

11715

Germany
W.L. Brown Jr.
CI

**W.L. Brown, Jr.
COLLECTION**

Germany
1909

Sonderabdruck aus dem „Biologischen Centralblatt“.
Bd. XXIX. Nr. 11. 1. Juni 1909.

Über den Ursprung der dulotischen, parasitischen und
myrmekophilen Ameisen.

Von Prof. C. Emery (Bologna)¹⁾.

Wasmann²⁾ hat eine geistreiche Theorie erdonnen, um zu erklären, wie gewisse *Formica*-Weibchen anstatt ein Nest einzeln nach üblicher Weise zu gründen, der Hilfe der Arbeiterinnen gewisser verschiedener Arten bedürfen. Er vermutet, dass die im Wald lebenden, zumeist in gewaltigen Kolonien aus einer Anzahl von in regem Verkehr stehender Nester zusammengesetzten *Formicae acervicolae* einen Raum von vielen hundert Quadratmetern in ihrer Gewalt hatten; dass es infolgedessen schwierig wurde, für die Weibchen nach dem Paarungsfluge eine unbesetzte Stelle zu finden; immer und immer begegneten sie Arbeiterinnen des eigenen Volkes oder feindlicher Völker im Besitz des Grundes; sie setzten sich nieder, wo sie günstigen Empfang fanden und gründeten mit Hilfe der Arbeiterinnen des eigenen Volkes neue Ansiedelungen entweder in Abhängigkeit von der Gesamtkolonie oder frei.

1) Übersetzung einer in der Sitzung vom 17. Januar d. J. der Accad. d. Scienze di Bologna vorgelegten Abhandlung.

2) Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie, 3. Aufl., 1906, p. 397 ff. — Ursprung und Entwicklung der Sklaverei bei den Ameisen. Biol. Centralbl., Vol. 25, pp. 117—291, 1905.

Nach vielen Generationen gewöhnten sich die Weibchen derart an jenes Verhältnis, dass sie dessen nicht entbehren konnten; da sie nicht überall der Hilfe der Arbeiterinnen der eigenen Art genießen konnten, so gingen sie aus Not zu einer anderen Art derselben Gattung, nämlich zur *F. fusca* herüber.

Zuerst pflegten die Weibchen die Larven und Puppen (*F. rufa*, *pratensis*, *sanguinea*), dann ließen sie die Sorge für die Brut den Arbeiterinnen; anders gesagt, die Weibchen wurden zu mehr oder geringerem Grad Schmarotzer der Arbeiterinnen (*F. truncicola* u. s. w.).

Diese phylogenetische Erklärung wird von Wheeler³⁾ im allgemeinen angenommen, jedoch nimmt er eine Änderung vor. Seine Beobachtungen über *F. sanguinea* zeigen, dass die Weibchen dieser Art ins fremde Nest nicht als Adoptionsfreunde oder als Parasiten eindringen, sondern im Gegenteil als Räuber, die Larven und Puppen sammeln und die Arbeiterinnen vertreiben oder töten. Wheeler nimmt ein primitives Stadium, entsprechend der *F. rufa* und *pratensis* an, welches sich in zwei Richtungen verändert hat: — einerseits gab es die Änderung gegen den Parasitismus nach dem Typus der *F. truncicola* oder *associans*; — andererseits die Raubänderung nach dem Typus *sanguinea*. Diese führte zur Dulosis, d. h. zum Raub der Puppen, um dieselben als sogen. Sklaven zu züchten. In welcher Weise Wheeler das parasitäre Leben des *Polyergus*-Weibchen vom räuberischen der *F. sanguinea* ableitet, habe ich nicht genau verstanden.

Viehmeier⁴⁾ hat diese Schwierigkeit gefühlt und nimmt an, dass es eine von Adoption ableitbare Dulosis (*Polyergus*) gibt, die wieder von Raubweibchen abgeleitet werden muss (*F. sanguinea*).

Im großen und ganzen nehmen diese Autoren die Theorie Wasmann's an, welche die *acervicolae* des Typus *rufa* zum Ausgangspunkt hat. In einer populären Schrift schildert Wasmann⁵⁾, wie als Anpassung an eine arktische Waldflora die *F. rufa* entstanden sei; von der *rufa* stamme die *truncicola* ab; als letztes Stadium als Anpassung an eine Steppenflora erscheine die *F. sanguinea*, welche die Gewohnheit erwarb, die Nester der *F. fusca* zu plündern und Puppen als Sklaven zu erziehen.

Die *F. rufa*-Hypothese ist verführerisch, aber nach meinem Ermessen unannehmbar.

Huber⁶⁾ beschreibt das Verhalten der Arbeiterinnen den Weib-

3) The origin of slavery among ants. Popular Science monthly. Vol. 71, p. 550—559, 1907.

4) Zur Koloniegründung der parasitischen Ameisen. Biol. Centralbl., Vol. 28, p. 18 ff., 1908.

5) Zur Geschichte der Sklaverei beim Volke der Ameisen. Stimmen aus Maria Laach, Vol. 70, p. 526 ff., 1906.

6) Recherches sur les moeurs des Fourmis, p. 115.

chen gegenüber nach der Kopula: nach obiger Schilderung ergibt sich, obgleich der Autor die Art gewöhnlich nicht erwähnt, welche er beobachtet hat, dass die Adoption eine habituelle Erscheinung ist seitens des Ameisennestes, von dem das befruchtete Weibchen ausging und keineswegs beschränkt ist auf die Gattung *Formica*.

Die Ameisen der *rufa*-Gruppe haben also nichts Neues erfunden, indem die Weibchen sich adoptieren lassen von Arbeitern derselben Art, vielmehr desselben Nestes oder Volkes; denn es ist keineswegs bewiesen, wie Wasmann vermutet, dass Ameisen verschiedener Nester, also feindlich gesinnter Bevölkerung, fremde Weibchen willig annehmen.

Dagegen ist eine hochwertige Neuerung das Zusammenleben des *rufa*-Weibchens mit *fusca*-Arbeiterinnen. Ich glaube nicht, dass *fusca*-Arbeiterinnen kurzweg als Stellvertreter der *rufa*-Arbeiterinnen betrachtet werden können; der Sprung wäre zu gewaltig groß. Wasmann rechnet zu viel mit weisellosen Nestern von *fusca*. Sind letztere so sehr häufig vorhanden?, so sehr geneigt, eine fremde Königin und zwar eine Königin von einer verschiedenen Art zu empfangen?

Die Aufnahme einer *rufa*-Königin von ihrem eigenen Volke ist meiner Ansicht ein wesentlich anderes Ding als die Adoption eines *rufa*-Weibchens von einer *fusca*-Kolonie, sie sei weisello oder nicht. Es handelt sich im ersteren Fall um eine normale Erscheinung im Leben vieler Ameisen (d. h. derjenigen, die mehrere Weibchen im Nest aufnehmen). Im zweiten Fall hätten wir das Eindringen eines fremden Weibchens, d. h. eines Feindes in ein fremdes Nest; gelingt es jenem Weibchen, eine Aufnahme zu erlangen, so hat es entweder Gewalt brauchen müssen oder es hat als Parasit in irgendwelcher Weise sich annehmbar gemacht.

Dass die Gründung der *rufa*-Nester infolge von Adoption so selten vorkommt, wird dadurch erklärt, dass die *rufa*-Nester und Nebennester einen enormen Umfang erreichen und dass die *fusca*-Nester selten in solchen Verhältnissen sich vorfinden, um die *rufa*-Weibchen aufzunehmen; dass die gemischten Nester in den Anfangsstadien ihrer Entwicklung sehr wahrscheinlich zerstört werden durch die größeren Völker, ihre bevorzugten Rivalen. Also die Bildung der neuen Nester der *F. rufa* findet fast ausschließlich durch Sonderung von Kolonien (im Sinne Forel's) statt, aber dieses ist m. E. sekundäres Verfahren; die Adoption durch *F. fusca* ist der primitive Gründungsprozess.

So stelle ich mir die Phylogenese der Bildung vorübergehender und bleibender gemischter Nester in der Gattung *Formica* in folgender Weise vor:

Der primitive Zustand der Weibchen muss räuberisch und nicht parasitisch gewesen sein; es ist für mich undenkbar, dass ein räuberisches Tier aus einem Parasiten entstehe; ich kenne kein Beispiel davon; im Gegenteil, Parasiten zählen sehr häufig Raubtiere unter ihren Ahnen auf.

Das primitive Stadium dürfte also der *F. sanguinea* sehr ähnlich gewesen sein. Ich kann mir ein noch primitiveres Anfangsstadium vorstellen; ich darf voraussetzen, dass ein Vorfahr der *F. sanguinea*, seinem Instinkt entsprechend, den unterirdischen Bau eines *fusca*-Weibchens in Besitz nahm. Nachdem er die gesetzmäßigen Eigentümer desselben getötet oder in die Flucht getrieben hatte, fand er in der Höhle die Brut, Larven und Puppen, von welchen er einige verzehrt haben mag, andere gezüchtet. Ich nenne jenes hypothetische Stadium „Einmieterzustand“ des eindringenden Weibchens. Wahrscheinlich ist dieses Stadium von kurzer Dauer.

Vom Einmieterzustand ausgehend leiten zwei Straßen der phylogenetischen Entwicklung: die eine führt zur *F. sanguinea*, indem die Weibchen immer mehr auf Raub angewiesen wurden; die andere leitet langsam fortschreitend zum Parasitismus.

Das *F. sanguinea*-Weibchen dringt in ein Nest der *F. fusca* ein, tötet oder treibt das Weibchen und die Arbeiterinnen aus und raubt die Larven und Puppen, um dieselben aufzuziehen. Dieses Verhältnis wollen wir „Raubzustand“ des Weibchens nennen. Mit diesem Stadium verlassen wir das Feld der Hypothese, um bereits den festen Grund der Tatsachen zu betreten.

Das Verhältnis der *F. rufa* und *pratensis* tritt entschieden in die Reihe der Adoption ein und führt zum Parasitismus. Das Weibchen ist nicht gezwungen zu einem tödlichen Kampf mit *F. fusca*; es ist dazu fähig, von deren Arbeiterinnen einen Empfang zu erzwingen nach mehr oder weniger bitteren Streiten beim Eingang in die neue Gesellschaft; aber es nimmt ein lebhaftes Interesse an den *fusca*-Puppen, die es um sich sammelt und manchmal gegen die *fusca*-Arbeiterinnen verteidigt, ungefähr wie die *F. sanguinea* tut⁷⁾. Wir bezeichnen dieses Stadium als „subparasitischer Zustand“ des Weibchens.

Dieses zeichnet den Übergang zu einem mehr ausgesprochenen Zustand des Parasitismus; den finden wir bei *F. truncicola* verwirklicht. Die Weibchen scheinen nicht für die Larven und Puppen des fremden Nestes besonders eingenommen zu sein⁸⁾, deswegen verdient es den Namen von „parasitischem Zustand“ der Weibchen.

7) Wasmann. Weitere Beiträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen. Biol. Centralbl., Vol. 28, p. 364 ff., 1908.

8) Viehmeier. loc. cit., p. 24.

Sehr wahrscheinlich gehören zur selben Serie der parasitischen Weibchen die *F. consocians* und andere amerikanische Formen mit kleinen Weibchen, sowie die Formen der *exsecta*-Gruppe.

Der dulotische Charakter der *F. sanguinea* ist, nach meinem Erachten, gewöhnlich schlecht verstanden worden und die Erklärung Darwin's ist noch die am meisten befriedigende. Die *F. sanguinea* ist hauptsächlich eine Raubameise: sie plündert die Nester der *F. fusca* und *rufibarbis* (sowie anderer Ameisenarten, z. B. der *F. pratensis*), die Larven und Puppen forttragend. — In schwachen Nestern, sagt Wasmann⁹⁾, wird der größte Teil der Puppen aufgezogen, während in volkreicheren der größte Teil der Beute verzehrt wird. Im Verhältnis zur *sanguinea*-Bevölkerung ist die Zahl der *fusca* veränderlich, in dem Sinn, dass verhältnismäßig mehr Hilfsameisen in einem kleinen Nest als in einem großen und blühenden enthalten sind; es gibt sogar in Europa Nester, die allein von *sanguinea* ohne Sklaven bewohnt werden und in Amerika existiert eine Varietät (*aserva* For.), die meist ohne solche lebt. Im allgemeinen darf man sagen, dass die mächtigeren Nester der *F. sanguinea* keine Sklaven halten, „weil sie der fremden Arbeitskräfte nicht mehr bedürfen“¹⁰⁾.

Es versteht sich von selbst, dass bei ihrem Beginn die Nester, welche noch im primär gemischten Stadium sind (Stadium 3 Wasmann) in bestmöglichen Verhältnissen sich befinden, um Puppen von Hilfsameisen zu erziehen, wenn während diesem Stadium das *sanguinea*-Volk einen Raubzug auf *fusca* (oder *rufibarbis*) unternimmt. Das dulotische Stadium wäre also nur eine Fortsetzung des primären gemischten Verhältnisses, beruhend auf das Vorhandensein der *F. fusca* im gleichen Nest. Mit anderer Ausdrucksweise, die Erziehung der heimgebrachten Puppen von *F. fusca* wäre hauptsächlich den ursprünglichen Hilfsameisen des *sanguinea*-Weibchens zuzuschreiben¹¹⁾.

9) Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen. Münster 1891, p. 50.

10) Wasmann. Die moderne Biologie etc., 1906, p. 401.

11) Wasmann (Weitere Beiträge etc. 1908, p. 321; Nachtrag p. 727) hat dagegen bewiesen, dass die Nester von *F. truncicola* und *exsecta* nach dem Tode der letzten Hilfsameisen die Fähigkeit besitzen, *fusca*-Puppen aufzuziehen, wenn dieselben nur in Überzahl geliefert werden. Es ist wahrscheinlich, dass dasselbe von Nestern der *F. sanguinea* geleistet würde selbst bei absolutem Mangel an Hilfsameisen, wenn die *fusca*-Puppen in genügender Zahl auf natürlichem oder künstlichem Wege verschafft werden. Ein Nest von *F. sanguinea*, welches anscheinend der Sklaven der normalen Art entbehrte, ist Wasmann gelungen, durch künstliche Anhäufung der *rufa*-Puppen bis zur Sättigung, diese Art Hilfsameise einzupflanzen (Ursprung und Entwicklung der Sklaverei etc. 1905, p. 210). Es ist also nicht

Aber *F. sanguinea* ist nicht auf der ersten Stufe auf der Straße der Dulosis; sie ist auch nicht so vorgeschritten, dass man nicht die Spuren seines Ganges erkennen möchte. Es erhellt zunächst, dass der Vorgang der Dulosis seinen Ursprung im Raubinstinkt des Weibchens nimmt; er wird fortgesetzt durch Neigung der *fusca*-Arbeiterinnen, die dem Weibchen bei der Gründung des Nestes vergesellschaftet waren und der ersten von letzteren erzeugten Sklaven, zum Züchten der Puppen derselben Art; die Dulosis erlischt endlich, wenn das Nest in voller Blüte steht.

Die amerikanischen Arten *F. dakotensis* (mit subsp. *wasmanni*) und *F. pergandei* scheinen, obschon wenig bekannt, nicht so weit vorgeschritten zu sein als *sanguinea* auf dem Weg der Dulosis.

Der Fall von *Polyergus*, phylogenetisch betrachtet, ist schwierig zu erklären, denn wir haben bloß das Endresultat, ohne Mittelstadien, die notwendig sind, um uns zu benachrichtigen über den Weg, dem gefolgt wurde mittelst morphologischer und ethologischer Anpassungen.

Die Gattung *Polyergus* ist nach meiner Ansicht aus *Formica* abzuleiten; sie muss zweifellos nördlicher oder amerikanischer Abstammung sein, wie die *Formica*-Arten, die sie zu Sklaven erzieht. Dieses angenommen, muss die Stelle, wovon die Stammlinie von *Polyergus* abzweigt, sehr wahrscheinlich in der Höhe der *F. sanguinea* oder ihrer Vorfahren sich befinden.

Die Weibchen des Stammes des *Polyergus* waren räuberisch; die Arbeiterinnen waren zum plündern der *Formica*-Nester geneigt und hatten in stärkerem Grad als *F. sanguinea* dulotische Gewohnheiten. Die Weibchen fingen an, allmählich parasitisch zu werden, in stärkerem Maß als *F. truncicola*, indem sie die Fähigkeit, sich zu ernähren, verloren. Die Arbeiterinnen verlernten Hand in Hand beinahe sämtliche Gewohnheiten des geselligen Lebens, mit Ausnahme des kriegerischen Instinktes, die sie zum höchsten Grad trieben, die korrespondierenden morphologischen Eigenschaften vervollkommend.

Die Gattung *Strongylognathus* bietet in ihren zwei Arten oder Formengruppen eine ganz besondere und sehr wichtige Reihe. Von der Gattung *Tetramorium* entstanden, wie die Antennen des Männchens (welche 10 Glieder zählen) beweisen, hat *Strongylognathus* seine Evolution im dulotischen Sinne vollendet mit merkwürdiger

streng notwendig, dass der Drang zur Erziehung der Sklaven von der *F. fusca* komme.

Wenn die *F. truncicola*, *exsecta* und andere Raubameisen gewöhnt wären, die Puppen anderer Ameisen haufenweise heimzutragen, dann würden sie wie die *F. sanguinea* zur Dulosis gelangt sein.

Übereinstimmung in den morphologischen Charakteren mit *Polyergus*. *S. huberi* und seine Unterarten (*vehbinderi* etc.) sind in vollem Stadium der Dulosis; *S. testaceus* ist parasitisch, lässt aber Spuren früherer kriegerischer Instinkte erkennen.

S. testaceus verbindet scheinbar die dulotischen Ameisen mit der immer zahlreicheren Gruppe, in welcher der Parasitismus zum Schwund der Arbeiterkaste leitete. Es ist nach meiner Ansicht nicht die Dulosis, welche zu solchen extremen Folgen führte, sondern der Parasitismus der Weibchen und dieser allein. Die Dulosis in sich im Gegenteil leitet die Arbeiterinnen zu aktivem Leben. Die Degeneration des *S. testaceus* hat begonnen, seitdem das Zusammenleben eines *Tetramorium*-Weibchens mit Säbelameisen möglich wurde. Das *Tetramorium*-Weibchen erzeugte sogen. Sklaven zur Genüge, so dass es nicht notwendig wurde, Puppen zu rauben; die Hilfsameisen sind allmählich zu Hauptameisen geworden und die *S.*-Arbeiterinnen wurden nutzlos.

Diesem Verhältnis, welches ich als eine Ausnahme betrachte, verdankt *S. testaceus* seinen gegenwärtigen Zustand. Es ist keine Ameise bekannt, die der Arbeiterinnen entbehrt, welche die legitime Königin des Gastnestes am Leben lässt. *S. testaceus* nähert sich den Verhältnissen der myrmekophilen Ameisen (*Formicoxenus* etc.; vide infra). Infolge aller dieser Umstände betrachte ich *S. testaceus* als ein Unikum unter den parasitischen Ameisen.

Ich betrachte das von Wasmann entdeckte Vorhandensein des *Tetramorium*-Weibchens im Nest von *S. testaceus* als die unerwartete Erklärung der beginnenden Atrophie der Arbeiterinnen desselben.

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 hie und da zum Vorschein kommen.

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.

Nehmen wir nun einmal an, eine auf der Entwicklungsstufe von *S. testaceus* stehende Ameisenart sei vor alter Zeit noch weiter nach Norden vorgedrungen und sei dann durch die nördlichen Klimaverhältnisse, welche eine Herabsetzung der Beweglichkeit und Lebensenergie bei der aus dem Süden stammenden Ameise zur Folge hatten, noch weiter degeneriert. Die Abhängigkeit der ehemaligen Herren von ihren Sklaven würde dadurch immer größer geworden sein, bis schließlich die eigene Arbeiterform der ersteren,

die schon früher für die Erhaltung der Art nutzlos geworden war, gänzlich ausstarb. Wir hätten dann zwischen dieser Ameise und den Rasenameisen, bei denen sie sich einnistet, ein ähnliches Verhältnis, wie es gegenwärtig in Nordafrika zwischen *Wheeleria* und *Monomorium* besteht. Die Männchen und Weibchen jener Schmarotzameise würden dann, wie es bei *Wheeleria* der Fall ist, noch den normalen geflügelten Geschlechtern anderer Ameisen entsprechen. Sänke nun aber diese Gattung noch weiter herab auf der abschüssigen Bahn der parasitischen Degeneration, so würde sie schließlich die Stufe von *Anergates* erreichen¹²⁾.⁴

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 glaube, dass man einen anderen Weg einschlagen muss, um erklären zu können, wie gewisse Ameisen Schmarotzer geworden sind und wie sie Arbeiterinnen zu erzeugen aufgehört haben. Die Dulosis hat nichts mit der Sache zu schaffen; daran ist nur der Parasitismus der Weibchen schuld, was, wie ich glaube, zur Erklärung genügt.

Es ist nötig, vorauszusetzen, dass der Polymorphismus im weiblichen Geschlecht in einer gegebenen Art einzig und allein auf Unterschieden der Ernährung und auf bestimmten Gesetzen der Entwicklung des Individuums beruht; das habe ich damals zu beweisen versucht¹³⁾. Diese meine Anschauungen werden bestärkt durch die Biologie von *Orazema viridis* Ashm. und die Wirkungen des Parasitismus jenes Insekts auf *Pheidole kingi instabilis*. Indem Wheeler¹⁴⁾ jenen Fall von Parasitismus und viele andere ähnliche beschreibt, lässt er kritische Erwägungen über Polymorphismus folgen. Im allgemeinen ist er geneigt, meinen Standpunkt, allerdings mit Vorbehalt, anzunehmen.

Es ist vor allem festzustellen, in welchen Verhältnissen jene parasitischen Weibchen leben, wenn sie sich einmal in einem gastlichen Neste eingebürgert haben:

12) Die moderne Biologie etc., 3. Aufl., p. 415—416.

13) Emery. Le polymorphisme des Fourmis et la castration alimentaire. Compte rendu 3. Congrès internat. Zoologie, Leyde 1896, p. 395—410. — Derselbe. Studi sul polimorfismo et la metamorfosi nel genere Dorylus. Mem. Acc. Bologna (5), Vol. 9, 1901, p. 415—433. — Derselbe. Zur Kenntnis des Polymorphismus der Ameisen. Zool. Jahrb., Festschr. Weismann 1904, p. 587—610.

14) Wheeler. The polymorphism of Ants with an account of some singular abnormalities due to parasitism. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., Vol. 23, p. 1—93, 1907.

1. Die Königin der Wirtsart lassen sie nicht am Leben; die Weise, wie die Tötung erfolgt, ist unbekannt außer für *Wheeleriella*: die Arbeiterinnen von *Monomorium* bringen die eigene Königin um und adoptieren den Eindringling.

2. Sie leben als Schmarotzer, d. h. sie lassen sich von der Wirtsart füttern (*Wheeleriella* ist von selbst zu essen unfähig) und lassen ihre Brut von denselben aufziehen (*Anergates*, *Wheeleriella*; von den übrigen liegen keine Beobachtungen vor).

3. Sie sind viel kleiner als die Weibchen der Wirtsart und kommen in der Größe den Arbeiterinnen des Wirtes zunächst.

4. Sie üben die Parasitenkunst im höchsten Grad: es gelingt ihnen, in volkreiche Gesellschaften sich hineinzuschieben, in denen im Verhältnis zur Zahl der Arbeiterinnen die schmarotzenden Weibchen Schutz und Nahrung für die eigene Brut genießen.

Jene Verhältnisse vorausgesetzt, bei der geringen Zahl der Eier, die diese winzigen Weibchen imstand sind, zu legen¹⁵⁾, ist es wahrscheinlich, dass die Arbeiterinnen die Brut des Gastes eichlich nähren werden; so reichlich, dass in bezug auf die geringen Ansprüche jener Larven das Quantum, das erforderlich ist, um die Entwicklung zu Arbeiterinnen zu bestimmen, überschritten wird und die Ausbildung völlig fruchtbarer Weibchen gestattet.

In dieser Weise ist der Mangel der Arbeiterinnen kompensiert durch reichliche Entwicklung fruchtbarer Weibchen; dieses ist unmittelbar bedingt durch die Arbeiterinnen der Wirtsart, welche, da sie keine eigenen Larven zu nähren haben, den fremden Larven die Nahrung im Überfluss reichen. Phylogenetisch hängt es zusammen mit dem parasitischen Charakter des Weibchens, dessen Größe je nach der Vollkommenheit der Anpassung an das Schmarotzerleben stufenweise geringer wird.

Ich stelle mir den Typus jener primitiven Gesellschaften von parasitischen Ameisen folgendermaßen vor: ein räuberisches, starkes und lebhaftes Weibchen, welches gewaltsam in das Nest einer schwächeren verwandten Ameisenart eindringt, vertreibt die Arbeiterinnen und das bezügliche Weibchen, bemächtigt sich der Larven und Puppen und gründet derart sein eigenes Nest.

Obiger Typus existiert: *Harpagoxenus* (*Tomognathus*) *sublevis* entspricht fast genau meinen Voraussetzungen¹⁶⁾.

15) Das physogastre Weibchen von *Anergates* bildet eine Ausnahme.

16) Wasmann und Wheeler erwähnen *Harpagoxenus* unter den dulotischen Ameisen; die Beobachtungen von Adlerz lassen sich in diesem Sinne erklären. Viehmeyer erwähnt die einzige Beobachtung eines allerdings etwas zweifelhaften Raubzuges von *Harp.* gegen ein *Leptothorax acervorum*-Nest. Die Lebensweise von *Harp.* ist also zum geringen Grad dulotisch verändert.

Harpagoxenus ist offenbar aus einem *Leptothorax* von der Gruppe des *acer-*

Nach der Darstellung von Adlerz und Viehmeyer gründet ein Weibchen von *Harpagoxenus sublevis* sein eigenes Nest, indem es gewaltsam als Raubameise in einen Bau von *Leptothorax acervorum* eindringt, die Arbeiterinnen und das Weibchen vertreibt oder tötet und die Brut erobert. Das Nest ist klein und entspricht der niederen Stufe der Differenzierung der Wirtsart.

Die Raubweibchen sind nach und nach parasitisch geworden und bei der Abnahme des Umfangs des Weibchenkörpers, der allmählich sich dem der Arbeiterin näherte, ist der Arbeiterstand geschwunden, um der ausschließlichen Züchtung der Weibchen und Männchen Platz zu machen. Daher ist es keineswegs notwendig, dass die Arbeiterinnen dulotische Gewohnheiten annehmen.

Die Hypothese, welche ich versuche geltend zu machen, ist möglichst einfach, und aus jener Einfachheit entspringt ihr hauptsächlichster Verdienst. Ich behaupte keineswegs, alles zu erklären: um so mehr, als unter den Arten der parasitischen Ameisen es viele Arten gibt, deren Sitten ganz unbekannt oder kaum bekannt sind. Wer weiß, welche Verhältnisse aus der Untersuchung solcher Arten auftauchen mögen, welche derart sein können, dass sie nicht vereinbar sind mit einer Erklärung der bereits bekannten Tatsachen.

Indessen ergibt sich aus dem Studium der parasitischen sowie der dulotischen Ameisen eine allen Arten gemeinsame Regel, welche für die Phylogenie höchst bedeutend ist:

Die dulotischen und die vorübergehend wie die dauernd parasitischen Ameisen stammen sämtlich von nahe verwandten Formen ab, die ihnen als Sklave oder Wirtsart dient.

Es gibt Ausnahmen, wenigstens scheinbare: es sind Ameisen, die ich möchte als „myrmekophile“ bezeichnen. Sie bauen ihr Nest selbständig inmitten des Baues anderer Ameisen; es ist wenigstens gewiss für *Formicoxenus nitidulus* und *Leptothorax emersoni* Wheeler. Trotz den Untersuchungen von Adlerz und Wasmann ist es nicht gelungen, zu entdecken, wovon *Formicoxenus* sich nährt. Wheeler hat mehr Glück gehabt in bezug auf *Leptothorax emersoni*: es ergibt sich aus seinen Beobachtungen, dass diese Ameise in Nestern von *Myrmica brevinodis* bettelnd um ihr Futter geht; benimmt sich also als echtes Myrmekophil.

vorum (Subg. *Mychothorax* Ruzsky) entsprungen; die Männchen gleichen den Männchen von *L. acervorum* zum verwechseln.

Harp. americanus Emery, der mit *L. curvispinosus* lebt und *Myrmoxenus gordiagini* Ruzsky, der sich mit *L. serviculus* Ruzsky gesellt, sind noch zu schlecht bekannt; um sich einen Begriff zu bilden von den Verhältnissen, in welchen sie leben, sind weitere Untersuchungen nötig.

Die myrmekophilen Ameisen stammen nicht von ihrer Wirtsart verwandten Formen ab, sondern aus anderen Gattungen, sogar aus anderer Subfamilie.

In dieser Beziehung sind sie mit Ameisen, die unter dem Zustand der Parabiose und der Kleptobiose leben, vergleichbar; diese Zustände sind zwar ganz verschieden, aber sie sind der Myrmekophilie ähnlich, indem sie keine Verwandtschaft der beiden symbionten Ameisen erheischen.

| Dulotische, parasitische oder myrmekophile Art oder Gattung ¹⁷⁾ | | Gattung, wovon sie abstammt | Wirtsart oder Sklave |
|--|--|-----------------------------|--|
| Zeitweise parasit. Ameisen | Formica rufa, exsecta-Gruppe etc. | Formica | Formica fusca, palidifulva u. Unterarten |
| | Bothriomyrmex | Tapinoma | Tapinoma erraticum |
| | Aphaenogaster tennesseensis | - Aphaenogaster. | Aph. fulva |
| Dulotische oder parasitische Ameisen | Formica sanguinea, dakotensis etc. | } Formica | Formica fusca etc. |
| | Polyergus | | |
| | Strongylognathus | } Leptothorax . . { | Leptothorax acervorum |
| | Harpagoxenus sublevis . . " americanus | | L. curvispinosus |
| Myrmoxenus gordiagini . . | | L. serviculus | |
| Arbeiterinnenlose Parasiten | Sympheidole elecebra . . . | } Pheidole { | Pheidole ceres |
| | Epipheidole inquilina . . . | | Ph. pilifera |
| | Wheeleriella santschii . . . | } Monomorium . . { | Monomorium salomonis |
| | Epixenus andrei | | M. venustum |
| | Epoecus pergandei | ? Monomorium | M. minutum |
| | ? Myrmica myrmicoxena . . | Myrmica | Myrmica lobicornis |
| Anergates atratulus ¹⁸⁾ . . | ? | Tetramorium caespitum | |
| Myrmekophile Ameisen | Formicoxenus nitidulus . . | ? Leptothorax . | Form. rufa e pratensis |
| | Symmyrmica chamberlini . . | Leptothorax . . | Myrmica mutica . |
| | Leptothorax emersoni . . . | Leptothorax . . | M. brevinodis |
| | ? Xenomyrmex stolli | ? | Camponotus abscissus |

17) Die folgenden Arten und Gattungen konnten nicht in dieser Übersichtstabelle begriffen werden, da die Nachrichten durchaus ungenügend sind, über die wir verfügen. Von manchen wissen wir kaum die Wirtsameise, mit der sie lebt (*Phacota noualhieri* mit *Monomorium salomonis*, *Formicoxenus ravouxi* mit *Leptothorax unifasciatus*), oder wir ahnen etwa, dass die Art parasitisch leben müsse (*Formicoxenus corsicus*, *Sifolinia laurae*).

18) Die Abstammung von *Anergates* ist dunkel. Beide Geschlechter und namentlich das Männchen sind derart degeneriert, dass eine nähere Verwandtschaft vorläufig nicht erkannt werden kann.