ausführungen von 1906 (Biologie und Entwicklungstheorie, 3. Aufl., S. 415—416) über die hypothetische Entwicklung von *Anergates* an und beurteilt dasselbe folgendermaßen: „Diese wirklich dichterische Seite ist wert, im Text aufgeführt zu werden. Pater Wasmann, wenn das Dogma und die katholische Tradition ihm die Schwingen nicht kürzt, ist manchmal verwegen wie kaum ein Schriftsteller der romantischen Periode des beginnenden Darwinismus.“

Ich will meinem Freunde Emery das Vergnügen gerne gönnen, mich mit den Romantikern des beginnenden Darwinismus zu ver-

gleichen. Dieses Vergnügen ist ja um so unschuldiger, als meine monistischen Kritiker sonst bereits daran gewöhnt sind, meine Ansichten über Entwicklungstheorie dadurch zu „widerlegen“, dass sie behaupten, dieselben seien mir „durch das Dogma und die katholische Tradition diktiert“. Dennoch kann ich jene Parallele nicht als berechtigt anerkennen; Emery hat nämlich meine Ansicht über das Verhältnis zwischen Dulosis und sozialem Parasitismus unrichtig dargestellt, weil er bei jenem Zitate die Hauptsache übersehen hat.

(Fortsetzung folgt.) *

Zur Frage über das Leuchten und die Drüsengebilde der Ophiuren.

Von Iwan Sokolow.

(Aus dem zootomischen Laboratorium der kaiserlichen Universität zu St. Petersburg.)

Während meines Aufenthaltes im Sommer 1908 auf der biologischen Station an der Murmanküste hatte ich Gelegenheit, an einigen Ophiuren die Erscheinung ihres Leuchtens zu untersuchen. Es war der Vorsteher der Station S. W. Awerinzew, der die Beobachtung machte während der Durchsuchung des Inhalts eines Trawls, dass ein Schlangensterne, nämlich *Ophiacantha bidentata* infolge einer zufälligen Berührung zu leuchten begann. Er machte mich auf diese Erscheinung aufmerksam und ich beschloss, mich eingehender damit zu beschäftigen.

Hierbei benutze ich die Gelegenheit, Herrn Awerinzew meinen aufrichtigen Dank auszusprechen für das Material, welches ich in großer Menge bekommen habe.

Die Erscheinung des Leuchtens der Schlangensterne ist in letzter Zeit zum Gegenstand einer Anzahl von Untersuchungen geworden. Jedoch allen diesen Untersuchungen lag ein Material vor, das lediglich aus Neapel stammte. Was aber unsere nördlichen Formen anbetrifft, so ist ihr Leuchtvermögen bisher nicht bekannt gewesen.

Von den vier Repräsentanten der Ordnung *Zygophiurac*¹⁾ des Kola-Fjords besitzen die Leuchtkraft zwei Arten: *Ophiacantha bidentata* Retzius und *Ophioscolex glacialis* Müller und Troschel. *Ophiura sarsi* Lütke. und *Ophiopholis aculeata* L. leuchten scheinbar nicht, was ich daraus schließe, dass sie, in Süßwasser gelegt, nicht aufleuchteten.

Ophiacantha bidentata ist eine kleine Form, die wir aus den Tiefen von 80—200 m erbeuteten. Auf jedem Wirbel der Arme befinden sich 7 ziemlich lange Stacheln auf jeder Seite. Inwendig sind die Stacheln hohl und an der Oberfläche mit kleinen

1) Nach Ludwig und Hamann in: Bronn's Klassen und Ordnungen 1901.