

Die Biologie einer neuen Epimyrmaart aus dem mittleren Maingebiet.

Von

Karl Gößwald.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Würzburg.)

Mit 5 Abbildungen im Text.

Bei meinen Untersuchungen über die Ameisenfauna der Umgebung von Würzburg fand ich eine neue Formicidenart, die in gemischten

Kolonien von *Leptothorax tuberum unifasciatus* und *tuberum nigriceps* lebt und eine bisher nicht bekannte Art darstellt. Durch freundliche Vermittlung von Herrn Prof. Dr. KARL ESCHERICH (München) übernahm in liebenswürdiger Weise Herr Dr. C. MENOZZI, Direktor des Instituts für Phytopathologie in Chiavari, die Bestimmung der Art und stellte fest, daß sie zu der von EMERY (1915) von *Formicoxenus* abgetrennten Gattung *Epimyrma* Em. gehört, welche bisher in Deutschland noch nicht festgestellt worden war. Herr Dr. MENOZZI hatte die Güte, die neue Art mir zu widmen. Sie heißt *Epimyrma Gößwaldi MENOZZI*. Er wird nach brieflicher Mitteilung darüber in größerem Zu-

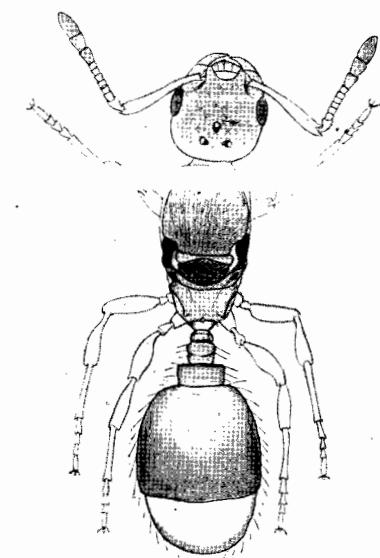


Abb. 1. Weibchen von *Epimyrma Gößwaldi MENOZZI*. Etwa $\times 22$ fach.

sammenhänge in dieser Zeitschrift berichten, während ich hier nur die Biologie dieser Art beschreibe; ihre drei Kästen sind in Abb. 1, 2 und 3 dargestellt.

Die bisherigen Beobachtungen, welche wir von den einzelnen Species der Gattung *Epimyrma* haben, sind zum Teil sehr dürftig und lassen für sich betrachtet keinen sicheren Schluß auf ihre Lebensweise zu.

Epimyrma corsica EMERY ist nur durch ein geflügeltes Weibchen bekannt; die Wirtsameisenart konnte nicht festgestellt werden. EMERY (1895) schreibt hierüber: »Istituisse questa specie sopra un esemplare unico di Corsica che faceva parte della collezione de Sauley.« Fundort: Korsika.

Epimyrma Ravauxi ERNEST ANDRÉ wurde von ERN. ANDRÉ in der Sammlung des Museums von Paris als neue Species erkannt und als

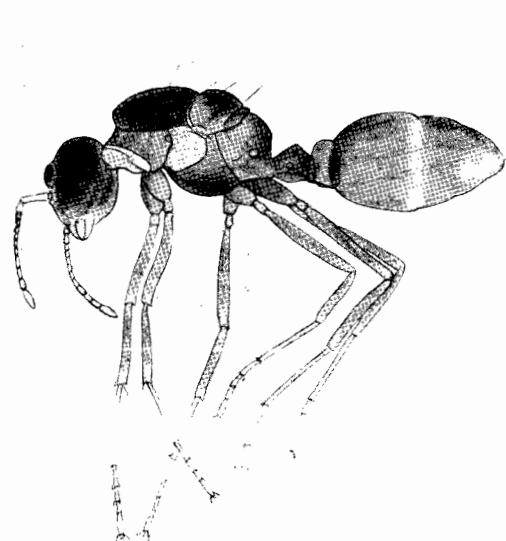


Abb. 2. Männchen von *Epimyrma Gösswaldi* MENOZ. Etwa $\times 22$ fach.

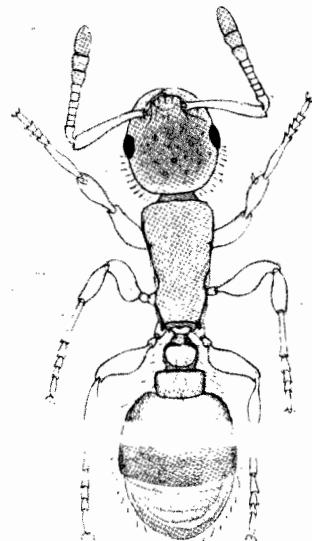


Abb. 3. Arbeiterin von *Epimyrma Gösswaldi* MENOZ. Etwa $\times 22$ fach.

Formicoxenus Ravauxi ER. ANDRÉ (später *Epimyrma Ravauxi*) beschrieben. ANDRÉ (1896) fügt seiner Beschreibung an: »Quelques femelles seules ont été capturées par M. RAVAUXI dans un nid normal de *Leptothorax tuberum* FABR. (race *unifasciatus* LATR.) pourvu de ses femelles fécondes, ce qui indique que notre Fourmi vit en commensale chez les *Leptothorax* avec lesquels elle a probablement les mêmes rapports que son congénère, le *Formicoxenus nitidulus* avec les *Formica rufa* et *pratensis*.« Fundort: Nyons dans la Drône.

Epimyrma Kraussei EMERY. Die biologischen Verhältnisse dieser Art sind unbekannt. EMERY (1915) fügt seiner Beschreibung an: »Sadegna, Sorgono, 14. 3. 1913, 2 ♀, 1 ♀ *deleata*, raccolte dal Dott. A. KRAUSSE.«

Epimyrma Foreli MENOZZI: Nach der morphologischen Beschreibung der Art bemerkt MENOZZI (1921): »Diverse operaie e femine trovate in quattro nidi di *Leptothorax recedens* NYL. sotto a muschio che rivestiva il tronco di piante d'olivo. Io credo, come la suppone anche Prof. EMERY¹, che tutte la spezie di questo genere siano propriamente mirmecophile.« Fundort: Sambiase di Calabria.

Epimyrma Vandeli SANTSCHI. Über diese Species besitzen wir die genauesten Angaben. VANDEL fand sie in Nester von *Leptothorax recedens* NYL. bei Miramont-de-Quercy und Touffailes, Departement von Tarn-et-Garonne, und zwar stellte er nur Geschlechtstiere fest. Arbeiterinnen fehlen nach seinen Beobachtungen, desgleichen sind keine Weibchen der Wirtsameisen in den gemischten Kolonien vorhanden. Ein Versuch zeigte, daß *Ep. Vandeli* in das *Leptothorax*-Nest eindringt, in wirksamer Weise gegen die Arbeiterinnen ankämpft, die rechtmäßige Königin tötet und sich an deren Stelle adoptieren läßt. Näheres hierüber vgl. A. VANDEL (1927).

Epimyrma Gösswaldi MENOZZI. Die Fundorte liegen alle in der Umgebung von Würzburg: Randersacker, Theilheim, Lindelbach, Alandsberg bei Gerbrunn, Nikolausberg, Rottenbauer und Winterhausen. Die Nester wurden auf sonnigen, steinbedeckten Ödgebieten des oberen Hauptmuschelkalkes gefunden, und zwar befanden sich die Kolonien stets in unmittelbarer Nähe von Hecken auf vegetationsfreien, höchstens mit Moos bewachsenen Steinansammlungen zwischen zusammengepreßten Steinen. Die Verbreitung dieser Ameise ist dermaßen, daß wir innerhalb des Vorkommens der Wirtsameisen einige enger begrenzte Bezirke antreffen, wo die gemischten Kolonien bei weitem über die reinen *tuberum*-Kolonien überwiegen. Man kann tagelang suchen, ohne eine gemischte Kolonie aufzufinden. Hat man dagegen ein Nest festgestellt, so findet sich gleich eine ganze Anzahl von Kolonien dieser Art in unmittelbarer Nähe. Oft ist der Fund vieler verlassener *Leptothorax*-Nester ein Anzeichen dafür, daß die gesuchte Ameise nicht mehr allzufern ist. Die Art ist also nicht gleichmäßig in dem von ihr bewohnbaren Lebensgebiet zerstreut, sondern kommt darin kumulativ an wenigen Stellen vor, eine Erscheinung, die durch die Lebensweise dieser parasitischen Ameise bedingt ist.

Epimyrma Gösswaldi ist eine Art von nicht geringer ökologischer Bedeutung unter den Ameisen. Sie ist imstande, die Wirtsameisen in ihrem Lebensgebiet durch ihre parasitierende Einmietung zum Aus-

¹ C. EMERY, 1915.

sterben zu bringen. Es dauert dann wohl lange Jahre, bis die betreffende Gegend wieder normal mit der durch den Parasitismus zugrunde gerichteten *Leptothorax*-Art besiedelt ist. Unterdessen nimmt die parasitische Ameise von einem anliegenden, bisher von ihr noch unberührten *Leptothorax*-Bezirk Besitz, bis auch hier wieder sämtliche Kolonien der Wirtsameisen zum Aussterben gebracht worden sind. Auf diese Weise findet eine ständige Arealverschiebung auf kleinem Raum statt.

Zur Klarlegung der biologischen Verhältnisse der neuen Species seien die bisherigen Funde kurz zusammengefaßt erwähnt, unter besonderer Berücksichtigung der Nestzusammensetzungen.

Die Untersuchungen wurden im Winter gemacht. Die einzelnen Individuen der zwischen zusammengepreßten, flachen Steinen nistenden Kolonien waren zu dieser Zeit infolge der Kälte zu einem leblosen Klumpen zusammengeballt, so daß sie vollzählig ausgehoben werden konnten, was für eine einwandfreie Kritik über die Art der Zusammensetzung der gemischten Kolonien von größter Bedeutung ist.

Im ganzen konnten bisher 50 gemischte Kolonien gefunden werden. Über die Örtlichkeit und die Ökologie der Ameise wurde eingangs berichtet. Aufmerksam wurde ich auf die neue Ameise, als ich eine *Leptothorax tuberum nigriceps*-Kolonie aufdeckte, in der das *nigriceps*-Weibchen sich völlig unbeachtet abseits von den Ameisen aufhielt, ein Umstand, der mir, abgesehen von der kalten Witterung, sofort auffallen mußte, da die Königin doch sonst mehr oder weniger den Mittelpunkt der instinktiven Tätigkeit der Arbeiterinnen bildet. Bei näherem Hinsehen bemerkte ich dann neben den dunklen *nigriceps*-Arbeiterinnen eine Anzahl solcher, die heller gefärbt waren, ähnlich wie *Leptothorax tuberum unifasciatus*, und außerdem noch ein ganz kleines Weibchen, das man für eine microgyne Form, wie sie bei *Leptothorax* nicht selten vorkommen, halten konnte. Unter dem Mikroskop stellte sich dann heraus, daß die hellen Arbeiterinnen sowie das kleine Weibchen nur elfgliedrige Fühler haben, während ihre Wirtsameisen, die *tuberum*, einen zwölfgliedrigen besitzen. In der gemischten Kolonie befanden sich außer den beiden erwähnten Weibchen (*nigriceps* und *Ep. Gösswaldi*) 15 Arbeiterinnen der neuen Art und 30 *nigriceps*-Arbeiterinnen (= gemischte Kolonie 1). Auch Brut ist vorhanden, ebenso in allen in der Folge zu erwähnenden Kolonien. In dieser Kolonie konnten nur Larven der parasitischen Art festgestellt werden. Das *nigriceps*-Weibchen verrichtete Arbeiterdienste und war wohl nicht befruchtet.

2. 29 gemischte Kolonien hatten folgende Zusammensetzung: Eine Königin und 2—35 Arbeiterinnen der neuen Species, 15—200

tuberum-Arbeiterinnen ohne Weibchen ihrer Art. In 19 dieser gemischten Kolonien befanden sich *Leptothorax tuberum unifasciatus* und in zehn *tuberum nigriceps* als Wirtsameisen. Dieses Zahlenverhältnis entspricht der Verbreitung der beiden Wirtsameisenarten. Die *nigriceps* sind entsprechend seltener. Eine besondere Vorliebe dieser *Epimyrma*-Species für *unifasciatus* ist also nicht zu erkennen.

In den Fällen, wo ich nur zwei bis fünf Arbeiterinnen der neuen Art fand, waren diese besonders klein.

3. In drei gemischten Kolonien wurden nur Arbeiterinnen der beiden Arten ohne Geschlechtstiere gefunden. Die Königin muß hier irgendwie verloren gegangen sein.

4. Vier Kolonien hatten nur je ein Weibchen der neuen Art und Arbeiterinnen der Wirtsameisenart.

5. In zwei Kolonien waren je zwei Weibchen der parasitischen Art, die miteinander kämpften, und nur Arbeiterinnen der Wirtsameise, in einem Fall *unifasciatus* und im anderen *nigriceps*.

6. In einer Kolonie wurde ein totes und ein lebendes Weibchen der neuen Art gefunden. Außerdem befanden sich nur noch *unifasciatus*-Arbeiter in dem Nest.

7. In drei Fällen wurde je ein Weibchen und ein totes Männchen der neuen Art, einmal zwei tote Männchen neben einem Weibchen der neuen Art zusammen mit nur Arbeiterinnen der Wirtsameisenart gefunden.

8. Zweimal wurden zwei Weibchen und je ein Männchen der Parasiten bei Arbeiterinnen der Wirtsameisen festgestellt.

Bemerkenswert ist, daß in allen Kolonien, in denen auch Männchen der neuen Art gefunden wurden, Arbeiter dieser Art fehlen. Die Männchen waren alle tot, wie zu dieser Jahreszeit nicht anders zu erwarten ist (Ende Februar), waren aber trotzdem im Nest behalten worden und wurden zum Teil noch herumgetragen.

9. In einer Kolonie war das Weibchen der neuen Art tot, wurde aber ebenfalls noch einige Zeit umhergetragen. Außerdem waren hier nur noch Arbeiterinnen der Wirtsameisen vorhanden.

10. Von besonderer Bedeutung ist der Fund eines Weibchens der parasitischen Art, das an einer fast toten *unifasciatus*-Königin festgebissen war (Februar). Letztere zeigte fast keine Bewegung mehr. Die Kolonie enthielt außerdem nur noch Arbeiterinnen der Wirtsameisenart, die sich um ihre Königin nicht besonders kümmerten, sondern diese gemeinsam mit dem daran verbissenen Weibchen in ihre Mitte nahmen.

11. Eine andere interessante Zusammensetzung weist folgender Fund auf: Eine Königin und fünf Arbeiterinnen der neuen Art, 90 *unifasciatus*-Arbeiterinnen, darunter einige auffallend große Exemplare mit sehr breitem Abdomen, und noch zwei kleine *unifasciatus*-Weibchen (Microgynen), welche die Rolle einer Arbeiterin einnahmen und Arbeiterdienste verrichteten.

12. Einmal fand ich eine dreifach gemischte Kolonie; sie enthielt eine Königin und zwölf Arbeiterinnen der neuen Art und außerdem 30 *nigriceps*- und 50 *unifasciatus*-Arbeiterinnen nebeneinander.

Diese gemischten Kolonien weisen demnach eine große Mannigfaltigkeit auf in der Art ihrer Zusammensetzung. Zu bemerken ist noch, daß die neue parasitische Ameise nie allein, sondern stets in gemischten Kolonien bei *Leptocephalus tuberum* *unifasciatus* und *nigriceps* gefunden wurde.

Die aufgefundenen Nester wurden im Formikarium eingehend beobachtet. Es stellte sich dabei folgendes heraus:

Die beiden zusammenlebenden Arten behandeln sich gegenseitig freundschaftlich wie ihresgleichen. Nie wurde zwischen ihnen ein Kampf beobachtet. Irgendwelche Scheidewände, wie wir sie bei einem Gastverhältnis, z. B. zwischen der nahe verwandten *Formicoxenus nitidulus* und *Formica rufa* haben, bestehen hier nicht. Die Wirtsameisen und die parasitischen Ameisen finden sich stets auf einem Haufen.

Die parasitischen Arbeiterinnen sind sehr unselbstständig. Bei Störung des Nestes werden sie von den Wirtsameisenarbeiterinnen fortgetragen, und zwar entweder am Kopf frei nach vorne oder so, daß sie nach rückwärts dem Thorax der tragenden Ameise zugewendet sind. Die getragenen Tiere machen keinen Versuch davonzulaufen oder sich zu befreien, sie scheinen vielmehr das Getragenwerden gewohnt zu sein. Auch die Königin wird viel herumgetragen. Mitunter zieht sie dabei die Beine an und krümmt sich, so daß sie möglichst bequem getragen werden kann. Einmal beobachtete ich, wie eine Königin bei Störung des Nestes einer Arbeiterin auf den Rücken sprang, sich mit den Mandibeln an dem Pronotum der letzteren festhielt und sich forttragen ließ. Um einen Angriff auf die Wirtsameise kann es sich hier nicht gehandelt haben, da die Trägerin keinen Versuch machte, die Königin zu entfernen, und außerdem zugleich eine Larve zwischen den Kiefern davontrug.

Im Nest erfreut sich das *Epimyrma*-Weibchen einer besonderen Pflege von seiten der Wirtsameisen, von denen es viel betastet und beleckt wird. Das fremde Weibchen wird von den *tuberum*-Arbeitern noch viel sorgfältiger gepflegt, als letztere es mit ihrer eigenen Königin

zu tun pflegen. Die Pflege wird ihm aber nur von den Wirtsameisen zuteil. Ihre eigenen Arbeiterinnen kümmern sich nicht um sie.

Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß die parasitischen Arbeiterinnen sehr unselbständige, träge Tiere sind. Sie sind vollständig nutzlos geworden und laufen untätig umher, während die Nestarbeiten, Bergung und Pflege der Brut nur von den Hilfsameisen besorgt wird.

Auch der Nahrungserwerb erfolgt durch die *tuberum*-Arbeiterinnen. Ich konnte nur ein einziges Mal eine *Epimyrma*-Arbeiterin an Honig, der direkt vorgesetzt worden war, etwas lecken sehen. Fütterungsszenen zwischen den beiden Arten sind nicht selten, wobei natürlich die parasitischen Ameisen gefüttert werden; dagegen konnte ich nie beobachten, daß sich letztere untereinander gefüttert hätten. Die Königin wird ebenfalls nur von den Wirtsameisen gefüttert.

Unter 1. und 11. habe ich den Fund von Weibchen der Wirtsameisenart in den gemischten Kolonien erwähnt. Diese Tiere verhalten sich genau wie eine Arbeiterin, und andererseits ist auch das Verhalten der Arbeiterinnen gegen sie wie gegen ihresgleichen. Es ist sehr merkwürdig und ungewohnt zu sehen, wie diese Weibchen selbständig fressen, Brut umhertragen und am Nestbau und den übrigen Arbeiterdiensten einen sehr regen Anteil nehmen. Die Microgynen sind ganz auf sich angewiesen. Die Arbeiterinnen widmen ihnen nicht die geringste Pflege, wie sie diese sonst den Weibchen zukommen lassen. Das *Epimyrma*-Weibchen nimmt von diesem Arbeiterweibchen keine Notiz.

Ganz anders dagegen verhalten sich die parasitischen Weibchen gegen eine befruchtete Königin der Wirtsameisenart. Um mir klar zu machen, wie die Gründung dieser gemischten Kolonien vor sich geht, setzte ich ein *Epimyrma*-Weibchen zu einer selbständigen *unifasciatus*-Kolonie mit einer *unifasciatus*-Königin. Das fremde Weibchen versuchte hier durch Streicheln mit den Fühlern die *unifasciatus*-Arbeiter für sich zu gewinnen. Die Arbeiter betasteten es sehr eingehend, aber bald bemerkte ich, wie zwei Arbeiterinnen sich auf sie stürzten und sie an den Beinen zerrten. Von hier an wurde das *Epimyrma*-Weibchen feindlich behandelt, aber trotzdem setzte es seine Versuche fort, die Arbeiterinnen durch Streicheln mit den Fühlern für sich zu gewinnen und trat nicht feindlich gegen sie auf. Die Angriffslust der letzteren ließ bald nach, und es gelang dem fremden Weibchen freizukommen. Es gelangte nun in die Nähe der *unifasciatus*-Königin, und es war sehr interessant zu beobachten, wie das *Epimyrma*-Weibchen dieser mit einem blitzartigen Ruck auf den Rücken sprang und sich mit ihren Kiefern an der Pronotumsnaht ihrer Rivalin festbiß. Die bedeutend größere *unifasciatus*-

Königin war gegen sie wehrlos und machte auch nicht den geringsten Versuch, sich zu verteidigen. Die Arbeiterinnen schienen von diesem Vorgang nicht weiter berührt zu sein. Da ich zu dieser Zeit noch nicht viele Kolonien der neuen Art hatte, gab ich die *Epimyrma*-Königin wieder in ihre alte Kolonie zurück; dort wurde sie zunächst sehr mißtrauisch empfangen, aber bald wieder erkannt.

Die Schilderung eines Koloniegründungsversuches von *Ep. Vandeli* SANTSCHI bewog mich, den Versuch später zu wiederholen. VANDEL hatte beobachtet, daß *Ep. Vandeli*, eine arbeiterlose, parasitische Art, auch Arbeiterinnen der Wirtsameisen feindlich angriff und sogar gefährlich verletzte. Ich habe dagegen bei *Ep. Gösswaldi* nie einen Kampf gegen die Wirtsameisenarbeiter beobachten können. Die Königin setzte vielmehr, obwohl ihr die Arbeiter sehr heftig zusetzten, doch stets den Versuch fort, letztere durch Streicheln mit den Fühlern zu beschwichtigen. Um so auffallender war dann der sofortige und hartnäckige Kampf gegen die Königin der Wirtsameisen.

Auch bei dem zweiten Versuch enthielt sich das *Epimyrma*-Weibchen eines jeglichen Angriffs und jeder Verteidigung gegen die Wirtsameisenarbeiter, obwohl sich stundenlang elf Arbeiterinnen zugleich an ihm festgebissen hatten. Das Weibchen suchte vielmehr durch Streicheln mit den Fühlern die Arbeiter von ihrem feindlichen Verhalten abzubringen, aber nach einiger Zeit hatte sich auch an jedem Fühler eine Arbeiterin festgebissen, so daß es ihr unmöglich wurde, das Streicheln fortzusetzen. Am nächsten Tage waren die Fühler und zwei Beine abgebissen. Die Arbeiter waren derart in Erregung geraten, daß sie sich untereinander selbst angriffen. Ich bemerkte sechs kämpfende Arbeiterpaare. Am darauffolgenden Tage fehlten dem *Epimyrma* Weibchen fast sämtliche Extremitäten. In diesem Fall war also der Adoptionsversuch mißglückt, doch konnte man auch hier sehen, daß *Ep. Gösswaldi* sich gegen die Arbeiterinnen der Wirtsameisen nicht zur Wehr setzt im Gegensatz zu *Ep. Vandeli*.

Einen dritten Versuch machte ich, um festzustellen, wie sich ein parasitisches *Epimyrma*-Weibchen gegen *Epimyrma*-Arbeiter, also ihre eigenen Artgenossen, verhält, die schon längere Zeit (7 Wochen) isoliert waren. Das Weibchen lief zunächst langsam im Nest umher; nach einiger Zeit begegnete sie der ersten *Epimyrma*-Arbeiterin. Beide Ameisen tauschten gegenseitig langsame Fühlerschläge aus und schienen sich nicht weiter um einander zu kümmern. Der gleiche Vorgang spielte sich bei Begegnung mit den anderen *Epimyrma*-Arbeitern ab. Nach einiger Zeit saßen sie friedlich nebeneinander. In den nächsten Tagen

fand ich die Königin allein in einer Nebenkammer des Nestes. Bemerkenswert ist, daß die *Epimyrma*-Königin ihre eigenen Artgenossen nur mit sehr langsamem Fühlerschlägen betastete und sich nicht weiter um sie kümmerte, während sie die Arbeiterinnen der Wirtsameisenart mit sehr schnellen Fühlerschlägen und Streicheln mit den Fühlern für sich zu gewinnen suchte.

Ein weiterer Versuch sollte zeigen, wie das Verhalten des *Epimyrma*-Weibchens gegen *Leptothorax tuberum* MAYR. ist, einer *tuberum*-Art, bei der ich *Epimyrma* noch nicht gefunden habe, obwohl beide Arten oft benachbart sind. Ganz im Gegensatz zu den anderen Versuchen werden die Arbeiterinnen hier gemieden. Auch die furchtsamen *tuberum* MAYR.-Arbeiter getrauten sich zuerst nicht an das *Epimyrma*-Weibchen heran, schließlich wurde aber dieses von mehreren Arbeitern zugleich gestellt, die sich an ihren Fühlern und Beinen festbissen. Entgegen meinen früheren Erfahrungen in dem Verhalten der *Epimyrma*-Weibchen gegen *unifasciatus*, setzte sich hier das *Epimyrma*-Weibchen sehr heftig zur Wehr und biß einige Arbeiter in Kopf, Thorax und Petiolus. Diese Arbeiter lagen dann plötzlich wie gelähmt da. Dieselbe Szene wiederholte sich nach einiger Zeit noch verschiedene Male. Dabei machte das *Epimyrma*-Weibchen nie den Versuch, in das eigentliche Nest der *tuberum* MAYR. einzudringen und ging auch später den Arbeiterinnen so weit wie möglich aus dem Wege.

Um zu sehen, ob dieses Weibchen sich nicht schließlich doch auch gegen die Angriffe der Wirtsameisen zur Wehr setzte, gab ich es in eine Reihe *unifasciatus*-Kolonie. Hier zeigte sich, daß auch dieses Weibchen die *unifasciatus*-Arbeiter durch Streicheln mit den Fühlern für sich zu gewinnen suchte. Es war jedoch bald von einer größeren Zahl von Arbeiterinnen umgeben, die sich an allen Extremitäten festbissen. Andere Arbeiterinnen, die dazu kamen, bissen sich an ihren eigenen Nestgenossen fest, wohl weil diese etwas von dem Geruch der fremden Königin angenommen hatten. Ich befreite das Weibchen, da nun erwiesen war, daß es *tuberum* MAYR.-, nicht aber *tuberum unifasciatus*-Arbeiterinnen angriff, und setzte es dann in unmittelbare Nähe des Nesthaufens. Hier stürzte es sofort auf denselben los und wühlte sich unter die Brut; bei der *unifasciatus*-Königin angelangt, biß sie sich sogleich an deren Petiolus fest und ließ nicht los, obwohl die Königin fortlief und sie die Arbeiterinnen neuerdings angriffen. Die Bewegungen der *unifasciatus*-Königin wurden schließlich langsamer, bald hatten sich auch an ihr Arbeiterinnen festgebissen, da ihr ebenfalls nicht mehr der reine Nestgeruch anhaftete. Andererseits scheint allmählich das *Epimyrma*-

Weibchen von dem Geruch der *unifasciatus* angenommen zu haben. Nach 10 Stunden hatten die Anfeindungen der Arbeiterinnen aufgehört. Die schwer verletzte *unifasciatus*-Königin mit dem *Epimyrma*-Weibchen wurden in die Ecke des Nestes zur Brut getragen. Es dauerte noch lange Tage, bis die *unifasciatus*-Königin tot war. Das *Epimyrma*-Weibchen dagegen wurde schließlich an Stelle der getöteten Königin von dem verwaisten Volk adoptiert und nahm fortan deren Stellung ein.

Die neuen Versuche zeigen einerseits, daß *Ep. Gösswaldi* sich gegen Angriffe der Wirtsameisen nicht zur Wehr setzt; im Gegensatz dazu steht ihr (desselben Weibchens!) Verhalten gegen *Leptothorax tuberum* MAYR., wo sie auch gar keinen Versuch macht, sich adoptieren zu lassen. Andererseits zeigt sich wieder ihre typische Feindschaft gegen die *unifasciatus*-Königin. Der zweite, mißlungene Adoptionsversuch läßt erkennen, daß es dem *Epimyrma*-Weibchen nicht immer gelingt, mit Erfolg in eine Kolonie der Wirtsameisen einzudringen.

Als ich einige Tage nach dem ersten Koloniegründungsversuch in einer *unifasciatus*-Kolonie an ihrer fast toten Königin festgebissen ein parasitisches Weibchen fand, schien mir dieser Fund eine weitere Bestätigung meiner Vermutungen über das Zustandekommen der gemischten Kolonien zu sein. Obwohl ich wiederholt das kleine Weibchen von der *unifasciatus*-Königin entfernte, hatte es sich immer wieder an ihr festgebissen. Die Arbeiterinnen nahmen ihre Königin und das daran verbissene *Epimyrma*-Weibchen stets in ihre Mitte, Angriffe auf das letztere konnte ich nicht feststellen. Als ich nach etwa 5 Wochen immer noch das parasitische Weibchen an der *unifasciatus*-Königin verbissen fand, nahm ich beide unter das Mikroskop. Hier konnte ich sehen, wie das kleine Weibchen ihre Rivalin mit den langen, spitzen Vorderzähnen ihrer Mandibeln zu bearbeiten suchte. Trotz greller künstlicher Beleuchtung des Objektes ließ sie nicht davon ab. Die *unifasciatus*-Königin zeigte von Zeit zu Zeit ganz schwache Bewegungen mit den Tarsen. Verschiedene Male machte ich den Versuch, das parasitische Weibchen von der *unifasciatus*-Königin zu entfernen und mit einer Pinzette zurückzugeleiten, jedesmal biß sie sich von neuem fest, sobald sie in ihre Nähe kam. Ich gab beide wieder gesondert in das Nest zurück. Die *unifasciatus*-Königin wurde von ihren Arbeitern zur Brut getragen, desgleichen auch bald darauf das *Epimyrma*-Weibchen, welches ich nach Ablauf von 2 Minuten schon wieder an der Königin verbissen fand.

Auch zwischen den parasitischen Weibchen selbst kann man stets einen sehr heftigen Kampf beobachten, der mit dem Tode der einen

Rivalin endigt. Diese Beobachtung bezieht sich auf die unter 5., 6. und 8. erwähnten Funde. Der Kampf zwischen den Weibchen wurde im Formikarium fortgesetzt. Es scheint demnach, daß diese Parasiten kein zweites Weibchen neben sich dulden, ganz im Gegensatz zu den *tuberum*-Arten und *Formicoxenus nitidulus*, wo ich nicht selten mehrere befruchtete Königinnen nebeneinander angetroffen habe, ohne daß hier ein Kampf stattgefunden hätte. Der Fund 6., wo ein totes parasitisches Weibchen neben einem lebenden dieser Art in einer *unifasciatus*-Kolonie gefunden wurde, gibt Aufschluß darüber, wie der Kampf zwischen den Rivalen endigt.

In dem einen Fall, wo ich eine tote parasitische Königin in einer Kolonie fand, die sonst nur *unifasciatus*-Arbeiter enthielt (9), scheint diese nachträglich ihren Verletzungen erlegen zu sein. Ob diese nun ebenfalls von einem Kampf gegen eine Rivalin herrühren oder das *Epimyrma*-Weibchen von den *unifasciatus*-Arbeitern so heftig angegriffen worden war, läßt sich nachträglich schwer entscheiden.

Um festzustellen, ob die parasitische Ameise imstande ist, sich selbstständig am Leben zu erhalten, wurden 25 Arbeiterinnen zusammen mit etwas Brut isoliert. Futter (Honig) wurde ihnen mitgegeben. Die Brut wurde von ihnen nicht beachtet und blieb zerstreut liegen, während sie sonst sofort auf einen Haufen zusammengetragen wird. Am Honig konnte ich bis jetzt noch keine dieser Arbeiterinnen beobachten, doch leben heute — 3 Monate nach Beginn des Versuches — noch alle isolierten Ameisen. Sie sitzen in verschiedenen Gruppen zerstreut völlig untätig umher. In den gemischten Kolonien werden sie von den Wirtsameisen auf einen Haufen zusammengetragen. Weitere Unterschiede konnte ich bisher nicht feststellen, doch ist anzunehmen, daß die isolierten Arbeiter nach längerer Zeit zugrunde gehen müssen. *Harpagoxenus*-Arbeiterinnen, einer anderen, bei *Leptothorax* parasitierenden Art, können sich nach Versuchen von ADLERZ (nach ESCHERICH 1917) bis 135 Tage selbstständig am Leben erhalten. Auf jeden Fall zeigte aber mein Versuch eindeutig, daß unsere parasitische Art in bezug auf Brutpflege vollkommen von ihren Wirtsameisen abhängig ist.

Als Ergebnis der bisherigen biologischen Beobachtungen von *Epimyrma Gösswaldi* ist folgendes festzustellen:

1. Die neue parasitische Ameise wurde nie allein, sondern stets in gemischten Kolonien bei *Leptothorax tuberum nigriceps* und *tuberum unifasciatus* gefunden.
2. Die Gründung von gemischten Kolonien erfolgt in der Weise, daß ein parasitisches Weibchen in eine *Leptothorax*-Kolonie eindringt,

die rechtmäßige Königin tötet und an deren Stelle von dem weisellos gewordenen Volk adoptiert wird. Das Anfangsstadium einer gemischten Kolonie besteht aus einem parasitischen Weibchen und Arbeiterinnen der Wirtsameisenart. Die Brut wird von den Wirtsameisen aufgezogen. In einigen Fällen wurden auch Männchen gefunden (Anfangsstadium?).

3. Eine normale vollentwickelte Kolonie weist folgende Zusammensetzung auf: Ein parasitisches Weibchen und eine Anzahl von Arbeiterinnen dieser Art und eine größere Zahl von nur Arbeitern der Wirtsameisenart. In einem Falle waren beide Wirtsameisenarten nebeneinander vertreten.

4. Sind in eine Kolonie der Wirtsameisen zwei parasitische Weibchen zugleich eingedrungen, so bekämpfen sich diese, bis nur noch eines übrig bleibt.

5. Eine Königin der Wirtsameisen fehlt. Etwa vorhandene Weibchen dieser Art sind nicht befruchtet und verrichten Arbeiterdienste, sind also ergatoid.

6. Die parasitischen Arbeiterinnen legen eine große Unselbstständigkeit an den Tag; an Nestbau, Nahrungserwerb und Brutpflege nehmen sie keinen Anteil.

Auf Grund dieser Feststellungen dürfte eindeutig erwiesen sein, daß wir hier eine parasitische Ameisenart vor uns haben, die in ein unbedingtes Abhängigkeitsverhältnis von den Wirtsameisen geraten und auf diese vollständig angewiesen ist, sowohl was den Fortbestand des Individuums wie der Kolonie anbelangt; denn abgesehen davon, daß die parasitische Art nie allein, sondern stets in gemischten Kolonien gefunden wurde, haben auch die Beobachtungen gezeigt, daß sie außerstande sind, sich auf die Dauer selbstständig am Leben zu erhalten. Auch schon bei der Koloniegründung ist *Epimyrma Gösswaldi* auf die Hilfe der Wirtsameisen angewiesen. Selbständige Koloniegründungen kommen nicht vor. Auf den Vorgang der Koloniegründung habe ich schon hingewiesen.

Da ferner die für die Erhaltung der Art so unbedingt nötigen Instinkte, der Nestbau-, Nahrungserwerb- und Brutpflegeinstinkt, vollkommen degeneriert sind, ist diese Ameise auch in dem Fortbestand ihrer Art von den Wirten abhängig geworden. Die Abhängigkeit ist also eine vollkommene und dauernde, von der Koloniegründung angefangen bis zum Fortbestand der Kolonie und der Art. Die parasitische Ameise kann sich auch später nicht freimachen von den Hilfsameisen, wie das bei verschiedenen anderen Ameisenarten der Fall sein kann. Auch ist nur die eine Art der Koloniegründung auf dem Wege des Para-

sitismus möglich. Wir können also hier von einem obligatorischen Sozialparasitismus in dauernd gemischten Kolonien sprechen (vgl. E. WASMANN 1915).

Schon äußere Merkmale sprechen für eine große Abhängigkeit von den Hilfsameisen und einen obligatorischen Sozialparasitismus: Die Kleinheit der Weibchen stellt eine parasitäre Degeneration dar (WASMANN 1915). Betrachten wir ferner die Mundwerkzeuge, aus deren Be- schaffenheit man geradezu die Lebensgeschichte einer Ameise lesen kann, so erkennen wir, daß auch diese mehrfache Degenerationserscheinungen aufweisen, welche natürlich mit dem untätigen, parasitischen Leben dieser Ameise in Zusammenhang stehen. So sind zum Beispiel die Unterkiefer- und Lippentaster verkümmert und zum Teil noch weiter in Reduktion begriffen (siehe Abb. 4a und b); während die nahe verwandte *Formicoxenus nitidulus* viergliedrige Unterkiefertaster und drei-



Abb. 4. a Unterkiefer- und Lippentaster von *Epimyrma Gösswaldi* MENOZ., dreigliedrig. b Unterkiefer- und Lippentaster von *Epimyrma Gösswaldi* MENOZ., vier- und zweigliedrig.

gliedrige Lippentaster besitzt, hat *Ep. Gösswaldi* Unterkiefertaster, die vier- oder dreigliedrig sein können, bei den dreigliedrigen ist eine ursprüngliche Trennung noch zu erkennen, wie auch Abb. 4a zeigt; die Lippentaster sind stets nur zweigliedrig. Inwieweit auch die übrigen Species der Gattung *Epimyrma* diese Degenerationserscheinungen aufweisen, entzieht sich meinem Wissen, da mir Exemplare hiervon nicht zur Verfügung stehen. Bei der Abtrennung der Gattung *Epimyrma* von *Formicoxenus* hat EMERY (1915) keinen Bezug auf diese Mundgliedmaßen genommen, desgleichen sind Unterkiefer- und Lippentaster auch bei den Beschreibungen der mir bisher bekannten *Epimyrma*-Arten unerwähnt geblieben. Bei den Mandibeln finden wir ebenfalls eine Anpassung an die Lebensweise, indem der vorderste und auch noch der nachfolgende Zahn besonders gut entwickelt sind gegenüber drei anderen, kleinen, stumpfen Zähnchen (siehe Abb. 5). (Beim Männchen habe ich einen großen und nur drei kleinere Zähne feststellen können, die zwei mittleren sind enger verwachsen.) Durch ihre spitzen Zähne werden die Weibchen zur Tötung der *unifasciatus*-Königin instand gesetzt. Diese spitzen Zähne stellen furchtbare Waffen dar und sind be-

sonders gut geeignet zum Einbohren der Kiefer in die feindliche Ameise, wie ich unter dem Mikroskop sehr schön beobachten konnte. Andererseits aber erweisen sich solche Mundwerkzeuge nicht mehr so geeignet zu den häuslichen Arbeiten, insbesondere nicht zur Brutpflege. Immerhin wäre diese parasitische Art morphologisch noch imstande zu einem selbständigen Leben, es handelt sich vornehmlich um eine Entartung der Instinkte. Die morphologische Degeneration ist wohl erst eine sekundäre Folge davon. Auch die geringe Zahl der Arbeiterinnen spricht für ein großes Abhängigkeitsverhältnis von den Wirtsameisen. Die Arbeiterinnen sind hier entsprechend ihrer physischen und psychischen Struktur zu nutzlosen Geschöpfen geworden. Nachdem sie sich infolge ihres parasitischen Lebens nicht mehr aktiv an den häuslichen Arbeiten beteiligten, erfolgte auch die zahlenmäßige Rückbildung des Arbeiterstandes. Ähnliche Erscheinungen finden wir auch bei anderen parasitischen Ameisenarten, z. B. *Strongylognathus testaceus* und bei verwandten *Epimyrma*-Arten selbst, wo zum Teil sogar Arbeiterinnen schon fehlen. Es sind zur Zeit schon viele parasitäre und arbeiterlose Formen bekannt, und es scheint die Entwicklung nach der parasitären Richtung weiterzugehen.

Einer Lösung bedarf noch die Frage nach dem Abb. 5. Mandibel einer Weiterbestand und der Art des Zerfalles dieser ge- Arbeiterin von *Epimyrma Gößwaldi* MENOZ. mischten Kolonien. Bisher wurden die Anfangsstadien und vollentwickelte Kolonien festgestellt. Merkwürdig bleibt die Tatsache, daß bei der verhältnismäßig großen Zahl der aufgefundenen Nester dieser neuen Ameise der Arbeiterstand der Parasiten gegenüber den Wirtsameisen stets in der Minderheit ist. Da die befruchteten Königinnen der Wirtsameisen getötet werden — was natürlich ein Nachteil für die gemischte Kolonie ist —, werden keine Hilfskräfte mehr neu erzeugt, sondern nur noch Nachkommen der Parasiten. Nun müßten letztere folgerichtig mit der Zeit überwiegen, was aber nicht der Fall ist. Bei anderen Ameisenarten werden die Hilfskräfte durch Raub und Aufzucht von Arbeiterpuppen aus fremden Kolonien der Wirtsameisenart ergänzt. Ein Dulotismus scheint mir aber bei unserer Art wegen ihrer morphologischen und biologischen Verhältnisse nicht möglich; denn eine Ameise von einer derartigen Trägheit und Unbeholfenheit ist für eine Sklavenjagd nicht geeignet, obwohl verhältnismäßig friedfertige Ameisen als Gegner in Betracht kämen.



Zur Klärung der Frage nach der geringen Zahl der Parasiten bleibt die Annahme einer Kurzlebigkeit dieser gemischten Kolonien. Möglicherweise werden nur sehr wenig Arbeiter in einem Jahre gezeugt und vielleicht von einem bestimmten Zeitpunkte an nur noch Geschlechtstiere aufgezogen¹. Die beiden letzten Annahmen schließen natürlich die erste von der Kurzlebigkeit nicht aus. Es wäre damit auch der Umstand geklärt, daß relativ viele Kolonien gefunden wurden, die sich noch im Anfangsstadium befinden. Es sind das 13 Kolonien von insgesamt 50 (gemischte Kolonien 4 mit 9), und zwar ist dabei noch zu berücksichtigen, daß in manchen dieser Kolonien zwei Königinnen gefunden wurden. Auch die kumulative Verbreitung, auf die ich eingangs hingewiesen habe, spricht für eine Kurzlebigkeit der gemischten Kolonien.

Interessant ist auch das Vorkommen von Microgynen der Wirtsameisenart in den gemischten Kolonien. Befruchtete Weibchen der letzteren wurden nicht gefunden, wie schon festgestellt wurde. Die zwei Microgynen in der gemischten *unifasciatus*-Kolonie 11 waren auffallend klein. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß es sich um Tiere handelt, die von ursprünglich normalen Weibchenlarven abstammen, die nach dem Eindringen des parasitischen Weibchens in die Kolonie von den eigenen Arbeitern vernachlässigt und so umgezüchtet wurden, da ja einerseits die Wirtsameisen ihr Interesse der parasitischen Königin widmen und auch die Aufzucht von Geschlechtstieren in der gemischten Kolonie keinen Sinn hat. Zudem fand ich in dieser Kolonie und noch in verschiedenen anderen gemischten Kolonien mehrfach auffallend große Arbeiterinnen mit sehr breitem Abdomen, wie ich sie sonst in reinen *unifasciatus*-Kolonien noch nicht feststellen konnte. Diese »macroergaten Arbeiterinnen« würden dann aus ursprünglich zu Weibchen bestimmten Larven hervorgegangen sein, die noch nicht so weit in ihrer Weibchenentwicklung fortgeschritten waren, wie die beiden zuerst erwähnten kleinen Weibchen, bei denen die Umzüchtung nur mehr unvollkommen gelang. Durch die *Lomechusa strumosa*-Theorie von WASMANN wurde eindeutig nachgewiesen, daß die Ameisen tatsächlich imstande sind, den Versuch zu machen, Larven, die ursprünglich zu Weibchen bestimmt waren, umzuzüchten (Macropseudogynen). Bei *Formica sanguinea* wird die Umzüchtung durch die Anwesenheit des

¹ Nach Abschluß der Arbeit konnte ich am 10. V. 1930 eine *Epimyrma unifasciatus*-Kolonie finden mit einer *Epimyrma*-Königin, 30 *Epimyrma*-Arbeiterinnen und 50 *Leptothorax unifasciatus*-Arbeiterinnen. Diese Kolonie enthielt nur Geschlechtstier-Larven (etwa 40).

parasitischen Coleopteren *Lomechusa strumosa* ausgelöst, indem der Brutpflegeinstinkt durch die Aufzucht der *Lomechusa*-Larven eine besondere Regulation erfährt (WASMANN 1909 b). In unserem Falle wäre dann die Instinktregulation durch die parasitische Ameise hervorgerufen worden. Ich muß hier noch nachholen, daß die nach dem Eindringen des parasitischen Weibchens im Nest vorhandene *Leptothorax*-Brut weiter gepflegt wird. In der gemischten Kolonie 10, bei der es sich zweifellos um ein Anfangsstadium der Koloniegründung handelt, da ja die *unifasciatus*-Königin noch nicht einmal getötet worden war, ist reichlich *unifasciatus*-Brut vorhanden (nur *unifasciatus*-Brut), welche sich von der *Epimyrma*-Brut durch hellere Farbe unterscheidet. Es befinden sich auch noch einige größere Larven von Geschlechtstieren darunter; die Weiterentwicklung muß noch abgewartet werden.

Einer weiteren Aufklärung bedarf noch die Frage, wie die Männchen zusammen mit den Weibchen in die *Leptothorax*-Nester gelangten. Das einzige *Epimyrma*-Männchen, welches bisher bekannt war (*Ep. Vandelii*), befand sich in Gesellschaft von vier geflügelten und einem ungeflügelten Weibchen in einem Neste von *Leptothorax recedens*. In unserem Falle befanden sich die Männchen stets in gemischten Kolonien, die noch keine Arbeiter der parasitischen Art enthielten (Februar!) und sich demnach noch im Anfangsstadium befanden. Infolgedessen können die Männchen nicht aus der Kolonie, in der sie sich befanden, hervorgegangen sein. Es hat keinen Sinn, jetzt Hypothesen darüber aufzustellen, wie diese Männchen zusammen mit den *Epimyrma*-Weibchen in die *Leptothorax*-Kolonien hineingekommen sind. Eine Untersuchung im Sommer zur Zeit der geflügelten Geschlechtstiere muß zur Lösung der Frage führen. Meines Wissens steht ein derartiger Fall bisher ver einzelt da.

Es bleibt nun noch übrig zu untersuchen, wie sich diese gemischten Kolonien ursprünglich entwickelt haben, wenn man überhaupt die Möglichkeit in Betracht ziehen will, die verschiedenen gemischten Kolonien in eine phylogenetische Reihe zu bringen. In allen bisher in dieser Hinsicht gemachten Versuchen und auch bei dieser Ameise kann es sich nur um Hypothesen handeln. In der Hauptsache unterscheiden wir eine parasitische und eine dulotische Richtung (WASMANN 1915). Dulotismus kann selbst in Parasitismus übergehen.

Der Ausgangspunkt dieser beiden Richtungen kann nach EMERY (1909) ein ursprünglicher »Einmieterzustand« gewesen sein; von hier ausgehend sieht er als primitives Anfangsstadium für den Parasitismus ein »Raubtierstadium« der Weibchen an, WASMANN dagegen ein fakul-

tatives Adoptionsstadium. Wir haben hier zu untersuchen, welches der wahrscheinliche Weg der stammesgeschichtlichen Entwicklung unserer Art ist. Zu diesem Zweck ist es vorteilhaft, verwandte Arten zum Vergleich heranzuziehen. WASMANN (1909 b) hat im Anschluß an EMERY den Satz geprägt: »Die dulotischen und parasitischen Ameisen stammen von Formen ab, die mit ihren heutigen Hilfsameisen sehr nahe verwandt sind. Sie stammen nämlich von der Gattung ihrer heutigen Hilfsameisen ab und nehmen ihren Ursprung meist in jener Artengruppe, welcher auch ihre heutigen Hilfsameisen angehören. Doch sind sie mit letzteren vielfach nur indirekt oder sogar nur seitlich stammverwandt, durch Vermittlung anderer Artengruppen derselben Gattung.« Morphologisch zeigt nun *Epimyrma* die meiste Ähnlichkeit mit *Formicoxenus* und *Leptothorax*. Die Übereinstimmung mit *Formicoxenus* ist eine so große, daß sie als *Epimyrma* n. gen. erst nachträglich abgetrennt wurde. Ebenso ist die Ähnlichkeit mit den Wirtsameisen unverkennbar, wenn auch nicht so groß wie mit *Formicoxenus*. Diese Übereinstimmung mit den Wirtsameisen würde also den oben erwähnten WASMANNSCHEN Satz neuerdings bestätigen. Als vermutliche Stammmart von *Formicoxenus nitidulus* selbst gibt EMERY (1909) *Leptothorax* an. Hinsichtlich der morphologischen Entstehung von *Epimyrma* bleibt nun die Annahme einer Abstammung von *Leptothorax* bzw. einer nahestehenden Form gemeinsam mit *Formicoxenus nitidulus*. Wenn man die morphologischen und biologischen Ähnlichkeiten von *Formicoxenus nitidulus* und *Epimyrma* vergleicht und zugleich die Vorliebe von *Epimyrma* für *Leptothorax* als Wirtsameise bedenkt, drängt sich unwillkürlich der Gedanke auf an eine direkte Abstammung der *Epimyrma* von *Formicoxenus* + *Leptothorax* als Produkt einer Kreuzung beider an sich schon nahestehender Arten. Aber dagegen sprechen zu viele andere, biologische und allgemein entwicklungsgeschichtliche Erwägungen. Zudem kann die biologische Ähnlichkeit zwischen *Epimyrma* und *Formicoxenus* auch auf dem zuerst erwähnten Weg erklärt werden. *Formicoxenus* muß man als eine myrmecophile Ameise bezeichnen, da sie als Gastameise bei *Formica rufa* lebt. Der Umstand, daß *Formicoxenus nitidulus* sich nicht bei einer verwandten Art oder Gattung als Gast einquartiert hat, sondern bei der fernstehenden *Formica*, mag die Ursache sein, warum sie auf diesem Gastverhältnis stehengeblieben ist. An ein parasitisches Verhältnis mit einer ganz fremden, zu einer anderen Unterfamilie gehörigen Art ist nicht gut zu denken (WASMANN 1909 a).

Bleiben wir nun bei der Gattung *Epimyrma* selbst, so sind sämtliche Species, soweit ihre Biologie bekannt ist, Parasiten nach der Aus-

legung des Ameisenparasitismus von WASMANN (1909b). Wir haben hier drei Species mit einem Arbeiterstand: *Ep. Kraussei*, *Foreli* und *Gösswaldi*. Genauere Beobachtungen über die beiden ersten Arten fehlen; von der dritten Art konnte ich feststellen, daß der Arbeiterstand schon sehr rudimentär geworden ist, sowohl in seinen Arbeiterinstinkten, wie der Zahl nach. Von *Ep. corsica* ist nur ein geflügeltes Weibchen bekannt; EMERY vermutet eine parasitische Ameise. *Ep. Vandeli* und *Ravauxi* sind nach der Beobachtung ihrer Entdecker schon arbeiterlos. *Ep. Vandeli* tötet nach seinem Eindringen in die *Leptothorax*-Nester deren Königin, ähnlich, wie ich es bei *Ep. Gösswaldi* feststellen konnte. In den gemischten Kolonien von *Ep. Ravauxi* + *Leptothorax unifasciatus* wurden dagegen auch befruchtete Königinnen der Wirtsameisen gefunden. Wir haben also hier den Fall vor uns, daß die Wirtsameisenkönigin nicht bzw. nicht mehr getötet wird, wenn die Beobachtungen von RAVAUX (ANDRÉ 1896) auf Richtigkeit beruhen und es sich wirklich bei seinen Funden um befruchtete Königinnen handelt (vgl. die ergatoiden *unifasciatus*-Weibchen bei *Ep. Gösswaldi*). ANDRÉ (1896) hält die Beziehungen dieser Art zu den *Leptothorax* für ein Gastverhältnis, mit wahrscheinlich den gleichen Gewohnheiten, wie sie zwischen dem (damaligen) Artgenossen *Formicoxenus nitidulus* und *Formica rufa* und *pratensis* bestehen, nach meiner Ansicht aber mit Unrecht. Man muß wohl trotz des Vorkommens einer Königin der Wirtsameisen (wenn es sich um eine solche handelt) *Ep. Ravauxi* als eine parasitische Ameise bezeichnen; denn eine arbeiterlose Ameise kann natürlich nie ein selbständiger Gast sein, sondern stellt vielmehr die höchste Stufe der parasitären Degeneration dar. Ein weiterer Grund dagegen, daß man das Verhältnis zwischen *Ep. Ravauxi* und *Leptothorax* als Gastverhältnis bezeichnet, ist der, daß die Species schon bei der Koloniegründung von den Wirtsameisen abhängig ist und als arbeiterlose Form auch nie eine Kolonie zu gründen imstande ist. Bei myrmecophilen Ameisenarten dagegen muß man eine selbständige Koloniegründung voraussetzen (WASMANN 1909a). Sobald ferner eine Ameise ihre Brut von der Ameisenart, bei der sie lebt, aufziehen läßt und sogar aufziehen zu lassen gezwungen ist, liegt ein echter Parasitismus vor. Daran ändert auch die Anwesenheit befruchteter Weibchen der Wirtsameisen nichts. Falls es sich wirklich um solche handeln sollte, ist sie hier wahrscheinlich sogar ein weiterer Schritt der Degeneration, welche sich von den *Epimyrma*-Arten mit rudimentärem Arbeiterstand bis hierher verfolgen läßt. Auf früheren Entwicklungsstadien wird die Königin getötet, während *Ep. Ravauxi* hierzu die Kraft bzw. den Instinkt eingebüßt hätte.

Die einzelnen Species der Gattung *Epimyrma* geben somit alle nur Aufschluß darüber, wie die Weiterentwicklung des Parasitismus bei *Ep. Gößwaldi* vor sich gehen wird. Auf einer tieferen Stufe der Abhängigkeit von den Wirtsameisen steht *Formicoxenus nitidulus* mit einem Gastverhältnis, ähnlich wie bei *Leptothorax emersoni* + *Myrmica brevinodis*¹. Bei *Harpagoxenus sublaevis*, die ebenfalls verwandschaftliche Beziehungen zu haben scheint, sind dulotische Instinkte unverkennbar. Die dulotische Richtung, eine Entwicklung des Parasitismus auf der Grundlage einer ursprünglichen Sklaverei (bei *Harpagoxenus* wahrscheinlich nicht) möchte ich bei *Ep. Gößwaldi* ausgeschaltet wissen. Ursprünglich dulotische Ameisen haben in der Regel ungezähnte, sichelförmige Mandibeln. Bei *Ep. Gößwaldi* sind zwar auch die vordersten Zähne besser ausgebildet, als wirksame Waffe gegen die *Leptothorax*-Weibchen, aber im ganzen genommen muß man von einem gezähnten Kaurand der Mandibeln sprechen. Die Art und Weise, wie das parasitische Weibchen in die *Leptothorax*-Kolonien eindringt, hat zwar etwas Kriegerisches an sich, aber die Tötung der Königin bedeutet noch lange keine Dulosis. Zudem tritt bei der Weiterentwicklung der gemischten Kolonien das parasitische Moment sehr in den Vordergrund.

Nachdem nun eine vorhergehende Dulosis nicht gut möglich ist, bleibt weiter die Frage, ob unsere gemischten Kolonien aus einer ursprünglichen parasitischen Einmietung oder aus einer parasitären Degeneration eines ursprünglichen Gastverhältnisses entstanden sind. Für beide Annahmen spricht die Friedfertigkeit der Wirtsameisen, für letztere noch insbesondere der Umstand, daß wir bei der nahe verwandten *Formicoxenus nitidulus* tatsächlich noch ein Gastverhältnis haben. Ganz friedlich mag indessen die Entwicklung zum vollendeten Parasitismus nicht abgelaufen sein, wofür jetzt noch das Verhalten des parasitischen Weibchens bei der Tötung der Wirtsameisenkönigin spricht. Die Weiterentwicklung, welche der Species *Ep. Gößwaldi* bevorsteht, wenn man auf Grund von Erfahrungen bei anderen Species Schlüsse ziehen darf, wurde bereits kurz angedeutet. Die instinktmäßige und zahlenmäßige Degeneration des Arbeiterstandes und das Vorkommen arbeiterloser *Epimyrma*-Arten läßt den Schluß zu, daß auch *Ep. Gößwaldi* mit der Zeit arbeiterlos wird.

¹ In neuester Zeit konnte ich feststellen, daß *Formicoxenus* von ihrem Wirt *Formica pratensis* tatsächlich gefüttert wird und zwar in ähnlicher Weise wie *Leptothorax emersoni* von *Myrmica brevinodis* (nach ESCHERICH 1917). Ich werde später über das Gastverhältnis zwischen *Formicoxenus* und *Formica pratensis* ausführlich berichten.

Für die Entstehung arbeiterloser Parasiten erwähnt WASMANN (1915) noch die Möglichkeit einer Mutation. Hierbei würden die arbeiterlosen, parasitischen Arten auf direktem Wege entstanden sein, ohne jemals eine eigene Arbeiterkaste besessen zu haben, seitdem sie sich von ihrer Stammart abgetrennt haben. Dieser Modus dürfte aber bei den arbeiterlosen *Epimyrma*-Arten kaum in Betracht kommen, da andere Species dieser Gattung einen, wenn auch rudimentären Arbeiterstand besitzen, so daß die Vermutung naheliegt, daß auch die jetzt arbeiterlosen *Ep. Ravauxi* und *Vandeli* ursprünglich einen Arbeiterstand besessen haben und nicht ihre Existenz einer sprunghaften Entstehung einer heteromorphen Weibchenform verdanken.

Zum Schluß möchte ich noch über einen Parasiten (*Mermis*) berichten, den ich im Abdomen einer Königin von *Ep. Gösswaldi* gefunden habe. Ich stellte die Infektion erst nachträglich an einem Balsampräparat fest, da die Königin keinerlei Formveränderungen aufwies. Die Kolonie, welcher die infizierte Königin entnommen wurde, enthielt auch eine Anzahl von *Epimyrma*-Arbeitern. Wenn es sich nicht um ein nachträglich in die gemischte Kolonie zugewandertes *Epimyrma*-Weibchen handelt, hat die Königin schon eine Staatengründung hinter sich, und die im Nest befindlichen *Epimyrma*-Arbeiter würden von ihr abstammen. Die Infektion muß dann erst nachträglich per os erfolgt sein. Außer bei dieser parasitischen Ameise konnte ich die Infektion noch bei 19 anderen Ameisenarten feststellen (vgl. auch K. GöSSWALD 1929 u. 1930).

Als Ergebnis der biologischen Untersuchungen ist zusammenfassend festzustellen: *Epimyrma Gösswaldi* MENOZZI, eine neue Species einer Gattung, die bisher noch nicht in Deutschland gefunden worden war, ist eine parasitische Ameise, die stets in gemischten Kolonien bei *Leptothorax tuberum unifasciatus* und *tuberum nigriceps* lebt. Zwecks Koloniegründung dringt das parasitische Weibchen in eine *Leptothorax*-Kolonie ein, sucht hier die Arbeiter für sich zu gewinnen, tötet dagegen deren Königin und wird an Stelle der getöteten Rivalin von dem verwaisten Volk adoptiert. Die Lebensweise der Ameise stellt einen obligatorischen Sozialparasitismus in dauernd gemischten Kolonien dar. Sie ist vollständig abhängig von den Wirtsameisen, angefangen von der Koloniegründung bis zum Fortbestand des Individuums, der Kolonie und der Art. Als wahrscheinlicher Ausgangspunkt des Parasitismus, auch der anderen Species der Gattung *Epimyrma*, ist die ursprüngliche parasitäre Einmietung bei den Wirtsameisen oder parasitäre Degeneration eines ursprünglichen Gastverhältnisses mit letzteren anzusehen.

Literatur.

ANDRÉ, ERN., 1896: Description d'une nouvelle Fourmi de France (Ep. Ravauxi). Bull. soc. ent. France, p. 367.

EMERY, C., 1895: Sopra alcune Formiche della Fauna mediterranea (Ep. corsica). Mem. d. R. Accad. d. Sc. d. Istit. d. Bologna. Ser. 5. T. 5. Sc. Nat., p. 68.

— 1908: Beiträge zur Monographie der Formiciden des paläarktischen Faunengebietes. IV. Teil. Deutsche ent. Zeitschr. Heft 5.

— 1909: Über den Ursprung der dulotischen, parasitischen und myrmecophilen Ameisen. Biol. Zentralbl. 29.

— 1915: Contributio alla conoscenza della Formiche delle isole italiane et Descricioni di forme mediterranea nuova et critiche (Ep. n. gen., Ep. Kraussei n. sp., p. 263). Annal. Mus. Stor. nat. Genova (3). Vol. 6 (46).

ESCHERICH, K., 1917: Die Ameise. Braunschweig.

GÖSSWALD, K., 1929: Brachyptere Mermithogynen von *Lasius alienus*, gefunden in der Umgebung von Würzburg. Zool. Anz. Bd. 84. Heft 7/8.

— 1930: Weitere Beiträge zur Verbreitung der Mermithiden bei Ameisen. Zool. Anz. Bd. 89.

MENOZZI, C., 1921: Formiche dei diutorni di Sambiase di Calabria (Ep. Foreli n. sp., p. 29). Boll. Lab. Zool. Portici. 15.

SANTSCHI, F., 1927: Notes myrmecologiques. I. Sur quelques nouvelles Fourmis de France (Ep. Vandeli n. sp., p. 126). Bull. soc. ent. France.

VANDEL, A., 1926: Fourmis françaises rares et peu connues (Ep. Ravauxi 1926 = Ep. Vandeli SANTSCHI 1927, p. 197). Bull. soc. ent. France.

— 1927: Observations sur les mœurs d'une Fourmi parasite: *Epimyrma Vandeli SANTSCHI*. Bull. soc. ent. France.

WASMANN, E., 1909a: Über den Ursprung des sozialen Parasitismus, der Sklaverie und der Myrmekophilie bei den Ameisen. Biol. Zentralbl. 29.

— 1909b: Zur Kenntnis der Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg. Archives Trimestrielles publiées par la section des sciences naturelles, physiques et mathématiques, Luxembourg.

— 1915: Gesellschaftsleben der Ameisen. Münster i. W.