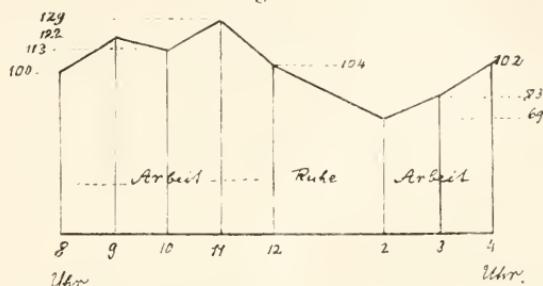


Die punktierte Kurve bezeichnet den Verlauf der Ermüdungskurve beim Lesen nach vorangegangenem Lesen deutscher Wörter, die ausgezogene nach vorausgegangenem Turnen.

Fig. 15.



Ich füge zum Schlusse dieser ersten vorläufigen Mitteilung meiner pädagogisch-psychometrischen Studien eine Kurve an, die ich aus den stündlichen ergographischen Messungen während 4 Schultagen berechnete. Der Leser wird selbst gewisse Analogien zwischen dem Verlaufe früher gezeichneter Ermüdungskurven während geistiger Arbeit und dem Verlaufe der Ermüdungskurve während der Schulthätigkeit (vergl. Fig. 15) herausfinden. In einer späteren Mitteilung wird sich Gelegenheit bieten eingehender auf diese Ergebnisse meiner ergographischen Untersuchungen einzutreten.

Die Entstehung und Ausbildung des Arbeiterstandes bei den Ameisen.

Von Prof. C. Emery in Bologna.

In einer kürzlich erschienenen Schrift¹⁾ beschäftigt sich Weismann viel mit einem Gegenstand, welcher mich als Spezialkenner der Ameisen-Morphologie in besonderer Weise interessiert. Die Entwicklung der mannichfachen Formen der sterilen Arbeiter geselliger Insekten war eben, was mich sofort beim Lesen der ersten Schriften Weismann's über Vererbungsfragen, auf seine Seite im Streit gegen den Lamarckismus führte. — Die Wichtigkeit des Gegenstandes wird eine etwas ausführliche Behandlung desselben rechtfertigen: ich will hier versuchen, soweit wie möglich zu ermitteln, worauf der Prozess der Arbeiterbildung, sowohl ontogenetisch wie phylogenetisch beruht.

Durch vielfach bestätigte Beobachtungen wissen wir, dass alle weiblichen, d. h. befruchteten Eier der Bienenkönigin denselben morphologischen Wert haben, nämlich, dass jedes derselben die Fähigkeit besitzt sich zu einer Arbeiterin oder zu einer Königin zu entwickeln. Der Gang der Entwicklung hängt von den Verhältnissen ab, welchen

1) Die Allmacht der Naturzüchtung. Eine Erwiderung an Herbert Spencer, Jena 1893.

die Larve unterworfen wird: von Wohnraum und Nahrung. Vor Kurzem hat Grassi für die Termiten ähnliche Verhältnisse klargelegt, und zwar ist es ihm gelungen zu beweisen, dass es die Termiten in ihrer Macht haben, die Zahlenverhältnisse der Arbeiter und Soldaten zu regulieren und letztere je nach Bedürfnis zu züchten, ebenso wie sie die Geschlechtsreife anderer Individuen durch eine entsprechende Nahrung zur Erzeugung von Ersatzgeschlechtstieren beschleunigen können. — Es liegt also nahe zu vermuten, dass die Arbeiter aller gesellig lebender Insekten auf ähnliche Weise aus Keimen, welche im Stande wären normale Geschlechtstiere hervorzubringen geziichtet werden.

Der Weibchendimorphismus der Bienen ist also vom Di- oder Polymorphismus der Weibchen gewisser Schmetterlinge grundverschieden. Ist dieser im Keim bestimmt, also blastogen, so muss jener als ererbener, d. h. als somatogener betrachtet werden. Bei den Termiten betrifft ein ähnlicher Nahrungs-Polymorphismus beide Geschlechter, indem bekanntlich sowohl Männchen als Weibchen zu Arbeitern und zu Soldaten geziichtet werden können. Bei den Ameisen erreicht der Nahrungs-Polymorphismus der Weibchen einen hohen Grad bei solchen Arten, welche kleine und große Arbeiter, resp. Arbeiter und Soldaten haben und bei solchen, welche zwar nur eine Sorte von Arbeitern haben, die aber von den manchmal tausendfach größeren Weibchen sehr verschieden aussieht.

Der Polymorphismus der Ameisen bietet mit dem der Termiten nicht zu verkennende Ähnlichkeiten, welche mehrfach auf Konvergenz beruhen. Alles ist aber dabei nicht auf Anpassung zu beziehen, sondern es dürfte Manches seinen Grund in allgemeinen Wachstumsgesetzen des Insektenorganismus haben. — Bei den meisten Poneriden unter den Ameisen sind die Arbeiterinnen von den Weibchen nur wenig verschieden; nun habe ich von mehreren Arten (*Odontomachus haematodes* und *chelifer*, *Pachycondyla villosa*) Exemplare beschrieben, welche als Übergangsformen zwischen Arbeiterinnen und Weibchen betrachtet werden müssen, was besonders an der Ausbildung des Hinterleibes zu erkennen war; der Thorax war wie sonst bei Arbeiterinnen gebildet, der Kopf aber bedeutend kleiner und besonders schmäler als der einer normalen Arbeiterin derselben Species. Ähnliches habe ich auch an flügellosen Weibchenformen anderer Ameisen bemerkt. Gleicherweise ist der Kopf der normalen geflügelten Weibchen solcher Ameisen, welche zweierlei Arbeiterinnen haben, fast immer minder entwickelt als der der großen Arbeiterinnen (*Camponotus*, *Pheidologeton*, *Pheidole* etc.); nur selten (einige *Colobopsis* und *Cryptocerus*) kommt der Kopf der Weibchen dem der größten Arbeiterinnen in Maß und Gestalt gleich. — Hiemit verbinde ich die von Grassi festgestellte Thatsache, dass die sich zu Arbeitern und Soldaten differenzierenden Termiten-Larven vor

Allein an der Größe ihres Kopfes erkennbar sind, welche bedeutender ist als die der Köpfe indifferent gebliebener oder sich zu Geschlechts-tieren entwickelnder Individuen. — Es scheint also der Verkümmерungs-prozess der Geschlechtsdrüsenanlagen in gewisser Beziehung zur stärkeren Ausbildung des Kopfes zu stehen. Ob dieses Wachstumsgesetz eine erst bei Ameisen und Termiten phyletisch entstandene Eigenschaft ist oder auf allgemeineren Bildungsgesetzen des Insektenleibes beruht, mag bis auf weiteres unentschieden bleiben. Es ist aber interessant, dass sich diese Eigenschaft bereits bei den Poneriden geltend macht, d. h. in jener Gruppe, die wir aus morphologischen Gründen einigermaßen als den Stamm der Ameisen betrachten dürfen und trotzdem in dieser Gruppe ein auffallender Polymorphismus des Arbeiterstandes nicht, oder nur bei vereinzelten Gattungen auftritt (mir ist nur der Fall von *Proceratium* bekannt). Der Arbeiterpolymorphismus kommt dagegen in allen anderen Gruppen in vielen Gattungen vor: so bei den meisten Doryliden¹⁾ und Camponotiden, bei vielen Myrmiciden und unter den Dolichoderiden bei *Azteca*. Der Polymorphismus der Arbeiter ist unter den Ameisen gewiss polyphyletisch entstanden, und dieses scheint wohl darauf zu deuten, dass ihm ein allgemeineres Gesetz der Körperentwicklung zu grunde liegt.

Wo große und kleine Arbeiterinnen vorkommen, sind zweifelsohne die ersteren als primitiv anzusehen oder als solche die sich vom primitiven Zustand am wenigsten entfernt haben. Die kleinen sind durch sekundäre Verkümmierung der großen entstanden. Hauptgrund zu dieser Annahme ist, dass die großen Arbeiterinnen oder Soldaten den Weibchen ähnlicher sind als die kleinen und sich in dieser Beziehung ungefähr so verhalten wie die Weibchen ähnlichen Arbeiterinnen der Poneriden und vieler Myrmiciden. Dein ist die Arbeiterbildung phyletisch als eine von fruchtbaren Weibchen ausgehende Differenzierung zu betrachten, so müssen die den Weibchen unähnlichsten Formen als die jüngeren gelten.

Demnach lassen sich die verschiedenen Verhältnisse der Ameisen-Arbeiterinnen folgenderweise einteilen:

I. Ameisen mit nur großen Arbeiterinnen: primitiver Zustand (fast alle Poneriden, viele Myrmiciden, manche Dolichoderiden und Camponotiden).

II. Ameisen mit großen und kleinen Arbeiterinnen (Di- resp. Polymorphismus des Arbeiterstandes) und zwar:

a. gehen die extremen Formen durch Zwischenstufen in einander über (viele Myrmiciden, die meisten Camponotiden, *Azteca* unter den Dolichoderiden);

1) Ob die Doryliden, wie Forel annimmt, von Poneriden abstammen, und welche Beziehungen zwischen diesen zwei Gruppen bestehen, behalte ich mir vor an anderem Ort zu diskutieren.

b. bilden die großen und kleinen Arbeiterinnen getrennte Kasten ohne Uebergänge: Soldaten und Arbeiter (*Pheidole*, *Acanthomyrmex*, einige *Camponotus*, darunter die meisten Arten der Untergattung *Colobopsis*).

III. Ameisen mit nur kleinen Arbeiterinnen, welche von den Weibchen sehr verschieden sind. Werden abgeleitet von dimorphen Arten, in Folge von Schwund der großen Arbeiterinnen. Hierher gehören nur wenige Gattungen wie *Solenopsis*, *Carebara* und wohl auch *Monomorium*. Bei manchen Arten sind Spuren eines Dimorphismus erkennbar, welcher bei gewissen Arten, wie *S. geminata*, *S. nigella*, *M. destructor* und einer neuen Art, die ich *M. dispar* nenne, stärker ausgeprägt ist, und an den sehr auffallenden Dimorphismus der mit *Solenopsis* nahe verwandten Gattungen *Pheidolegeton* und *Aeromyrma* erinnert.

IV. Ameisen mit einer einzigen Sorte von Arbeiterinnen, welche viel kleiner sind als die Weibchen, aber nicht aus dimorphen Formen entsprungen sind, sondern in Folge von Volumszunahme der Weibchen relativ kleiner geworden, obschon sie den großen Arbeiterinnen anderer Arten gleichwertig sind. Manchmal sind die Arbeiterinnen in ihrer Größe ungleich, also in geringem Grad dimorph. — Dieser Zustand ist in verschiedenen Gattungen polyphyletisch entstanden und besteht oft nicht bei allen Arten [*Iridomyrmex*, *Dorymyrmex*, viele *Lasius*, die meisten *Crematogaster*¹]. Die klein gebliebenen Männchen weisen auf die bei einigen Arten bestehende primitive Kleinheit der Weibchen. Bei *Liometopum*, welches wohl auch hierher gehört, sind die Männchen ziemlich groß; ebenso bei *Tetramorium caespitum*, welche letztere Art einer Gattung angehört, wo die meisten Weibchen nur wenig größer sind als die betreffenden Arbeiterinnen.

Eine an diese Formenreihe sich anknüpfende Gruppe dürften die Doryliden bilden, bei welchen (nach *Dorylus* zu urteilen) riesig große, flügellose, aber von den Arbeiterinnen sehr verschieden gebaute Weibchen existieren, dabei eigentümliche kolossale Männchen und oft auffallender Polymorphismus der Arbeiterinnen. Die ganze Lebensgeschichte sowie die Phylogenie dieser Tiere sind aber noch zu sehr in dunkel gehüllt um hier behandelt zu werden. Auch von anderen Ameisen, die keine geflügelten Weibchen haben, sehe ich hier ganz ab.

V. Schwund des Arbeiterstandes, in Folge von Parasitismus (vollzogen bei *Anergates* und wohl auch bei *Epoecus*, angebahnt bei *Strongylognathus*). Bei *Tomognathus* scheint es keine normale Weibchen zu geben, sondern nur parthenogenetische Arbeiterartige.

1) Es hat zwar André eine dimorphe Art von *Crematogaster* beschrieben und bei vielen Arten unterliegt die Größe der Arbeiterinnen erheblichen Schwankungen. Trotzdem scheint mir eine Ableitung dieser Gattung von einer dimorphen Urform nicht wahrscheinlich.

Stellen wir uns die Phylogenie des Arbeiterstandes der Ameisen in der Form, wie sie soeben skizziert wurde, vor, so bleibt noch zu ermitteln, auf welchem Wege, durch welchen intimen Mechanismus diese Entwicklung stattfand. Leider wissen wir über den Ursprung der Ameisen gar nichts; wir wissen nicht, aus welcher Art des Einzellebens das Gesellschaftsleben dieser Insekten sich entwickelte. Wir müssen also von einem Zustand ausgehen, wo die Gesellschaft bereits organisiert und ein wenig zahlreicher Arbeiterstand neben der fruchtbaren Mutter thätig war, d. h. von einer einfachen Gesellschaft, wie wir sie bei vielen Poneriden und Myrmiciden finden. Eine solche Gesellschaft besitzt bereits die Kunst sterile Weibchen zu züchten, was kaum anders geschehen dürfte als durch den Einfluss einer besonderen Nahrung; ist dem wirklich so, dann beruht die Arbeiterbildung auf einer besonderen Reaktionsfähigkeit des Keimplasmas, welches auf die Einführung oder auf den Mangel gewisser Nährstoffe durch raschere Ausbildung gewisser Körperteile und Zurückbleiben anderer in ihrer Entwicklung antwortet. Arbeiternahrung muss die Kiefer- und Gehirnentwicklung gegen die der Flügel und der Geschlechtsorgane bevorzugen, Königinnennahrung umgekehrt. Dabei bestehen wohl auch quantitative Unterschiede (und diese sind wohl die älteren), in Folge deren die Arbeiterinnen kleiner bleiben als die Weibchen.

Aus diesem Zustand lässt sich der Polymorphismus der Arbeiterinnen, wie er z. B. bei *Pheidologeton* und bei vielen *Camponotus* vorkommt dadurch ableiten, dass in Folge von Ausbildung des Instinktes der Arbeiterzüchtung, oder der Reaktionsfähigkeit des Keimplasmas, oder beider zugleich, die Form-Unterschiede zwischen fruchtbaren und sterilen Weibchen und die Großköpfigkeit der letzteren bedeutend zunahmen. Dieser stand in Verbindung mit besonderen Lebensgewohnheiten, welche große Kraft der Mandibeln verlangten, wie Bohren in Holz, Nagen an harten Samen u. dergl. Aber zugleich mit dieser Spezialisierung der Großköpfer entstand das Bedürfnis minder differenzierte, wenn auch minder starke Bürger zu erzeugen, und diese wurden sehr wahrscheinlich einfach in Folge von Sparsamkeit in der Nahrung, also durch Hunger klein gehalten. Ihre Entstehung und Differenzierung von den großen beruhte wiederum auf einer besonderen Eigenschaft des Keimplasmas, nämlich darauf, dass die mangelhaft ernährten Larven nicht verhungerten, sondern klein blieben und sich klein verpuppten, wobei nicht alle Organe durch den Nahrungsmangel gleich beeinflusst wurden.

In der kleinen Formengruppe des *Aphaenogaster* (*Messor*) *barbarus* L., welche in Nord-Afrika in zahllosen Varietäten vorkommt, können wir diesen Entwicklungsgang in vielen Stufen verfolgen. Nach Forel's schönen Beobachtungen sind bei der Subspecies *striaticeps* die stärksten Großköpfer kleiner, die kleinsten Arbeiterinnen nicht so klein wie bei

den anderen Formen der Art wie z. B. *aegyptiacus*; noch bedeutender ist der Unterschied bei *barbarus* *i. sp.* Bei einer verwandten Art, *Messor arenarius* F. erreicht der Polymorphismus einen Grad, wie er nur noch vom ostindischen *Pheidologeton diversus* Jerd. übertroffen wird. — Reaktionsfähigkeit des Keimplasmas auf Art und Menge der Nahrung, resp. Vervollkommenung des Instinktes der Arbeiterzüchtung erweisen sich in der gleichzeitigen Ausbildung der Großköpfer und Verkleinerung der Zwergexemplare. Die primitivste Form, *M. striaticeps*, welche sich an nicht dimorphe *Aphenogaster*-Arten anschließt, ist gegenwärtig selten, und wohl im Absterben begriffen.

Aus dem Polymorphismus jener Ameisen, welche zwischen größten und kleinsten Arbeiterinnen eine kontinuierliche Formenreihe darbieten, lässt sich der Dimorphismus der Arten mit getrennten Kasten leicht ableiten. Neben solchen Gattungen wie *Pheidole*, wo alle Arten zwei scharf zu unterscheidende Sorten von Arbeiterinnen besitzen, kann man in anderen Gattungen, wie z. B. *Camponotus* (einschließlich des Subgenus *Colobopsis*), die einzelnen Stufen des Trennungsvorganges verfolgen. Es gibt *Camponotus*-Arten mit nur einer Arbeiterinnenform; die meisten Arten haben große und kleine Formen und dazwischen zahlreiche Mittelformen; bei anderen sind wiederum die Mittelformen selten und einige, wie *Colobopsis truncata* haben nur die zwei extremen Formen behalten; sie erziehen keine Mittelformen mehr.

Das Ausbleiben der Großköpfer in Folge von Veränderung der Lebensweise lässt sich leicht verstehen: so z. B. bei den unterirdisch lebenden und karnivoren *Solenopsis*-Arten. — Ebenso die Vergrößerung des Leibesumfanges der Weibchen, welche eine Steigerung ihrer Fruchtbarkeit als Folge mit sich brachte und dadurch der Vermehrung der Arbeiter und der Macht der Gesamtkolonie vorteilhaft war.

Die Theorie, welche ich in hypothetischer Form durchzuführen versucht habe, ist also auf der Annahme begründet, dass die Arbeiterbildung auf einer instinktiven Kunst der Arbeiterzüchtung beruht, dass die Entstehung des Arbeiterstandes mehr von der verschiedenen Qualität der Nahrung, die Differenzierung mehrerer Sorten von Arbeitern mehr von der Quantität derselben abhängt; dadurch wird ja nicht ausgeschlossen, dass auch in diesem letzteren Prozess qualitative Unterschiede im Spiel seien; es ist dieses sogar wahrscheinlich, wenigstens in einzelnen Fällen, wie bei dem von mir beschriebenen *Melissotarsus Beccarii*, welcher zwei gleichgroße aber mit verschieden geformtem Kopf verschene Arbeitersorten darbietet.

Die Eigenschaften, durch welche sich die Arbeiter von den entsprechenden Geschlechtstieren unterscheiden, sind also nicht angeboren oder blastogen, sondern erworben, d. h. somatogen. Sie werden auch nicht als solche vererbt, sondern in Form einer dem Keimplasma zukommenden Eigenschaft

je nach den Lebensverhältnissen während der Ontogenese verschiedene Entwicklungsbahnen einzuschlagen. Eine derartige Eigenschaft des Keimes können wir mit der erblichen Anlage zu gewissen Krankheiten vergleichen, welche nur unter gewissen Bedingungen sich entwickeln, z. B. der erblichen Myopie. Das Auge ist beim erblichen Myopen zur Kurzsichtigkeit blastogen disponiert, wird aber erst dann kurzsichtig, wenn der Akkomodationsapparat durch anhaltende Arbeit übermäßig angestrengt wird. Die Myopie entsteht wie die Eigenschaften der Ameisenarbeiterinnen somatogen auf einer blastogenen Anlage.

Durch diese Annahme scheint mir das Problem der Arbeiterbildung verständlicher und sicher Lösung einen Schritt näher gebracht zu sein. Die Eigenschaften der Hymenopteren-Arbeiterinnen sind in jedem weiblichen Ei angelegt; die der Termiten-Arbeiter in jedem Ei beiderlei Geschlechtes, sie können aber erst in Folge besonderer Lebensverhältnisse zur Entfaltung kommen: Bei der Phylogenie der einzelnen Ameisenarten wurden nicht die Eigenschaften der Arbeiterinnen vererbt, sondern die allen befruchteten Eiern zukommende Fähigkeit, zu einer oder mehreren Sorten von Arbeitern gezüchtet zu werden. Es wurde auch der besondere Instinkt der Arbeiterzüchtung vererbt, welchen auch die fruchtbaren Weibchen als Begründerinnen neuer Gesellschaften besitzen müssen¹⁾.

Sehr wahrscheinlich sind nicht nur die Eigenschaften der Arbeiter geselliger Insekten, sondern auch manche Merkmale anderer Tiere echte erworbene, d. h. somatogene und beruhen dann auf Einwirkung verschiedener äußerer Verhältnisse auf das sich entwickelnde Individuum, oder auf der Funktion der verschiedenen Organe. Solche somatogenen Eigenschaften werden dann scheinbar vererbt, weil ihre im Keim enthaltenen Anlagen sich unter denselben Verhältnissen in identischer Form und gleichem Maß entwickeln müssen.

Zur Morphologie, Biologie und Pathologie der Nonne.

Beiträge zur Kenntnis der Morphologie, Biologie und Pathologie der Nonne (*Psilura monacha* L.) und Versuchsergebnisse über den Gebrauchswert einiger Mittel zur Vertilgung der Raupen. Von Fritz A. Wachtl und Karl Kornauth. Mit 3 Tafeln in Photogravure und 8 Xylographien im Text. Wien & W. Frick, 1893. [Mitteilungen aus dem forstlichen Versuchswesen Oesterreichs, herausgegeben von der k. k. forstlichen Versuchsanstalt in Mariabrunn. Heft XVI.]

Der morphologische Teil der Untersuchungen von Wachtl und Kornauth enthält namentlich eine eingehende Beschreibung der

1) In einigen hochdifferenzierten Gesellschaften haben die fruchtbaren Weibchen diesen Instinkt verloren; so z. B. bei *Apis* und wahrscheinlich auch bei manchen Ameisen. Die Weibchen sind dann nicht mehr fähig, einen neuen Staat zu gründen, sondern dieses geschieht durch Koloniebildung oder Auschwärmen.