

# Die Koloniegründung der einheimischen Ameisen

Von

**H. Eidmann.**

Mit 15 Figuren im Text

Sonderabdruck aus  
**Zeitschrift für vergleichende Physiologie**  
(Abt. C der Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie)

**3. Band, 6. Heft**

Abgeschlossen am 29. März 1926



Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin

1926

# DIE KOLONIEGRÜNDUNG DER EINHEIMISCHEN AMEISEN.

Von

H. EIDMANN,  
München.

Mit 15 Textabbildungen.

(Eingegangen am 11. Dezember 1925.)

Inhalt.		Seite
Einleitung . . . . .		776
1. Die unabhängige Koloniegründung . . . . .		780
<i>Myrmica rubida</i> LATR. . . . .		782
<i>Camponotus herculeanus</i> L. . . . .		784
<i>Lasius niger</i> L. . . . .		797
2. Die abhängige Koloniegründung . . . . .		801
<i>Formica rufa</i> L. . . . .		802
<i>Formica sanguinea</i> LATR. . . . .		803
3. Allgemeine Betrachtungen über die Koloniegründung der einheimischen Ameisen . . . . .		816
4. Zusammenfassung . . . . .		<b>823</b>
Literaturverzeichnis . . . . .		<b>825</b>

## Einleitung.

In mehr als einer Beziehung läßt sich der Ameisenstaat als Ganzes mit einem vielzelligen Organismus vergleichen. Hier wie dort sehen wir eine weitgehende Arbeitsteilung unter den Elementarteilen, die hier das Staatswesen, dort das Individuum zusammensetzen, Platz greifen. Wie im Metazoenkörper die Zellen mit zunehmender Entwicklungshöhe immer mehr spezialisiert werden, so zeigen auch die Ameisenindividuen — die Zellen des Ameisenstaates — mit zunehmender Organisationshöhe ihres Staatskörpers eine fortschreitende Spezialisierung, die sie für ihre besonderen Aufgaben in hohem Maße tauglich erscheinen läßt, aber gleichzeitig die Existenzmöglichkeit außerhalb ihres Verbandes immer mehr herabschraubt und schließlich unmöglich macht. Wie im Metazoenkörper beginnt diese Spezialisierung auch hier mit den Geschlechtszellen. Mit der Sonderung in Arbeiter und Geschlechtstiere ist im Ameisenstaat die Trennung von Soma- und Geschlechtszellen vollzogen; mit dem Auftreten des Polymorphismus der Arbeiterkaste setzt bereits die Arbeitsteilung unter den Somazellen ein.

Ganz besonders interessant erweist sich der Vergleich des Ameisenstaates mit einem vielzelligen Organismus, wenn man ihn auf die Sexualverhältnisse ausdehnt. Man unterscheidet bekanntlich geschlechtliche

und ungeschlechtliche Fortpflanzung. Beide Arten finden wir im Ameisenstaat vertreten. Wenn eine Ameisenkolonie eine oder mehrere Zweigkolonien bildet, die zunächst noch in Verbindung mit der Mutterkolonie bleiben, wenn dann diese Verbindung immer lockerer wird und schließlich ganz aufhört, wie es bei unserer roten Waldameise häufig beobachtet wird, so liegt hier zweifellos in Analogie zu der Fortpflanzung des Individuums ein Fall von ungeschlechtlicher Vermehrung vor.

Die geschlechtliche Fortpflanzung ist durch das Auftreten von Geschlechtsprodukten, von Ei und Samenzellen charakterisiert. Betrachtet man den Ameisenstaat als Organismus, so sind die geflügelten Geschlechtstiere als die Geschlechtszellen anzusehen. Wenn, wie es die Regel ist, in derselben Kolonie Männchen und Weibchen zur Entwicklung gelangen, dann ist der Staat ein hermaphroditer Organismus. Doch gibt es auch gonochoristische Arten, bei denen die einzelnen Kolonien jeweils nur Männchen oder Weibchen erzeugen. Die Befruchtung ist in den meisten Fällen eine äußere, d. h. die Geschlechtsprodukte werden durch den Hochzeitsflug nach außen entleert, und die Befruchtung wird außerhalb des mütterlichen Organismus vollzogen, so wie es z. B. bei vielen marinen Organismen der Fall ist. In der Regel ist jedoch auch bei zwittrigen Staaten die Befruchtung eine gekreuzte, indem gerade durch den Hochzeitsflug die Gelegenheit gegeben ist, daß Männchen und Weibchen aus verschiedenen Kolonien zur sexuellen Vereinigung gelangen, und indem häufig durch Protandrie Selbstbefruchtung vermieden ist. Letztere ist, wie überall im Tierreich auch bei den Ameisenstaaten äußerst selten, ist aber auch festgestellt worden und scheint bei manchen Arten sogar die Regel zu bilden, dann nämlich, wenn kein Hochzeitsflug stattfindet und die Begattung zwischen Brüdern und Schwestern erfolgt. Bei *Anergates*, wo die Männchen unbeholfene, larvenähnliche Wesen sind, bildet die Geschwisterehe sicherlich die Regel. Hier haben wir es auch mit einer inneren Befruchtung zu tun, da die Vereinigung der Geschlechter in der Kolonie erfolgt, eine Erscheinung, die auch bei anderen Ameisenarten, besonders solchen, deren Weibchen flügellos sind, vorkommt.

Auch in der auf die Befruchtung folgenden Entwicklungsperiode der Ameisenkolonie lassen sich weitgehende Analogien zur Entwicklungsgeschichte des befruchteten Metazooneies feststellen. Hier wie dort läßt sich eine Embryonalperiode abgrenzen, auf die Kindheit, Reife und Alter folgen. Die Embryonalzeit des Ameisenstaates währt von der Befruchtung der Königin bis zum Ausschlüpfen des ersten Arbeiters, mit dessen Erscheinen die Geburt des Staates vollzogen ist. Daran schließt sich die Kindheit der jungen, noch schwachen Kolonie an, die eine Periode des Wachstums bis zur Reife, d. h. bis zur Fortpflanzungsfähigkeit darstellt, und unter Umständen viele Jahre dauern kann.

Sobald im Ameisenstaat die ersten Geschlechtstiere auftreten, die zur Gründung neuer Kolonien befähigt sind, ist der Zeitpunkt der Reife gekommen. Das Stadium der Reife selbst, der vollen, zeugungskräftigen Lebensperiode, wird wohl in der Regel wie beim vielzelligen Einzelindividuum, die längste Lebenszeit umfassen und in seiner Dauer von mannigfachen Außenbedingungen abhängig sein. Das Greisentum kann entweder dadurch hervorgerufen werden, daß die Königin altersschwach und steril wird, oder daß durch fremde Elemente eine Degeneration des Staatswesens eintritt, die schließlich zum Tod und Zerfall der Kolonie führen muß.

Hier erhebt sich nun die interessante Frage, ob der Tod der Ameisenkolonie wirklich eine physiologische Notwendigkeit darstellt. Bei vielen Ameisenarten, nämlich bei denen, wo die Königin nicht ersetzt werden kann, ist dies sicherlich der Fall, denn ihre Lebensdauer ist ja, wie die jedes höheren Lebewesens, eine begrenzte, und mit ihrem Tod ist das Schicksal der Kolonie besiegelt. Anders jedoch da, wo die alternde Königin durch eine andere, junge ersetzt und in ihrem wichtigen Geschäft des Eierlegens abgelöst werden kann, wo entweder jungfräuliche Königinnen im Nest befruchtet und dort zurückbehalten werden, oder wo fremde befruchtete Königinnen der eigenen Art adoptiert werden. Hier steht der Annahme einer potentiellen Unsterblichkeit der Ameisenkolonie nichts im Wege. Diese Frage verdient zweifellos das allergrößte Interesse, sie ist aber für die metazoischen Einzelindividuen erst vor kurzem angeschnitten, für die Tierstaaten, soviel mir bekannt ist, überhaupt noch kaum erörtert worden. Nur GOETSCH hat in seinem kürzlich erschienenen Buch „Tierkonstruktionen“ (München 1925) in dem Kapitel über den Individualbegriff auch dieses Problem in den Bereich seiner Betrachtungen gezogen.

Die vielen Parallelen, die sich zwischen der Ameisenkolonie und einem vielzelligen Organismus ziehen lassen, und die hier nur angedeutet werden konnten, zeigen deutlich, daß der Individuenstaat den gleichen Entwicklungsgang durchmachen mußte wie der Zellenstaat. Dies tut sich besonders in der Trennung von Soma und Geschlechtselementen kund, die beim Ameisenstaat genau wie beim Zellenstaat schon sehr frühzeitig eingesetzt haben muß und für die ganze Weiterentwicklung von ausschlaggebender Bedeutung geworden ist. Dadurch unterscheidet sich ja gerade der Ameisenstaat so weitgehend von den menschlichen, auf intellektueller Basis stehenden Staatenbildungen. Aus dem gleichen Grunde hat auch ein Vergleich zwischen dem Ameisenstaat und dem Metazoenorganismus viel mehr Berechtigung als zwischen Ameisen- und Menschenstaat, obwohl auch letzterer unter anderen Gesichtspunkten möglich und aussichtsreich ist, denn auch in der Entwicklung der menschlichen Staaten gibt es natürliche, von der Vernunft unabhängige Gesetze.

Unter den oben erwähnten Lebensperioden des Ameisenstaates verdient der erste Abschnitt, die Embryonalzeit oder die Zeit der Koloniegründung, das größte Interesse und hat auch seither die meiste Beachtung gefunden. Enthüllt uns doch eine genaue Kenntnis der Koloniegründung nicht nur die Ontogenie, sondern vermag uns auch die Wege zu einer Phylogenie und letzten Endes zu einer Soziologie des Ameisenstaates zu weisen.

Obwohl man schon sehr früh versucht hat, Licht in das Dunkel zu bringen, das die Koloniegründung der Ameisen umgab, und obwohl fast alle namhaften Ameisenforscher sich an diesem Problem versucht haben, verfügen wir doch erst seit relativ kurzer Zeit über greifbare Ergebnisse. Dies liegt daran, daß die Ameisenkönigin im Verborgenen unter Abschluß von der Außenwelt ihre erste Brut aufzieht und durch jede Störung in ihrer Tätigkeit unterbrochen wird, so daß es in der freien Natur nicht möglich ist den Vorgang der Koloniegründung zu verfolgen. Erst als man es gelernt hatte künstliche Ameisennester zu konstruieren, war daher die Möglichkeit gegeben exakte Beobachtungen über die Koloniegründung anzustellen.

Der erste, der über die Koloniegründung der Ameisen berichtet und einen Versuch darüber machte, war wohl WILLIAM GOULD (1747). Er brachte befruchtete Ameisenköniginnen in ein Glas mit Erde und konnte bei mehreren die Eiablage beobachten. Als er dann Arbeiter der gleichen Art dazusetzte, umgaben diese die Weibchen und übernahmen die Pflege ihrer Eier. Später hat PETER HUBER (1810) diese Versuche noch weitergeführt. Er konnte befruchtete Weibchen nicht allein zur Eiablage, sondern sogar zur Aufzucht von Larven bringen, die allerdings später durch seine eigene Unachtsamkeit zugrunde gingen. Auf diese Beobachtungen gründete er seine Anschauung, nach der befruchtete Weibchen allein und ohne Hilfe imstande sind Kolonien zu gründen.

Die zweite Ansicht wurde von LEPELETIER DE ST. FARGEAU aufgestellt, der eine selbständige Koloniegründung verneinte und annahm, daß eine neue Ameisenkolonie von den befruchteten Weibchen nur unter Mitwirkung und Beihilfe von Arbeitern gegründet werden könnte. Selbst FOREL (1874) neigte zunächst dieser Theorie mehr zu als der HUBERSchen, obwohl er selbst später an der Aufklärung des wahren Sachverhaltes in erster Linie beteiligt war.

Später wurde dann durch die exakten Untersuchungen einer ganzen Reihe von Autoren, deren Arbeiten weiter unten noch eingehender besprochen und gewürdigt werden sollen, der Nachweis geführt, daß beide Auffassungen zu Recht bestehen, daß es einerseits Arten gibt, die zur selbständigen Koloniegründung befähigt sind, daß aber auch eine ganze Reihe von Ameisen diese Fähigkeit verloren haben, und zur Gründung neuer Kolonien die Mithilfe von Arbeitern brauchen. Man weiß jetzt,

daß die alte HUBERSche Theorie der unabhängigen Koloniegründung den ursprünglichen Typus darstellt, von dem sich phylogenetisch die abhängige Koloniegründung ableiten läßt.

### Die unabhängige Koloniegründung.

Die unabhängige oder autonome Koloniegründung sei als die ursprünglichere hier zuerst betrachtet. Wie schon erwähnt, ist sie dadurch charakterisiert, daß das befruchtete Weibchen allein, ohne jegliche Hilfe imstande ist seine Brut aufzuziehen und zur Verwandlung zu bringen. Der Verlauf der autonomen Koloniegründung ist in kurzen Zügen folgender: Das befruchtete Weibchen entledigt sich nach dem Hochzeitsflug zunächst seiner Flügel und sucht sich ein geeignetes Versteck. Meist gräbt es sich in der Erde eine kleine Kammer unter einem Stein oder an sonst einem passenden Platz, oder es benutzt einen bereits vorhandenen Hohlraum, einen verlassenen Insektengang unter der Rinde, eine hohle Galle oder dergleichen. In diesem sogenannten „Kessel“ schließt es sich vollständig von der Außenwelt ab, indem es sämtliche Ausgänge und Ritzen aufs sorgfältigste verstopft. In dem selbstgewählten Gefängnis, das die Königin im Interesse ihrer Sicherheit niemals freiwillig verläßt, legt sie ein kleines Paket Eier ab und pflegt die Herausschlüpfenden Larven bis die ersten Arbeiter erscheinen, die dann einen Ausgang aus dem Kessel bahnen, Nahrung für die Königin und ihre Brut herbeischaffen und ihr fortan alle Arbeit abnehmen, während sie sich in ihrer Tätigkeit auf das Eierlegen beschränkt. Infolge ihres Abschlusses von der Außenwelt ist die Königin während der ganzen langen Zeit bis zum Erscheinen der ersten Arbeiter auf die Nahrungsreserven ihres eigenen Körpers angewiesen, die nicht nur den Stoffwechselumsatz ihres eigenen Leibes decken, sondern auch zur Ernährung der Larven ausreichen müssen. Sie besitzt diese Reserven teils in dem großen Fettkörper, teils in der nach dem Verlust der Flügel überflüssig gewordenen Flugmuskulatur, die der Resorption anheimfällt, und das Speicheldrüsensecret liefern hilft, das wahrscheinlich als Larvennahrung Verwendung findet.

Soweit wir bis jetzt beurteilen können, spielt sich bei allen Arten mit autonomer Koloniegründung diese stets im Prinzip in der gleichen Weise ab, wie sie soeben kurz skizziert wurde. Im einzelnen ergeben sich jedoch hinsichtlich der Zeitdauer Verschiedenheiten, die es erlauben eine Einteilung zu treffen, die ich hier gleich voranstelle.

Die *erste Gruppe* umfaßt solche Arten, bei denen das befruchtete Weibchen gleich nachdem es sich in den Kessel eingeschlossen hat, mit der Eiablage beginnt und noch in demselben Jahr die ersten Arbeiter erzieht. Die Koloniegründung wird also in dem gleichen Jahre beendet, in dem der Hochzeitsflug stattfindet.

Bei der *zweiten Gruppe* erfolgt die Eiablage zwar auch bald nach dem Hochzeitsflug, die Königin überwintert jedoch mit ihrer Brut, und erst im nächsten Jahre schlüpfen die ersten Arbeiter aus, die dann den ganzen Sommer vor sich haben, um die junge Kolonie erstarken zu lassen.

Die *dritte Gruppe* endlich umfaßt die Arten, bei denen das befruchtete Weibchen im Kessel überwintert und erst im nächsten Frühjahr mit der Eiablage und der Aufzucht ihrer Brut beginnt. Auch hier erscheinen die ersten Arbeiter im Jahre nach dem Hochzeitsflug.

Während bei der ersten Gruppe der Hochzeitsflug früh im Jahre stattfinden muß, damit die Koloniegründung noch in dem gleichen Jahre beendet werden kann, gehören der letzten Gruppe die Arten an, bei denen der Hochzeitsflug so spät erfolgt, daß die Larven nicht mehr zur Metamorphose schreiten könnten, wenn die Eiablage noch im gleichen Jahre erfolgte. Die zweite Gruppe scheint eine Mittelstellung einzunehmen, so daß wir demnach folgendes Schema erhalten:

	Hochzeitsflug	Eiablage	Erscheinen des ersten Arbeiters
I. Gruppe .	früh	} im gleichen Jahre wie der Hochzeitsflug im nächsten Jahr	} im gleichen Jahre wie d. Hochzeitsflug im nächsten Jahre
II. „ .	mittel		
III. „ .	spät		

Dieses Schema ist jedoch kein starres und manche Arten scheinen je nach den Witterungsverhältnissen oder dem Vorkommen in ihrem Verbreitungsgebiet bald den einen, bald den anderen Modus der autonomen Koloniegründung durchführen zu können.

Im folgenden lege ich meine eigenen Beobachtungen nieder, die im Jahre 1924 und 1925 ausgeführt wurden und sich in der Hauptsache hinsichtlich der unabhängigen Koloniegründung auf *Camponotus ligniperda* LATR. beziehen, bei der ich die Koloniegründung von der Eiablage bis zum Erscheinen der drei ersten Arbeiter in allen Einzelheiten im künstlichen Nest verfolgen konnte. Bei den zwei anderen Arten, *Myrmica rubida* LATR. und *Lasius niger* L., gelang dies zwar nicht, doch konnte ich auch hier einige Beobachtungen machen, die besonders bei der ersten dieser beiden Arten, von deren Koloniegründung wir seither noch nichts wußten, von Interesse sind. Die Ergebnisse bezüglich *Camponotus ligniperdus* sind bereits in einer kurzen Mitteilung in den Verhandlungen der Morphologischen Gesellschaft in München, Jahrg. 1925, niedergelegt und werden auch in anderem Zusammenhang als Auszug aus meinem Vortrag über die Koloniegründung der Ameisen in den Verhandlungen des III. internationalen Entomologenkongresses zu Zürich erscheinen.

**Myrmica rubida Latr.**

*Myrmica rubida* LATR. ist die größte der bei uns heimischen Myrmicinen. Sie ist in ihrem Vorkommen in der Hauptsache auf das Gebirge beschränkt, ich habe sie in der Umgebung von München nur ein einziges Mal angetroffen; in diesem Falle allerdings in einer Riesenkolonie, die ein Areal von vielleicht 100 qm umfassend, mit Dutzenden von Nestöffnungen, deren jede von einem kleinen Sandkrater umgeben war, nach außen mündete. Über die Koloniegründung dieser wehrhaften und wegen ihrer Stiche gefürchteten Ameise wissen wir noch nichts, wenigstens habe ich in der Literatur keine Angaben über diesen wichtigen Punkt ihrer Lebensgeschichte finden können. Selbst CRAWLEY und DONISTHORPE (1913), die in ihrer Arbeit „The founding of colonies by Queen Ants“ alles, was bis zum Jahre 1913 über die Koloniegründung der Ameisen bekannt war, aufs sorgfältigste zusammengestellt haben, erwähnen *M. rubida* nicht.

Wohl aber sind wir über den Verlauf der Koloniegründung bei den anderen bei uns heimischen Angehörigen der Gattung *Myrmica* recht gut unterrichtet. Eine von ihnen, *M. rubra ruginodis* NYL., war sogar das klassische Objekt, an dem zum erstenmal im künstlichen Nest unter genau kontrollierten Bedingungen der Verlauf der unabhängigen Koloniegründung verfolgt und damit deren Möglichkeit bewiesen wurde. Diese Untersuchung wurde von JOHN LUBBOCK (Lord AVEBURY) im Jahre 1876 ausgeführt und 1879 zum erstenmal veröffentlicht. Er isolierte am 14. August 1876 zwei Pärchen von *M. ruginodis*, welche im künstlichen Nest überwinterten. Während die Männchen im April und Mai des folgenden Jahres starben, legten die Weibchen am 12. April Eier ab, und am 22. Juli erschien der erste Arbeiter. Bis zu dessen Erscheinen waren also mehr als 11 Monate verstrichen, wobei jedoch nicht vergessen werden darf, daß die Weibchen während der Zeit ihrer Gefangenschaft stets gefüttert worden waren. LUBBOCK zog aus diesem Ergebnis den Schluß „that the queens of *Myrmica ruginodis* have the instinct of bringing up larvae and the power of founding communities.“

Auch für *M. scabrinodis* NYL. wurde durch FOREL und später durch CRAWLEY (1896) die autonome Koloniegründung sehr wahrscheinlich gemacht, so daß wir für die Gattung *Myrmica* trotz der relativ kleinen Weibchen im allgemeinen diese Art der Koloniegründung als die gegebene betrachten können. Allerdings ist bei einer Verallgemeinerung Vorsicht am Platze, denn auch in der Gattung *Formica* und *Lasius* kommt unabhängige und abhängige Koloniegründung nebeneinander vor.

*M. rubida* soll nach VIEHMEYER vom Mai bis September schwärmen. Wahrscheinlich werden die im Frühjahr stattfindenden Hochzeitsflüge von Geschlechtstieren ausgeführt, die in ihrer Kolonie überwintert haben, ähnlich wie es bei *Camponotus herculeanus* L. der Fall ist.



Am 16. Mai 1925 fing ich in der Nähe von München ein Weibchen von *M. rubida*, das frei herumlief und die Flügel bereits abgeworfen hatte, also befruchtet war. Ich setzte es in ein horizontales Gipsnest, das auf Abb. 1 dargestellt ist. Dieses Nest besaß 3 Kammern I, II und III, die so angeordnet waren, daß von jeder einzelnen zwei Durchgänge nach den beiden anderen Kammern führten. Eine 4. Kammer *W*, die mit den anderen in keiner Verbindung stand, diente als Wassertrog und wurde von Zeit zu Zeit mit Wasser gefüllt, um das Nest feucht zu halten. Die Kammern II und III wurden durch ein darauf gelegtes Brettchen verdunkelt, während I als Vorraum hell blieb. Kammer II hatte ich, bevor ich die Königin in das Nest setzte, mit feuchter festgedrückter Erde angefüllt.

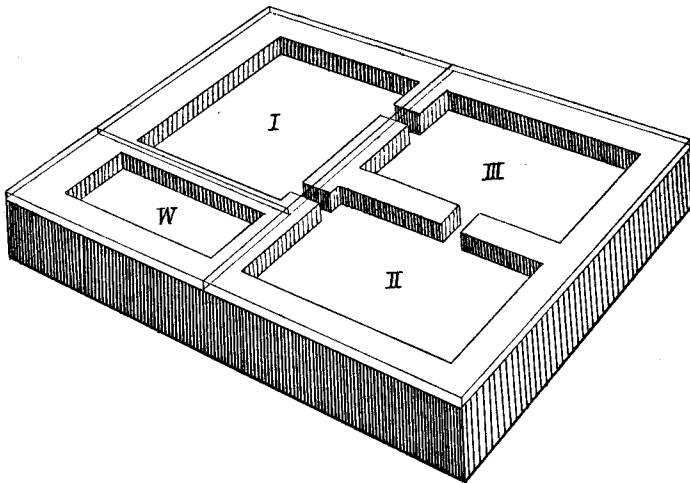


Abb. 1. Horizontales Gipsnest zur Beobachtung der Koloniegründung von *Myrmica rubida* LATR.

Die Vorgänge, die sich während der Gefangenschaft der Königin in dem künstlichen Nest abspielten, glaube ich am besten durch einen Auszug aus meinem Beobachtungsprotokoll wiedergeben zu können.

16. Mai 1925. Flügelloses Weibchen von *M. rubida* gefangen.

18. Mai. Die Königin wurde in das oben beschriebene Gipsnest gesetzt. Sie beginnt sofort am Durchgang II/III die Erde auszugraben und schafft diese in den Vorraum I, wo sie vor dem Durchgang I/II angehäuft wird.

20. Mai. Die Königin hat in der Erde, die die Kammer II ausfüllte, ein ganzes System von Gängen gegraben.

25. Mai. Die Königin hat in der Nacht etwa 12 Eier abgelegt. (Eine genaue Zählung war nicht möglich, da die Eier in einem Klumpen von der Königin beständig herumgetragen werden.) Die Eier sind dick und bohnenförmig gestaltet, sie werden von der Königin beleckt und befinden sich in einer großen Kammer, die das Weibchen in der Erde ausgehöhlt hat. Beim Öffnen des Nestes wird die Königin sehr unruhig, nur in der Dunkelkammer bei rotem Licht ist die Beobachtung möglich.

4. Juni. Die Zahl der Eier hat sich beträchtlich vermehrt. Es sind etwa 20—30 Stück vorhanden.

15. Juni. Ein riesiges Eierpaket vorhanden, genaues Zählen ist unmöglich, es mögen schätzungsweise etwa 30—40 Stück sein.

27. Juni. Eine Larve geschlüpft.

30. Juni. Ein großer Teil der Larven geschlüpft.

6. Juli. Alle Larven geschlüpft.

Hier brechen meine Beobachtungen leider ab, da ich eine Reise unternehmen mußte, während der die Königin durch Unachtsamkeit der mit ihrer Versorgung betrauten Personen entkam. Bei meiner Rückkehr fand ich nur noch das leere Nest vor.

Trotz dieses Mißgeschickes lassen sich aus den bereits festgestellten Tatsachen verschiedene wichtige Schlüsse ziehen. Zunächst zeigt die Grabtätigkeit der Königin, die diese sofort nach ihrer Einsetzung in das künstliche Nest entfaltete, daß sie auch in der Freiheit imstande ist sich ihren Kessel in der Erde selbst zu graben, was schon im vornherein auf eine selbständige Koloniegründung hinweist. Weiter ist festzustellen, daß die Eiablage schon sehr bald nach dem Hochzeitsflug und dem Einschließen in den Kessel einsetzte, und daß in der Zeit von 20 Tagen etwa 30—40 Eier abgelegt wurden. Diese Zahl ist relativ hoch, wenn wir sie mit den Eizahlen anderer Arten mit autonomer Koloniegründung vergleichen. Die Zeit bis zum Ausschlüpfen der Larven dauerte etwa 4 Wochen, so daß Anfang Juli bereits alle Larven geschlüpft sind.

Diese Beobachtungen stellen es zunächst außer Zweifel, daß die Weibchen von *M. rubida* zur unabhängigen Koloniegründung befähigt sind. Sie lassen aber auch mit großer Wahrscheinlichkeit den Schluß zu, daß die Koloniegründung nach Art der I. Gruppe erfolgt, d. h., daß die ersten Arbeiter noch im gleichen Jahre, in dem der Hochzeitsflug stattfand, erscheinen. Hierfür spricht zunächst die Tatsache des frühen Hochzeitsfluges, weiter die große Zahl der Eier bzw. der Larven, die die Königin wohl nicht alle durch den Winter bringen könnte. Zwar sind die Fälle von Kannibalismus, wo die Königin ihre eigene Brut zum Teil wieder auffrißt, nicht selten und auch von mir bei anderen Arten wiederholt beobachtet worden, doch legte keines der im Kessel überwinterten Weibchen so viele Eier wie *M. rubida* und bei keiner findet der Hochzeitsflug so früh im Jahre statt wie bei dieser. Wir können daher mit ziemlicher Sicherheit annehmen, daß die Koloniegründung von *M. rubida* eine unabhängige ist und daß sie noch im Jahre des Hochzeitsfluges beendet wird.

#### **Camponotus herculeanus L.**

Die Roßameise eignet sich wegen ihrer Größe und ihrer Häufigkeit ganz besonders zum Studium der Koloniegründung, und ist auch von allen Arten diejenige, deren Koloniegründung am genauesten bekannt ist.

Schon 1883 veröffentlichte Mc Cook die sorgfältigen von E. POTTS ausgeführten Versuche, die zeigten, daß die Weibchen von *Camponotus herculeanus* ssp. *pennsylvanicus* DE GEER ihre Kolonien unabhängig gründen und sich nach dem Erscheinen der ersten Arbeiter auf das Eierlegen beschränken. Die genannte Art soll nach WHEELER (1910) in vielen Waldgegenden Nordamerikas so häufig sein, daß man zu gewissen Zeiten kaum ein Stück Rinde von einem alten Stamm ablösen kann, ohne darunter in einer sorgfältig ausgehöhlten Zelle vielfach in der verlassenen Puppenwiege einer *Rhagium*-Art ein Weibchen mit seinem Eierpaket, mit Larven, Kokons oder den ersten Arbeitern anzutreffen, so daß es eigentlich zu verwundern ist, daß man nicht schon eher auf die Koloniegründungsgewohnheiten dieser Ameise aufmerksam wurde. Auch bei uns trifft man nicht selten die Weibchen von *C. herculeanus* oder *ligniperdus* unter den von WHEELER geschilderten Bedingungen mit ihrer in der Entstehung begriffenen Kolonie an. So fand ich am 12. Juni 1925 in dem Walde bei Eglharting unter der Rinde eines alten Kiefernstockes ein Weibchen von *C. herculeanus* mit einem kleinen Paket von neun Eiern in einer verlassenen *Rhagium*-Puppenwiege, genau so, wie es auf WHEELERS bekannter Abbildung zu sehen ist.

Noch viele andere Berichte über ähnliche Funde finden sich in der Literatur. So fand BLOCHMANN (1885) in der Umgebung von Heidelberg unter Steinen alle Stadien der Koloniegründung durch einzelne befruchtete Weibchen von *C. ligniperdus*. JANET (1904) fand in der Schweiz am 13. August unter Steinen zahlreiche isolierte Königinnen von *C. herculeanus* mit kleinen Eierpaketen von 15—20 Stück und SCHMITZ (1911) berichtet über sieben junge Kolonien von *C. ligniperdus*, die er im Juli und August im Taunus fand, und unter denen alle Stadien von der einzelnen isolierten Königin bis zur kleinen Kolonie von etwa 1 Dutzend Arbeitern und Brut vertreten waren.

War schon durch diese Funde die unabhängige Koloniegründung der Roßameise außer Zweifel gestellt, so machten uns noch eine Reihe von Autoren durch genau kontrollierte Versuche im künstlichen Nest mit allen Einzelheiten dieses interessanten Vorganges bekannt. Zunächst war es BLOCHMANN (1885), der zu einer Zeit, als der Streit darüber, ob die Ameisen überhaupt zur unabhängigen Koloniegründung fähig sind, noch nicht beendet war, seine Versuche machte. Er isolierte Ende Mai etwa 40 Weibchen von *C. ligniperdus*, die durchschnittlich 12—20 Eier legten, aus denen er im Juli die ersten Arbeiter erhielt. Diese übernahmen dann die Pflege der Brut sowie der Königin und sorgten so für das Gedeihen der jungen Kolonie. Wenn diese Versuche auch eindeutig die unabhängige Koloniegründung von *C. ligniperdus* bewiesen, so darf doch nicht vergessen werden, daß BLOCHMANN seine Königinnen während der Zeit ihrer Gefangenschaft beständig fütterte und so den zeitlichen Ablauf der Koloniegründung gegenüber den natürlichen Verhältnissen wesentlich modifizierte.

Diesem Punkt schenkte FOREL (1902) besondere Beachtung. Er erhielt von EMERY im August 1901 ein befruchtetes Weibchen von *C. ligniperdus*, das der letztere unter einem Stein in einer geschlossenen Zelle mit einem kleinen Eierpaket vorgefunden hatte. FOREL setzte die Königin in ein Glas mit feuchter Erde und hielt sie hier ohne sie zu füttern. Es gelang ihm alle Einzelheiten der Koloniegründung bis zum Erscheinen des ersten Arbeiters, der am 7. Mai des folgenden Jahres ausschlüpfte, genau zu verfolgen. Bis zu diesem Zeitpunkt, also 9 Monate lang, hatte das Weibchen keine Nahrung zu sich genommen und trotzdem seine Brut aufgezogen und eine Larve zur Verwandlung gebracht. Der Autor erblickt drei Möglichkeiten für den Ursprung der Nährsubstanzen, deren die Larven zu ihrem Wachstum bedürfen:

1. Die Nahrungsreserven des mütterlichen Körpers;

2. die von der Königin gelegten Eier, die von den Larven zum Teil aufgefressen wurden (*Adelphophagie*, was indirekt auch auf Punkt 1 herauskommen würde);
3. das durch die Erde hindurchsickernde Wasser, das vielleicht Nährstoffe in geringer Menge gelöst enthalten könnte.

FOREL erwähnt, daß diese letzte Möglichkeit durch Aufzucht in einem Gipsnest ohne Erde und durch Bewässerung mit destilliertem Wasser ausgeschaltet werden könnte.

Das Wertvolle an FORELS Versuch ist die wichtige Feststellung, daß das *Camponotus*-Weibchen nicht nur seine Brut allein aufziehen kann, sondern daß es während dieser ganzen Zeit hungert und lediglich auf die Nahrungsreserven seines eigenen Körpers angewiesen ist. Später haben WHEELER (1904) und JANET (1907) nachgewiesen, daß diese Reserven neben dem Fettkörper in erster Linie in der funktionslos gewordenen und daher der Resorption anheimfallenden Flugmuskulatur zu suchen sind. FOREL leitet aus den von ihm beobachteten Tatsachen für die Periode der Koloniegründung einen obligatorischen Instinkt zur *Cenobiose* (Fasteninstinkt) ab, der erst nach dem Ausschlüpfen der ersten Arbeiter zu erlöschen beginnt.

CRAWLEY (1905) versuchte ein flügelloses Weibchen von *C. ligniperdus*, das er nach dem Hochzeitsflug gefangen hatte, mit fremden Arbeitern zusammenzubringen, was nicht gelang. Dagegen zog die Königin halberwachsene Larven aus einem fremden Nest auf und brachte sie zur Verwandlung.

SCHMITZ (1911) zeigte, daß mehrere Weibchen der Roßameise sich zur Koloniegründung zusammentun können, daß sie aber nach dem Erscheinen der ersten Arbeiter miteinander kämpfen bis nur noch eins übrigbleibt, wie wir es auch von anderen Arten wissen.

Einen sehr genau kontrollierten Versuch über die Koloniegründung von *C. ligniperdus* machte BRUN (1912). Er hielt eine Königin während eines Zeitraumes von fast 1½ Jahren im künstlichen Nest unter genauester Kontrolle. Die Königin hungerte während dieser Zeit mehr als 11 Monate lang. Sie konnte dabei allerdings keine Arbeiter heranziehen, sondern fraß einen großen Teil ihrer Brut vor der Metamorphose wieder auf. Erst als ihr im 2. Jahre ihrer Gefangenschaft Futter gereicht wurde, gelang es ihr in kurzer Zeit, mehrere Larven zur Verwandlung zu bringen. Die Schlußfolgerungen, die BRUN an seine Beobachtungen knüpfte, sollen hier nicht erörtert werden. Sie weisen mancherlei Parallelen zu meinen eigenen Versuchsergebnissen auf und werden mit diesen besprochen.

Die beiden bei uns heimischen Unterarten von *C. herculeanus* L., *C. herculeanus s. str.* L. und *C. herculeanus ligniperda* LATR. verhalten sich bezüglich ihrer Koloniegründung und auch ihrer sonstigen biologischen Eigenschaften im wesentlichen übereinstimmend. Sie sind in der Umgebung Münchens sehr häufig, und ich hatte Gelegenheit sowohl ihre Hochzeitsflüge zu beobachten als auch entstehende Kolonien verschiedentlich aufzufinden. Am 12. Juni dieses Jahres war ich im Walde bei Eglharting Zeuge eines Hochzeitsfluges von *C. ligniperdus*. Das Nest, das eine starke Kolonie enthielt, befand sich am Fuß einer alten Fichte. Die geflügelten Geschlechtstiere, und zwar Männchen und Weibchen untermischt mit Arbeitern, quollen in großer Zahl aus den Nestsaustritten hervor, um sich gleichzeitig zum Begattungsflug aufzuschwingen. Während die Männchen fast alle direkt vom Boden abflogen, liefen die Weib-

ehen den Stamm hinauf um für die schwere Last ihres Körpers einen erhöhten Abflugpunkt gewinnen zu können. An dem gleichen Tage fand ich auch zahlreiche Weibchen, die sich bereits ihrer Flügel entledigt hatten und offenbar auf der Suche nach einem geeigneten Versteck waren. Auch im Jahre 1924 fand der Hochzeitsflug von *C. ligniperdus* im Juni statt.

Von *C. herculeanus* fand ich im Gebirge in der Umgebung von

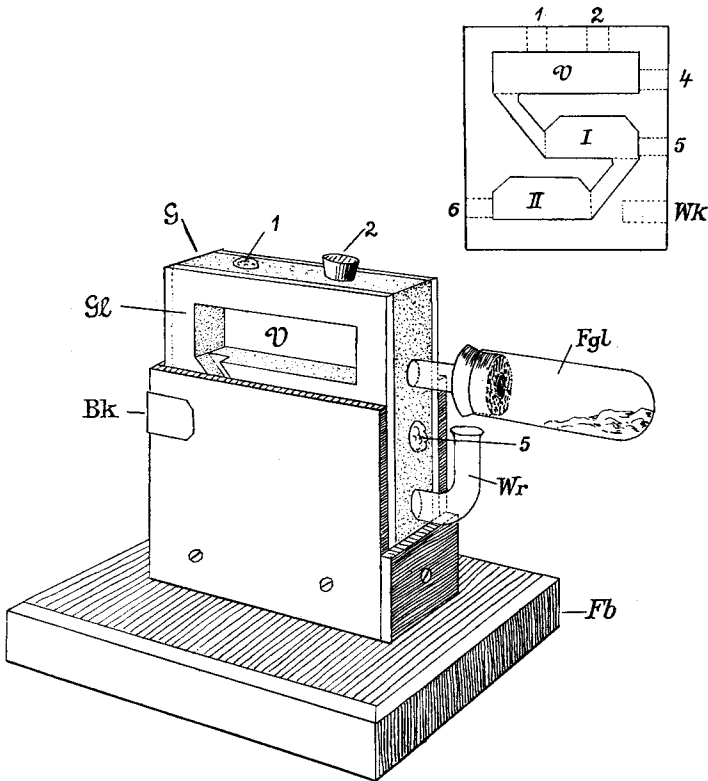


Abb. 2. Kleines vertikales Gipsnest zur Beobachtung der Koloniegründung von *Camponotus ligniperdus* LATR. Rechts oben Anordnung der Kammern im Nest. Zur Erklärung s. Text.

Berchtesgaden Anfang Juni zahllose Weibchen, die flügellos herumliefen und zeitweise so zahlreich waren, daß man sich in acht nehmen mußte, sie nicht zu zertreten. Für beide Unterarten ist also der Juni in unserer Gegend der Monat, in dem die Begattung erfolgt. Die Hochzeitsflüge scheinen jedoch von solchen Geschlechtstieren ausgeführt zu werden, die im Nest überwintert haben. Denn ich fand bereits im März in einer *Ligniperda*-Kolonie im Isartal zahlreiche Geflügelte beiderlei Geschlechts.

Am 10. Juni 1924 fing ich in Harlaching bei München ein flügelloses Weibchen von *C. ligniperdus*, das den Hochzeitsflug hinter sich hatte und nach einem Versteck suchte, als es mir in die Hände fiel. Ich beschloß, es zum Studium der Koloniegründung zu benutzen und setzte es in ein vertikales Gipsnest, das ich eigens für diesen Zweck kon-

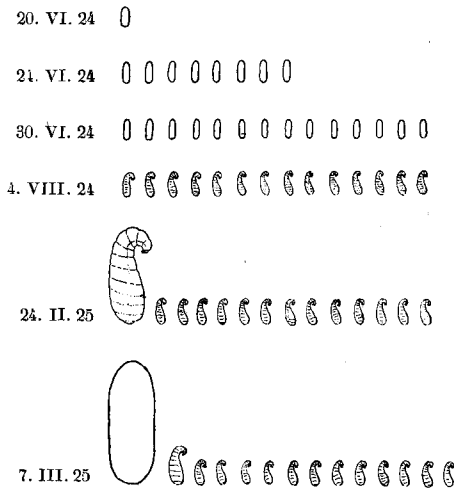
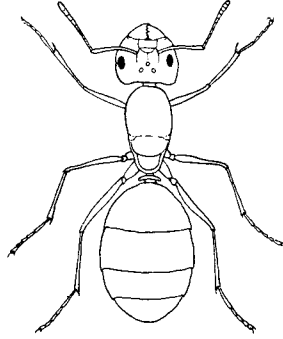
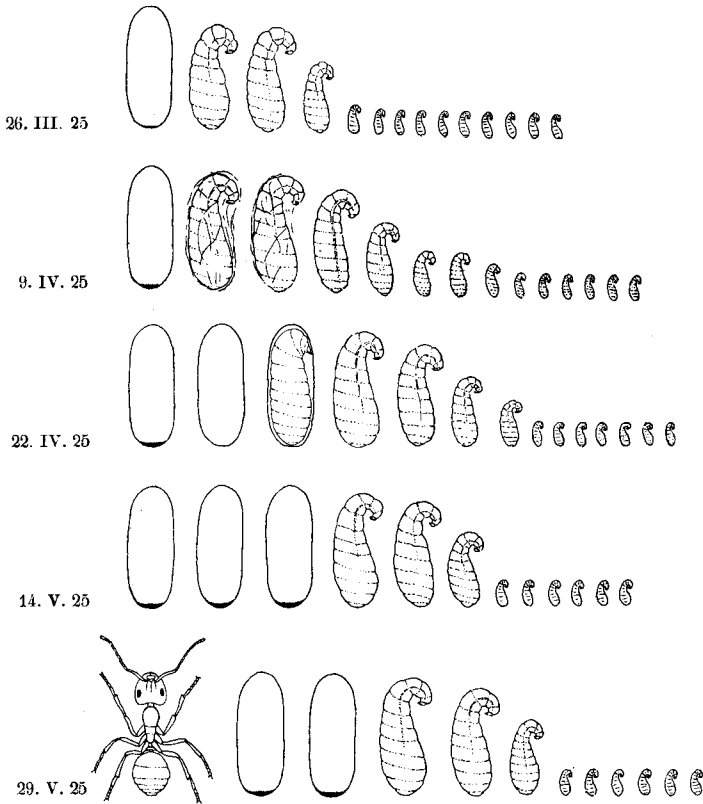


Abb. 3. Der zeitliche Verlauf der Koloniegründung von *Camponotus ligniperdus* LATR. Königin und Brut sind im gleichen Verhältnis dargestellt.

struiert hatte, und das sich in der Folgezeit vorzüglich bewährte, so daß ich zunächst eine Beschreibung davon geben möchte.

Das Nest (Abb. 2) besteht aus einem Gipsblock *G* von dem Ausmaß 9 : 8 : 1,5 cm, der von drei Kammern durchbrochen ist. Die Anordnung dieser Kammern (*v*, *I* u. *II*) zeigt der kleine Plan rechts oben auf der Abbildung. Die Kammern sind durch Gänge miteinander verbunden

und münden durch Kanäle, die die Gipswand durchbohren (1—6), nach außen. Diese Ausgänge wurden sämtlich mit Wattepfropfen verschlossen. Die beiden Flachseiten des Gipsblockes sind mit Glasscheiben (*Gl*) überdeckt, die durch zwei Blechklammern (hier nicht eingezeichnet) festgepreßt werden und die Beobachtung der Vorgänge im Nestinnern ermöglichen. Zur Bewässerung des Ganzen dient ein kleiner Kanal (*Wk*), der im Gipsblock blind endet, und in den ein rechtwinkelig umgebogenes



Fortsetzung von Abb. 3.

Glasröhrchen (*Wr*) eingesteckt ist. Dieses Röhrchen wird täglich mit Wasser gefüllt, das langsam von dem porösen Gips eingesaugt wird und eine nach oben abnehmende Feuchtigkeit im Nestinnern gewährleistet. Das Ganze ist in einem Holzgestell (*Fb*) so aufgestellt, daß es aufrecht steht und daß die beiden unteren Kammern (*I* u. *II*) durch Brettchen verdunkelt sind, während der Vorraum (*V*), der der Erdoberfläche entsprechen würde, hell bleibt. Das auf der Abbildung noch eingezeichnete

Futtergläschen (*Fgl*) wurde erst nach dem Erscheinen des ersten Arbeiters angesetzt. Zur Beobachtung wird das Nest einfach aus dem Holzgestell herausgenommen.

Als ich die Königin in das gut durchfeuchtete Nest gesetzt hatte, verkroch sie sich alsbald in die unterste verdunkelte Kammer. In der Nacht verstopfte sie den Durchgang von *I* nach *v* mit einem Pfropfen aus Wattefasern, die sie aus den mit Watte verschlossenen Nestausgängen herausgezogen hatte. Damit hatte sie sich freiwillig von der Außenwelt abgeschlossen. Sie erhielt von Anfang an kein Futter, und es begann in der Folgezeit eine lange Hungerperiode für die Gefangene. Auch Erde hatte sie keine zur Verfügung, so daß die FORELSche Forderung damit erfüllt war. Als einzigen Lebensunterhalt hatte sie das Wasser, das sich manchmal an der Innenfläche der Glasscheiben niederschlug, und ich sah öfters, wie sie es hier ableckte. Destilliertes Wasser, wie es FOREL vorschlägt, wagte ich der Königin nicht zu geben, denn bekanntlich wirkt dieses geradezu als Gewebsgift. Aber auch das Leitungswasser, mit dem ich das Wasserröhrchen des Nestes täglich füllte, enthält so gut wie keine gelösten organischen Stoffe, so daß von einer Ernährung der Königin oder ihrer Brut auf diesem Wege praktisch nicht die Rede sein kann.

Die Vorgänge, die sich während des Verlaufes der Koloniegründung in dem Nest abspielten, seien auch hier wieder durch einen Auszug aus meinem Beobachtungsprotokoll wiedergegeben, an den sich die Besprechung der gewonnenen Ergebnisse anschließen soll. Zur besseren Veranschaulichung habe ich eine Art graphisches Tagebuch zusammengestellt (Abb. 3), auf dem für jedes wichtigere Datum der Entwicklungszustand der gesamten in dem Nest enthaltenen Nachkommenschaft dargestellt ist. Um die Größenverhältnisse besser erkennen zu lassen, ist an die Spitze dieser Entwicklungsreihe die Königin gestellt, und zwar genau in der gleichen Vergrößerung wie ihre Brut.

10. Juni 1924. Einsetzen der Königin in das Nest. Sie isoliert sich in der Nacht, indem sie den Zugang zu den unteren Kammern verstopft.

20. Juni. Ein Ei abgelegt, das das ♀ zwischen den Kiefern trägt (Abb. 3).

21. Juni. 3 Eier vorhanden.

23. Juni. 5 Eier vorhanden.

24. Juni. 6 Eier vorhanden (Abb. 3).

25. Juni. 8 Eier vorhanden.

26. Juni. 11 Eier vorhanden.

27. Juni. 12 Eier vorhanden.

28. Juni. 13 Eier vorhanden, diese liegen auf einem Klumpen, den die Königin beleckt und bei Öffnung des Nestes an die dunkleren Stellen trägt.

30. Juni. 14 Eier vorhanden (Abb. 3).

16. Juli. An diesem Tage mußte ich eine Reise antreten, bei meiner Rückkehr am



4. August sind alle Eier geschlüpft. Die Königin ist sehr besorgt um die jungen Larven, die auf einem Klumpen zusammenhängen und die sie fortwährend beleckt und umherträgt (Abb. 3).

7. August. Die Larven sind kaum merklich größer, sonst alles unverändert.

15. Oktober. Die Larven sind immer noch so klein wie anfangs, im Nest alles unverändert. Von der Königin mit ihren kleinen Larven wurde eine Aufnahme gemacht (Abb. 4).

Während des ganzen Sommers hatte ich das Nest mit der entstehenden Kolonie in meinem Arbeitszimmer stehen. Die Temperatur betrug hier durchschnittlich 20° C. Auch in der nun einsetzenden kalten Jahreszeit blieb das Nest in meinem geheizten Zimmer, wo die Temperatur während des Winters durchschnittlich 18° C betrug. Während des ganzen Winters war der Zustand der Kolonie vollkommen unverändert. Die Königin war munter, sämtliche Larven blieben genau so klein wie sie nach dem Ausschlüpfen waren, von Wachstum war nicht das geringste zu bemerken. Das Bild änderte sich erst am

24. Februar 1925. Als ich an diesem Tag das Nest öffnete, bemerkte ich eine Larve, die weit größer war als die übrigen, die immer noch so klein sind wie im Vorjahre. Während die kleinen Larven nur 1—2 mm lang sind, ist die große an Länge und Umfang etwa dem ganzen Haufen der kleinen gleich (5—6 mm). Ihr Leib ist prall gefüllt und durchscheinend. Ich ließ von der entstehenden Kolonie eine Zeichnung anfertigen, die Abb. 5 wiedergibt. (Siehe auch Abb. 3.)

3. März. Die bevorzugte Larve ist sowohl an Länge als auch an Umfang noch weitergewachsen.

7. März. Die große Larve hat in der Nacht einen braungelben Kokon aus dünnem Gewebe gesponnen. Der Kokon ist genau 7 mm lang. Eine der kleinen Larven scheint jetzt auch zu wachsen. Sie ist heller als die anderen und merklich länger (Abb. 3).

11. März. Der Kokon ist fest, braun und undurchsichtig geworden. Zwei der ehemals kleinen Larven unterscheiden sich durch ihre Größe von den übrigen, sie wachsen zusehends.

16. März. Die beiden bevorzugten Larven sind weitergewachsen. Kokon und andere Larven unverändert.

20. März. Die eine der beiden bevorzugten Larven ist erheblich gewachsen. Sie ist fast so lang wie der Kokon. Eine der kleinen ist jetzt auch größer geworden, so daß insgesamt drei große Larven vorhanden sind.

21. März. Kokon an einem Ende etwas zusammengeschrumpft.

23. März. Zwei Larven sind enorm groß, so wie die erste vor der Verpuppung.

26. März. Siehe Abb. 3.

1. April. Der Kokon hat am Hinterende einen schwarzen Fleck bekommen. Dieser ist durch die Kotabgabe der Larve vor ihrer Verpuppung hervorgerufen und stellt somit ein Zeichen für die Verpuppung der im Kokon eingeschlossenen Larve dar.

9. April. Der Kokon unverändert. Die zwei erwachsenen Larven spinnen gerade ihren Kokon. Die Königin hilft ihnen dabei. In Ermangelung von Erde oder Holzspänen hat sie die kleinen Larven auf die Spinnenden gelegt, um ihnen Gelegenheit zum Anheften der Gespinstfäden zu geben. Im übrigen siehe Abb. 3.

11. April. Die zweite Larve hat den Kokon vollendet, sonst unverändert.

22. April. Zwei fertige Kokons im Nest vorhanden, ein weiterer ist fast vollendet, aber noch durchsichtig. Im übrigen siehe Abb. 3.

14. Mai. Drei fertige Kokons im Nest, alle mit Kotfleck, bei einem Kokon sieht man die Augen der Puppe deutlich durchschimmern. Die übrigen Stadien zeigt Abb. 3. An diesem Tag fehlen zwei Larven, und zwar eine der ganz kleinen und eine etwas größere. Diese müssen von der Königin gefressen worden sein.

23. Mai. Die Augen der ältesten Puppe noch deutlicher durchschimmernd, sonst wie am 14. Mai.

29. Mai. *Die erste Arbeiterin ausgeschlüpft.* Sie wird von der Königin bestattet und beleckt. Die Königin trägt die zerrissenen Kokonstücke umher. Das Futtergläschen wird angesetzt und enthält einen mit Zuckerwasser getränkten Wattebausch. Die Arbeiterin ist noch unausgefärbt und träge und hat merkwürdig unbeholfene Bewegungen. Ihre Länge beträgt 7 mm, sie gehört also dem kleinsten Arbeitertypus an. Abb. 6 zeigt die Königin, neben ihr die erste Arbeiterin und zum Vergleich noch einen der großen Arbeiter aus einer anderen Kolonie. Abb. 7 zeigt noch deutlicher den Unterschied zwischen der ersten Arbeiterin und einem großen Arbeiter. Hier sind die Köpfe in der gleichen Vergrößerung dargestellt, wobei auch die verschiedene Form sehr auffallend ist. Die Zeit im Kokon der an diesem Tag geschlüpften Arbeiterin betrug 83 Tage.

Leider gelang es mir nicht die junge Kolonie am Leben zu erhalten. Nach 2 Tagen bereits war der erste Arbeiter tot. Die Todesursache kann nicht angegeben werden. Am 13. Juni schlüpfte der zweite Arbeiter aus, der etwas lebhafter war als der erste. Er hatte nur 65 Tage im Kokon zugebracht, was wohl mit der höheren Sommertemperatur zusammenhängen mag. Da der kleine Arbeiter nach 4 Tagen das Nest noch nicht geöffnet hatte, um in das Futtergläschen einzudringen, nahm ich ihn vorsichtig heraus und versuchte ihn mit Zuckerlösung zu füttern, die ich ihm auf einem kleinen Stückchen Fließpapier vorhielt. Er nahm dieses Futter nicht an, und ich setzte ihn daher wieder zurück. Ich schloß nun an die Kammer I ein Gläschen mit zuckerwassergetränkter Watte an. Am folgenden Tag (18. Juni) war die Königin selbst in diesem Gläschen, aber in halbtotem Zustand und zeigte nur noch matte Bewegungen. Auch der zweite Arbeiter schien seinem Ende nahe zu sein. An diesem Tage schlüpfte der dritte Arbeiter aus.

Am 23. Juni fand ich die Königin und die beiden Arbeiter tot im Nest vor. Was die Ursache des Sterbens gewesen ist, vermag ich nicht anzugeben, vielleicht hätte ich der Königin nicht den Zugang zum Futter ermöglichen dürfen. Die lange Fastenzeit mag sie doch so geschwächt haben, daß sie die plötzliche reichliche Nahrungsaufnahme nicht vertragen konnte. Die Nachkommenschaft bestand beim Tode der Königin aus 3 Arbeitern, 2 großen, 1 mittelgroßen und 2 kleinen Larven. Die Königin hatte im ganzen 1 Jahr und 8 Tage gehungert, eine geradezu erstaunliche Leistung, wenn man bedenkt, daß sie während dieser Zeit aus den Nahrungsreserven ihres eigenen Körpers die ganze Brut herangezogen hatte, wie sie Abb. 3 (29. Mai) in ihrem Größenverhältnis zu dem mütterlichen Körper deutlich genug veranschaulicht.

Was zunächst das Hungern der Königin betrifft, so ist diese Tatsache an und für sich nichts Neues. Schon FORELS Königin hatte 9 Monate lang keine Nahrung aufgenommen, in dem BRUNSCHEN Versuch betrug die Fastenzeit mehr als 11 Monate und VIEHMAYER (1908) hielt ein Weibchen von *C. ligniperdus* über  $1\frac{1}{4}$  Jahre lang ohne ihm Nahrung

zu geben. Allerdings kam es in letzterem Falle nicht zur Gründung der Kolonie, sondern die Brut wurde vor diesem Zeitpunkt wieder aufgefressen, und so die verausgabten Nährstoffe dem mütterlichen Organismus wieder zugeführt. Auch beim BRUNSchen Versuch war das Fasten der Königin nicht konsequent von Anfang an durchgeführt worden, sondern diese hatte in der ersten Zeit Nahrung erhalten und erst später wurde ihr diese entzogen. Nur die FORELSche Königin hatte von Anfang an gefastet und dabei einen Arbeiter zur Verwandlung gebracht, doch hat sie während dieser Zeit einen großen Teil ihrer Brut, viele Eier, 2 Larven und 1 Puppe wieder aufgefressen.

Vergleicht man diese Ergebnisse mit meinem Versuch, bei dem die Königin über 1 Jahr lang hungerte, und nur 2 kleine Larven nach 11 Monate langer Gefangenschaft wieder auffraß, dabei aber 3 Arbeiter zur Metamorphose brachte, so ergibt sich daraus, daß die Königin von

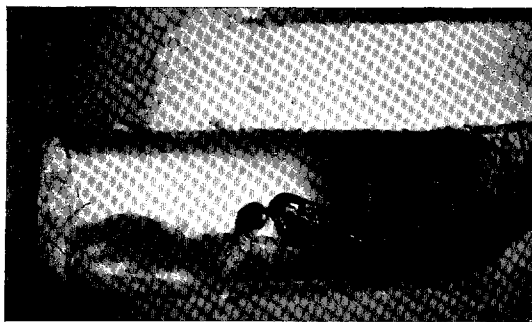


Abb. 4. Die *Camponotus*-Königin, ihre kleinen Larven in den Mandibeln tragend im Beobachtungsnest. Aufnahme vom 15. Oktober 1924. Phot. SEIFF.

*C. ligniperdus* während der Dauer der Koloniegründung keine Nahrung aufnimmt, daß sie aber gegen Ende der Gründungsperiode ihrem geschwächten Organismus einen Teil der zur Aufzucht verwandten Nährstoffe durch Auffressen von Larven wieder zuführen kann.

Wie verhält es sich nun mit der Zahl der Eier und dem Termin der Eiablage? Bei meinem Versuch begann die Eiablage 10 Tage nach dem Hochzeitsflug d. h. nach dem Einschluß der Königin in dem Kessel. Sie dauerte 10 Tage lang und es wurden während dieser Zeit 14 Eier abgelegt. Eine Reihe von weiteren Versuchen, die ich in diesem Jahre an isolierten Königinnen machte, zeigen ganz ähnliche Verhältnisse:

Art	Datum des Einsetzens	Beginn der Eiablage	Dauer der Eiablage	Zahl der Eier
<i>C. herculeanus</i>	3. VI. 25	4. VI. 25	11 Tage	14
„	13. VI. 25	15. VI. 25	♀ gestorben	
„	mit Eiern im Kessel am 12. VI. 25		aufgefunden	14
<i>C. ligniperdus</i>	14. VII. 25	15. VII. 25	♀ gestorben	

Die Eiablage beginnt also bei beiden Unterarten unmittelbar nach dem Hochzeitsflug, und es werden im Verlauf weniger Tage etwa 14 Eier abgelegt. Auch die anderen Autoren machen ähnliche Angaben und berichten über 12—20 Eier, die kurz nach dem Hochzeitsflug abgelegt wurden. Nur VIEHMEYER (1908, S. 19, Fußnote) beschreibt eine Ausnahme: „Die mitgenommenen befruchteten Weibchen legten mehrere Tage später die ersten Eier, eins aber erst nach einigen Wochen. Auch in der freien Natur scheint die Eiablage der *Camponotus*-Weibchen nicht immer sofort nach dem Hochzeitsfluge zu geschehen, denn im März fand ich neben Kolonien mit Puppen sowohl solche mit schon ausgeschlüpften Arbeitern als auch solche, deren Larven nicht einmal halb erwachsen waren.“

Diese Argumente können allerdings nicht als Beweis gegen eine frühe

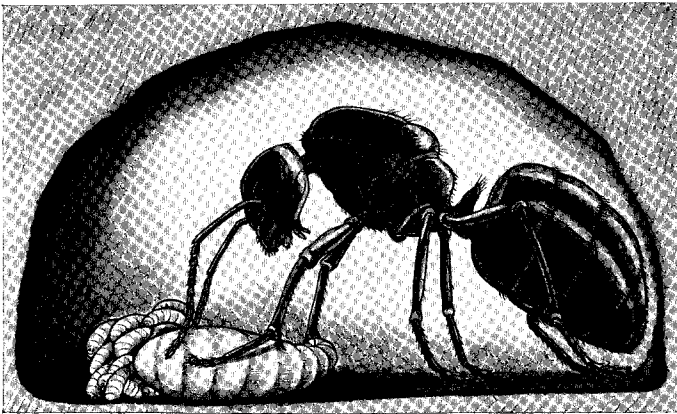


Abb. 5. Die *Camponotus*-Königin mit ihrer Brut am 21. Februar 1925. Zeichnung von Dr. A. LIEBERMANN.

Eiablage angesehen werden, denn wie aus der Gründungsgeschichte meiner *Ligniperda*-Königin hervorgeht, handelt es sich hier um überwinterte Kolonien. Bei diesen setzt aber die Entwicklung der kleinen Larven im Frühjahr mit großer Energie ein, so daß es leicht möglich ist, daß Kolonien mit halberwachsenen Larven neben solchen mit Puppen oder bereits geschlüpften Arbeitern anzutreffen sind, obwohl die Eiablage zu derselben Zeit stattgefunden hat. Wir können daher den einen Fall als Ausnahme betrachten und als Regel eine unmittelbar nach dem Hochzeitsflug beginnende Eiablage annehmen.

Die Dauer der Koloniegründung betrug in meinem Falle fast genau 1 Jahr. Die Königin überwinterte also mit ihrer Brut, und ich glaube auch, diesen Modus als die Regel ansehen zu dürfen. Auch in den Ver-

suchen FORELS und BRUNS, wo die Königin ohne Nahrungsaufnahme die Koloniegründung durchführte, erschienen die Arbeiter erst im Jahre nach dem Hochzeitsflug. Das Erscheinen der ersten Arbeiter wird wohl, wie alle Entwicklungsprozesse im Insektenreich, von der Temperatur beeinflußt werden, so daß durch ein kaltes Frühjahr dieser Zeitpunkt um Wochen verzögert werden kann, umgekehrt bei frühem Einsetzen warmer Witterung entsprechend früher erfolgen mag, daß aber die Koloniegründung im gleichen Jahre wie der Hochzeitsflug beendet würde, halte ich für höchst unwahrscheinlich. Damit gehört *C. ligniperdus* zur II. der oben aufgestellten Gruppen der autonomen Koloniegründung.

Nun hat aber BLOCHMANN, wie schon oben erwähnt, durch Fütterung der Königin erreicht, daß die Koloniegründung schon nach 2 Monaten

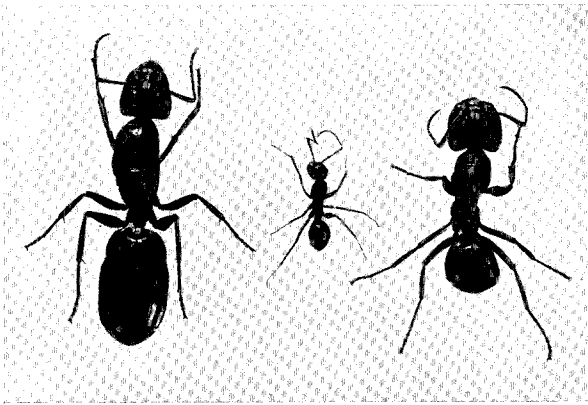


Abb. 6. Die *Camponotus*-Königin (links) mit der ersten Arbeiterin (Mitte) und einem großen Arbeiter aus einer anderen Kolonie (rechts) zum Vergleich der Körpergröße. Phot. SEIFF.

beendet war, daß bei Weibchen, die Ende Mai isoliert wurden, schon Ende Juli die ersten Arbeiter erschienen. Dieses Ergebnis ist im Zusammenhang mit den von mir beobachteten Tatsachen sehr interessant. Es zeigte zunächst einmal ganz allgemein den großen Einfluß, den die Ernährungsweise auf den Entwicklungsgang der Larven ausübt, den wir ja auch von den anderen sozialen Insekten her schon kennen. Es regt aber auch zu der Frage an, warum nicht normalerweise die Koloniegründung der Roßameise schon im Jahre des Hochzeitsfluges beendet wird. Zeigten doch die BLOCHMANN'SCHEN Versuche, daß die Entwicklungsdauer der Larven dafür durchaus keinen Hinderungsgrund bildet, und erschiene es doch a priori für die Königin zweckmäßiger, ihre Hungerkur möglichst kurz zu gestalten. Vielleicht spielt hier die langsame Resorption der Flugmuskulatur eine Rolle, die es der Königin gestattet

die ernährenden Speichelsekrete nur in kleinen Dosen von sich zu geben. Vielleicht wäre auch die Überwinterung einer kleinen Kolonie von wenigen Arbeitern schwieriger als die der jungen Brut, und aus diesem Grunde die Verzögerung bis zum nächsten Frühjahr vorteilhafter, wo der Sommer mit seinen reichen Nahrungsquellen für die Entwicklung des jungen Staates eine bessere Gewähr bietet.

Warum wartet aber dann die Königin mit der Eiablage nicht bis zum folgenden Frühjahr? Ist es doch klar, daß durch die Erhaltung der Larven während des Winters, und sei deren Nahrungsbedürfnis auch noch so gering, die Kräfte der Königin mehr erschöpft werden als wenn sie die Eier zurückbehielte und ihre Nahrungsreserven einstweilen dem eigenen Körper zugute kommen ließe. Hier darf jedoch nicht vergessen werden, daß eine Neugründung im nächsten Frühjahr wesentlich längere Zeit beanspruchen würde, wenn die Königin erst anfangen müßte Eier zu legen, als wenn sie bereits junge Larven zur Verfügung hat, deren

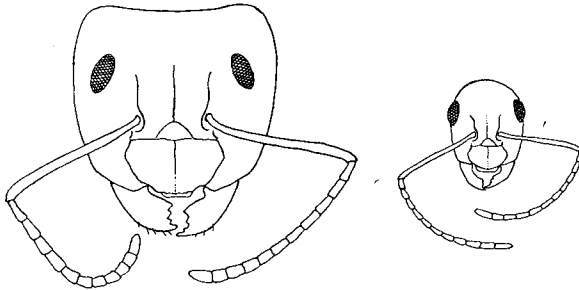


Abb. 7. Kopf eines großen Arbeiters (links) und des ersten Arbeiters aus dem Koloniegündungsversuch von *Camponotus ligniperdus* LATR. im gleichen Größenverhältnis dargestellt.

Entwicklungsenergie überdies durch die lange Latenzzeit ganz wesentlich verstärkt sein muß gegenüber neugeborenen, nicht im Wachstum gehemmten Larven. Aus diesem Grunde erscheint es zweckmäßiger, wenn die Königin mit ihren kleinen Larven überwintert, die sie dann im nächsten Frühjahr in überraschend kurzer Zeit zur Verwandlung bringen kann.

Die Beobachtungen zeigen uns jedenfalls, daß die Königin die Entwicklung ihrer Brut nach Belieben hinausziehen oder betreiben kann, anders läßt sich sowohl das Zurückbleiben der Larven im Sommer als auch das successive Heranwachsen in relativ kurzer Zeit bis zur Verpuppungsreife im folgenden Frühjahr nicht erklären. Auch BRUN hat die Beobachtung gemacht, daß der Entwicklungszustand der Brut während der Wintermonate ganz unverändert blieb, und daß erst Ende April bei einigen der kleinen Larven ein entschiedenes Wachstum einsetzte. Wir werden nicht fehl gehen, diese Entwicklungsregulierung der

Menge der verabreichten Nahrungsstoffe zuzuschreiben. Das Bevorzugen einer bestimmten Larve im Frühjahr setzt natürlich voraus, daß die Königin von Anfang an diese Larve unter den übrigen herauskennt, daß sie also ihre kleinen Larven genau zu unterscheiden weiß.

Fassen wir die Ergebnisse meiner Beobachtungen kurz zusammen, so ergibt sich demnach für die Koloniegründung von *C. ligniperdus* folgendes Bild:

Der Hochzeitsflug findet im Juni statt, die Eiablage setzt wenige Tage nach dem Einschließen des Weibchens in den Kessel ein, und es werden im Laufe von etwa 8 Tagen 12—20 Eier abgelegt. Nach 6 bis 7 Wochen schlüpfen die Larven aus, mit denen die Königin überwintert. Die Larven werden zunächst in der Entwicklung zurückgehalten und bleiben während der Überwinterung bis zum nächsten Frühjahr genau so klein wie sie ausgeschlüpft sind. Erst in den letzten Wintermonaten werden einige offenbar durch reichliche Ernährung von seiten der Königin in überraschend kurzer Zeit zur Verpuppungsreife und zur Verwandlung gebracht. Dabei folgen sich die Larven in der Entwicklung nach, so daß immer einige bevorzugt sind. Die Königin nimmt während der ganzen Koloniegründungsperiode keine Nahrung auf. Sind ihre Kräfte im Frühjahr durch die lange Fastenzeit stark erschöpft, so kann sie durch Auffressen eines Teiles ihrer Brut sich wieder einige der zur Ernährung der Larven verausgabten Nahrungsstoffe zuführen. Die ersten Arbeiter erscheinen Ende Mai oder im Juni.

### ***Lasius niger* L.**

Die Koloniegründung unserer häufigsten Ameise, der schwarzen Gartenameise, *Lasius niger* L., ist sehr genau bekannt, und es besteht kein Zweifel darüber, daß sie auf unabhängigem Wege erfolgt. Eine Reihe von Funden in der freien Natur sowie eine Anzahl von Versuchen in künstlichen Nestern haben dies unzweideutig erwiesen. Trotzdem sind die Angaben bezüglich des zeitlichen Verlaufes sehr verschieden und zum Teil sogar sich widersprechend. Während viele Funde darauf hinweisen, daß die Eiablage schon kurz nach dem Hochzeitsflug, der in den Monaten Juli und August vor sich geht, stattfindet, scheinen andere dafür zu sprechen, daß die befruchteten Weibchen überwintern und erst im Frühjahr zur Eiablage schreiten. Eine tabellarische Zusammenstellung der in der Literatur angegebenen Funde und Versuche, soweit sie mir bekannt sind, denen ich auch meine eigenen Beobachtungen angefügt habe, mag dies erläutern:

Aus dieser Tabelle geht hervor, daß offenbar alle drei Gruppen der autonomen Koloniegründung bei *L. niger* beobachtet worden sind. JANET (5) sowie CRAWLEY (10) haben im künstlichen Nest gesehen, daß

Nr.	Autor	Jahr	Ort	Befund	Gruppe
1.	FOREL	1873	—	Im August 1 ♀ im Kessel mit kleinem Eipaket gefunden.	I od. II
2.	BUTTEL- REEPEN	1903	—	2 ♀♀ nach dem Hochzeitsflug am 22. Juli isoliert 15. August die ersten Eier, 15. September d. ersten Larven, 20. Mai der erste Kokon, 22. Juli der erste Arbeiter.	II
3.	CRAWLEY	1903	Wellington College	Im April ein isoliertes ♀ ohne Eier.	III
4.	JANET	1904	—	Am 7. September ein isoliertes ♀ im Kessel mit kleinem Eierpaket.	I od. II
5.	„	1904	—	Im August mehrere ♀♀ nach dem Hochzeitsflug isoliert, bei denen Anfang Oktober die ersten Arbeiter ausschlüpfen.	I
6.	MRÁZEK	1904	Prag	Am 25. März 2 ♀♀ unter einem Stein im Kessel zusammen aufgefunden, ohne Eier od. Larven. 11. April Eier vorhanden, Ende Mai erster Kokon, Ende Juli erster Arbeiter.	III
7.	CRAWLEY	1905	Ouchy (Schweiz)	Am 3. Juni 1 ♀ mit einigen Larven und sehr kleinen Arbeitern aufgefunden.	II od. III
8.	DONIS- THORPE	1908	Insel Wight	Am 28. Oktober 2 ♀♀ zusammen in einem Kessel mit einem Eierpaket aufgefunden.	II
9.	CRAWLEY	1911	„ „	Am 20. Juli nach dem Hochzeitsflug 3 ♀♀ isoliert. 30. Juli Eier abgelegt.	I od. II
10.	„	1911	„ „	Am 22. Juli nach dem Hochzeitsflug 3 ♀♀ isoliert. 24. Juli Eier vorhanden, 23. August Eier, Larven und Puppen vorhanden, 9. Sept. 2 Arbeiter vorhanden.	I
11.	EIDMANN	1925	München	Am 16. August ein isoliertes ♀ im Kessel mit etwa 30 Eiern aufgefunden.	I od. II
12.	„	1925	„	Am 7. August nach dem Hochzeitsflug 1 ♀ isoliert. Am 7. September legte es etwa 10 Eier, die aber wieder aufgefressen wurden.	—



isolierte Weibchen kurz nach dem Hochzeitsflug Eier ablegten, und daß noch im gleichen Jahre die ersten Arbeiter zur Metamorphose gelangten. Für eine Eiablage im Jahre des Hochzeitsfluges sprechen auch meine eigenen Befunde (11 u. 12) sowie die von FOREL (1), BUTTEL-REEPEN (2), JANET (4), DONISTHORPE (8) und CRAWLEY (9). Der sehr exakt durchgeführte Versuch von BUTTEL-REEPEN (2) zeigt sehr viele Parallelen zu meinen Beobachtungen an *Camponotus ligniperdus*. Auch hier schritten die Larven, die schon im September ausgeschlüpft waren, „trotz der Tag und Nacht ziemlich gleichmäßigen Zimmertemperatur nicht zur Verpuppung. Monat auf Monat vergeht, bis Anfang Mai dieses Jahres (des dem Hochzeitsflug folgenden Jahres; d. Verf.) ein Wachstum der Larven zu bemerken ist, und am 20. Mai, also etwa 8 Monate nach dem Ausschlüpfen der ersten Larven, finden sich die ersten Kokons. Nach weiteren 2 Monaten, genau am Hochzeitstage der beiden Königinnen — am 22. Juli — kriecht die erste winzige Arbeiterin aus“. Hier haben wir also mit aller Deutlichkeit eine Koloniegründung nach Art der II. Gruppe vor uns. Auch der Fund von DONISTHORPE (8), der am 28. Oktober 1908 auf der Insel Wight 2 Königinnen in einem Kessel zusammen mit einem Eierpaket vorfand, spricht unbedingt für eine Überwinterung der Königin mit ihrer Brut, denn es ist kaum anzunehmen, daß bei der vorgerückten Jahreszeit aus diesen Eiern noch Arbeiter entstanden wären. Auch ein von mir am 7. August nach dem Hochzeitsflug isoliertes Weibchen begann, nachdem es sich der Flügel entledigt hatte, erst anfangs September mit der Eiablage. Auch hier hätte man mit dem Ausschlüpfen der ersten Arbeiter wohl erst im nächsten Jahr rechnen können, wenn die Eier nicht vorher aufgefressen worden wären.

Dem gegenüber stehen aber die Befunde von MRAZEK (6). Dieser Autor hatte am 25. März 1904 unter einem Stein zwei befruchtete Königinnen von *L. niger* gefunden, die gemeinsam in einem Kessel eingeschlossen waren und weder Eier noch Brut bei sich hatten. In einer Fußnote (1906, S. 110) bemerkt er zu diesem Fund noch ausdrücklich: „Ich habe auch sonst bei den zahlreichen befruchteten *Lasius*-Weibchen, die ich im Frühling fand, nie Eierklumpen oder Larven beobachtet. Die Eiablage beginnt also regelmäßig erst nach der Überwinterung.“ Wenn die letztere Verallgemeinerung angesichts der zahlreichen gegenteiligen Beobachtungen auch verfrüht erscheint, so darf die Beobachtung MRAZEKS doch nicht ganz außer acht gelassen werden, hat doch auch CRAWLEY (3) im April ein isoliertes Weibchen ohne Brut angetroffen. Allerdings erblickt dieser hierin Ausnahmefälle und schreibt im Hinblick auf MRAZEKS Versuch: „In this and similar cases, where females are found in the autumn and spring, without brood, it seems clear, that the conditions have been adverse and the females have been com-

pelled, to devour all their eggs. Under these circumstances it is perhaps unlikely that in nature the females would succeed in rearing a colony.“

Ich kann mich dieser Auffassung angesichts der zahlreichen Funde MRAZEKS nicht ohne weiteres anschließen und glaube eher, daß hier vielleicht die Temperaturverhältnisse eine Rolle spielen, und daß *L. niger* eine sehr anpassungsfähige Form darstellt. Dafür sprechen auch die beiden Fälle von JANET (5) und CRAWLEY (10), wo die Koloniegründung noch im Jahre des Hochzeitsfluges beendet wurde, zwei Beobachtungen, die sich auf Versuche im künstlichen Nest stützen. Allerdings waren in dem Falle 10 drei Weibchen gemeinsam an der Aufzucht der Brut beteiligt, und aus JANETS Angaben ist nicht zu ersehen, ob die Königin gefüttert wurde. Dies ist jedoch anzunehmen, denn die Königin, von der er kurz vorher spricht, war während der Dauer der Koloniegründung mit Honig gefüttert worden. Aus diesem Grunde ist es in beiden Fällen nicht möglich die Ergebnisse ohne weiteres auf die Normalverhältnisse zu übertragen, und wir müssen noch weitere Beobachtungen abwarten, ehe wir uns ein klares Bild über den zeitlichen Verlauf der Koloniegründung von *L. niger* machen können.

Wiederholt (6 u. 8) wurden zwei befruchtete Königinnen in einem gemeinsamen Kessel aufgefunden, und wir müssen daher annehmen, daß es nicht selten vorkommt, daß sich mehrere Weibchen zur Koloniegründung vereinigen. Die Versuche von BUTTEL-REEPEN und MRAZEK haben jedoch unzweideutig und übereinstimmend gezeigt, daß nach dem Erscheinen der ersten Arbeiter die beiden Königinnen stets einen Kampf beginnen, bei dem die schwächere unterliegt. Dabei ergreifen die Arbeiter für die stärkere der beiden Rivalinnen Partei und helfen ihr, die andere zu beseitigen. Daher kommt es auch, daß man nur äußerst selten polygyne Staaten von *L. niger* gefunden hat. BRUN (1912) konnte zeigen, daß auch bei Adoption von zwei Königinnen in einem weiselosen Staat schließlich doch die schwächere der beiden von den Arbeitern gewaltsam beseitigt und so die Monogynie wieder hergestellt wird.

Zusammenfassend läßt sich also sagen, daß die Koloniegründung von *L. niger* eine unabhängige ist, wobei die Weibchen sich als sehr anpassungsfähig erweisen. Über den zeitlichen Verlauf läßt sich bis jetzt noch kein sicheres Urteil abgeben, doch scheint es, als ob die meisten Koloniegründungen nach Art der II. Gruppe verlaufen. Häufig tun sich mehrere Weibchen zur Koloniegründung zusammen, doch wird nach der Gründung des Staates die Monogynie stets wieder hergestellt, indem die schwächere Königin von der stärkeren, deren Partei die Arbeiter ergreifen, überwältigt und getötet wird.

### Die abhängige Koloniegründung.

Die abhängige Koloniegründung der Ameisen ist eines der interessantesten Kapitel der gesamten Biologie. Seitdem durch WHEELER und WASMANN im Jahre 1905 der temporäre Sozialparasitismus gewisser Ameisen nachgewiesen worden ist, haben sich eine Reihe von Forschern mit der Entstehungsgeschichte der gemischten Kolonien befaßt und dabei eine Fülle der interessantesten Tatsachen zutage gefördert. Während man früher annahm, daß die verschiedenen Stufen des sozialen Parasitismus bei den Ameisen phylogenetisch ohne Schwierigkeit voneinander abzuleiten wären, haben die neueren Beobachtungen die Sache wesentlich komplizierter gestaltet, und heute ist man zu der Ansicht gelangt, daß die Formen des sozialen Parasitismus sich auf verschiedenartigen Wegen, vielfach unabhängig voneinander, entwickelt haben müssen.

Für unsere phylogenetischen Anschauungen von den zusammengesetzten Ameisenkolonien ist das Studium ihrer Gründung von größter Bedeutung. Alle parasitischen Arten gründen ihre Kolonien auf abhängigem Wege. Es ist nicht bekannt, daß Ameisenarten, deren Weibchen die Fähigkeit der unabhängigen Koloniegründung besitzen, erst später nach der Gründung der Kolonie zum Parasitismus oder zur Sklaverei übergangen. Wir müssen daher annehmen, daß die Ursachen für den Sozialparasitismus in der abhängigen Gründungsweise zu suchen sind. Die abhängige Koloniegründung ist dadurch charakterisiert, daß die Weibchen der betreffenden Arten die Fähigkeit zur selbständigen Aufzucht ihrer Brut verloren haben. Sie bedürfen dazu der Mithilfe von Arbeitern der gleichen oder einer fremden Art. Der im letzteren Falle bedingte gemischte Charakter der entstehenden Kolonie kann entweder durch das Aussterben der Hilfsameisen später wieder verloren gehen (*temporärer Sozialparasitismus*), er kann aber auch durch Sklavenraub immer wieder hergestellt (*Dulosis, sekundäre Raubkolonie*), oder in der Weise dauernd erhalten bleiben, daß mit dem Aussterben der Hilfsameisen auch die Parasitenart zugrunde gehen muß (*permanenter Sozialparasitismus*). Nur bei wenigen Arten bleibt die Königin der Hilfsameise dauernd neben der abhängigen Königin erhalten und sorgt ständig für neue „Sklaven“ (*Allianzkolonien*).

Die Mittel und Wege, wie das „abhängige“ Weibchen sich bei der Koloniegründung die Mitarbeit von Hilfsarbeitern zu verschaffen weiß, sind recht verschieden, und eigentlich finden wir alle nur denkbaren Fälle auch tatsächlich verwirklicht. Im folgenden seien die bis jetzt bekannten Arten der abhängigen Koloniegründung kurz zusammengestellt, doch sei ausdrücklich bemerkt, daß die Reihenfolge keine phylogenetische Stufenfolge darstellen soll.

1. Zurückbleiben (oder Zurückbehaltenwerden) von im Nest befruchteten Weibchen in der eigenen Kolonie.
2. Adoption befruchteter Weibchen nach dem Hochzeitsflug in der eigenen Kolonie oder in Zweigkolonien derselben.
3. Mitnehmen von Arbeitern auf den Hochzeitsflug (Gattung *Carebara*). Die Arbeiter sind in diesem Falle im Verhältnis zu der Königin winzig klein und beißen sich vor dem Hochzeitsflug an deren Tarsengliedern fest. Bei der Koloniegründung sind sie gleich als Hilfsameisen zur Hand.
4. Adoption befruchteter Weibchen in *fremden* Kolonien der *eigenen* Art.
5. Adoption befruchteter Weibchen in selbständigen Kolonien der Hilfsameisenart (weisellose oder königinhaltige, in letzterem Falle wird die Königin der Hilfsameisen gewaltsam entfernt — *primäre Adoptionskolonie*).
6. Raub von Arbeiterpuppen der Hilfsameisenart und Aufzucht derselben zu Hilfsarbeitern (*primäre Raubkolonie*).
7. Nesterobertung der Hilfsameisenart durch ein befruchtetes Weibchen (auch hier *primäre Raubkolonie*).
8. Allianz des befruchteten Weibchens mit einem ebenfalls befruchteten Weibchen der Hilfsameisenart (*primäre Allianzkolonie*). Entweder wird in diesem Falle das „Hilfsweibchen“, nachdem genügend Hilfsarbeiter herangezogen sind, von dem „abhängigen Weibchen“ getötet (*Formica sanguinea + fusca*) oder es entstehen dauernd gemischte Kolonien (*Strongylognathus testaceus + Tetramorium caespitum*).

Die vier ersten Fälle dieser Reihe sind dadurch charakterisiert, daß Arbeiter der eigenen Art dem abhängigen Weibchen bei der Aufzucht seiner Brut behilflich sind, in den drei folgenden Fällen sind es die Arbeiter einer anderen, nämlich der Hilfsameisenart, die dieses Geschäft besorgen, und im letzten Falle übernimmt das Weibchen der Hilfsameisenart neben der Aufzucht seiner eigenen Brut auch noch die Versorgung der Nachkommenschaft des abhängigen Weibchens.

#### **Formica rufa L.**

Von der roten Waldameise wissen wir, daß sie ihre Kolonien auf dem Wege des temporären Sozialparasitismus unter Mitwirkung von *F. fusca* als Hilfsameise gründet. Angehörige der *Rufa*-Gruppe waren es auch, an denen zum erstenmal die abhängige Koloniegründung beobachtet worden ist.

Die Beobachtungen, die ich an *F. rufa* machte, sind gering und beziehen sich nur auf 2 Weibchen, die ich am 3. Juni 1925 in Berchtesgaden fing, wo sie nach dem Hochzeitsflug auf einem Waldweg flügellos

umherirrten. Ich nahm sie mit nach München und setzte die eine von ihnen am 5. Juni in ein kleines zweikammeriges, horizontales Gipsnest, ohne ihr etwas anderes zu geben als die notwendige Feuchtigkeit. Sie starb am 15. Juni ohne auch nur ein einziges Ei abgelegt zu haben.

Der zweiten Königin erging es ähnlich. Sie wurde am 7. Juni in ein eben solches Nest gesetzt, doch hatte ich die eine Kammer mit Erde vollkommen angefüllt. Die Königin versuchte zwar zu graben, doch gelang es ihr nicht auch nur einige Millimeter tief in die Erde einzudringen; ihre Bemühungen waren auch nur sehr schwach. Am 17. Juni starb auch sie, ohne Eier gelegt zu haben.

Die beiden Versuche bestätigen die längst bekannte Tatsache, daß befruchtete *Rufa*-Weibchen allein unfähig sind Eier abzulegen. Sie zeigen weiter, daß die Lebensdauer derartiger Königinnen, wenn sie auf sich selbst angewiesen sind, recht gering ist, und daß ihnen nach dem Hochzeitsflug nur etwa 14 Tage zu Gebote stehen, um sich Aufnahme in einem fremden Nest zu verschaffen oder sich auf irgendeine andere Weise die Gesellschaft von Hilfsarbeitern zu sichern. Auffallend ist auch die geringe Grabtätigkeit der *Rufa*-Königin im Gegensatz zu den Weibchen der Arten mit unabhängiger Koloniegründung, wo wir, wie z. B. bei dem oben geschilderten Versuch mit *Myrmica rubida*, einen hochentwickelten Grabinstinkt finden. Allerdings ist bei *Rufa* infolge der abhängigen Koloniegründungsweise auch keine biologische Notwendigkeit für das Vorhandensein eines solchen Instinktes gegeben.

#### **Formica sanguinea Latr.**

Die blutrote Raubameise ist wohl von allen Ameisenarten diejenige, die am ausgiebigsten studiert wurde, und deren Biologie stets von neuem wieder das Interesse der Forscher erweckt hat. In dem Studium der abhängigen Koloniegründung nimmt sie die erste Stelle ein, und es gibt wohl kaum einen Ameisenforscher, der sich nicht schon mit dem Problem der Ontogenese des *Sanguinea*-Staates beschäftigt hat. Vor allem waren es WASMANN (1891—1915) und WHEELER (1901—1910), die in einer Reihe wertvoller Arbeiten ihre Anschauungen über die Fragen der Sklaverei und der Koloniegründung von *F. sanguinea* niedergelegt haben. Später haben vor allem VIEHMEYER (1906—1911) und EMERY (1908—1909) unsere Kenntnisse ganz wesentlich erweitert, denen dann noch BRUN (1912) und CRAWLEY und DONISTHORPE (1912) anzufügen wären.

Das große Interesse, das man der Koloniegründung der blutroten Raubameise entgegenbrachte, ist zum großen Teil darin begründet, daß „das *Sanguinea*-Weibchen eine bewundernswerte Plastizität zeigt und seine Kolonien je nach den Verhältnissen bald auf diesem, bald auf jenem Wege gründet“ (ESCHERICH 1917). Ja, wir können sagen,

daß alle die oben angeführten Arten der abhängigen Koloniegründung außer Fall 3, der auf die Gattung *Carebara* beschränkt zu sein scheint, unter Umständen von der *Sanguinea*-Königin durchgeführt werden können. Daher kommt es auch, daß die blutrote Raubameise bei der Frage nach der Phylogenie der dulotischen und sozialparasitischen Gewohnheiten der Ameisen eine hervorragende Rolle gespielt hat, und daß die Literatur, die sich mit diesem Problem beschäftigt, gewaltig angeschwollen ist, so daß es zu weit führen würde hier im einzelnen darüber zu referieren.

Sehr wichtig für unsere Auffassung von dem Ursprung der Sklaverei war die Entdeckung von VIEHMAYER und WHEELER, daß *F. sanguinea* in den meisten Fällen ihre Kolonien auf dem Wege des Puppenraubes gründet, und daß die gemischten Kolonien daher für gewöhnlich als primäre Raubkolonien anzusehen sind. Diese Art der Koloniegründung wollte ich im künstlichen Nest genauer verfolgen, und es gelang mir über Erwarten, nicht nur die Entstehung der Raubkolonie, sondern auch die Aufzucht der jungen *Sanguinea*-Brut in allen Einzelheiten feststellen zu können. Da es bisher nur äußerst selten gelungen ist die Koloniegründung von *F. sanguinea* bis zur Aufzucht der Brut zu verfolgen, berechtigt dies allein schon zu einer ausführlichen Veröffentlichung meiner Ergebnisse, die aber außerdem geeignet sind auch einige neue Streiflichter auf die Entstehung der abhängigen Koloniegründung zu werfen.

In der Methodik derartiger Versuche bestehen große Schwierigkeiten. Zunächst ist die Beschaffung von befruchteten flügellosen Weibchen von *F. sanguinea* außerordentlich schwer; konnte ich mir doch, trotz großer Mühe, und trotz des Vorhandenseins zahlreicher *Sanguinea*-Kolonien in der Umgebung Münchens, in diesem Jahre nur ein einziges verschaffen. Diese Schwierigkeiten bestimmten WHEELER dazu bei seinen Versuchen jungfräuliche, künstlich entflügelte Königinnen zu benutzen, ein Verfahren, das von vornherein nur sehr bedingte Ergebnisse zeitigen kann. Ist es doch nicht nur möglich, sondern sogar sehr wahrscheinlich, daß mit der Befruchtung auch in gewissem Sinne eine Instinktsänderung einhergeht, und daß das Verhalten einer befruchteten Königin gegenüber einer Hilfsameisenkolonie anders als das einer jungfräulichen ist.

Weiter setzt das Gelingen eines solchen Koloniegründungsversuches große Erfahrung in der Zucht von Ameisen in künstlichen Nestern voraus. Ist doch die Stärke und das Wohlbefinden der Hilfsameisenkolonie in diesem Falle von größter Bedeutung, und es besteht die Gefahr, daß die Königin in eine zu kräftige Kolonie nicht eindringen kann, sondern selbst umgebracht wird. Es ist eine bekannte Tatsache, daß es auch in der Freiheit nur einem ganz geringen Prozentsatz von *San-*

*guinea*-Weibchen gelingt, sich mit Hilfe fremder Arbeiter ihre Kolonie zu gründen, und daß die große Mehrzahl bei dem Versuch, in Hilfsameisennester einzudringen, überwältigt und getötet wird. Daher kommt es ja auch, daß man bis jetzt im Freien nur in ganz seltenen Fällen junge, gemischte Kolonien von *F. sanguinea* + *fusca* angetroffen hat.

Alle diese Gründe tragen dazu bei, daß eigentlich jeder gelungene Koloniegründungsversuch einer Ameisenart mit abhängiger Kolonie-

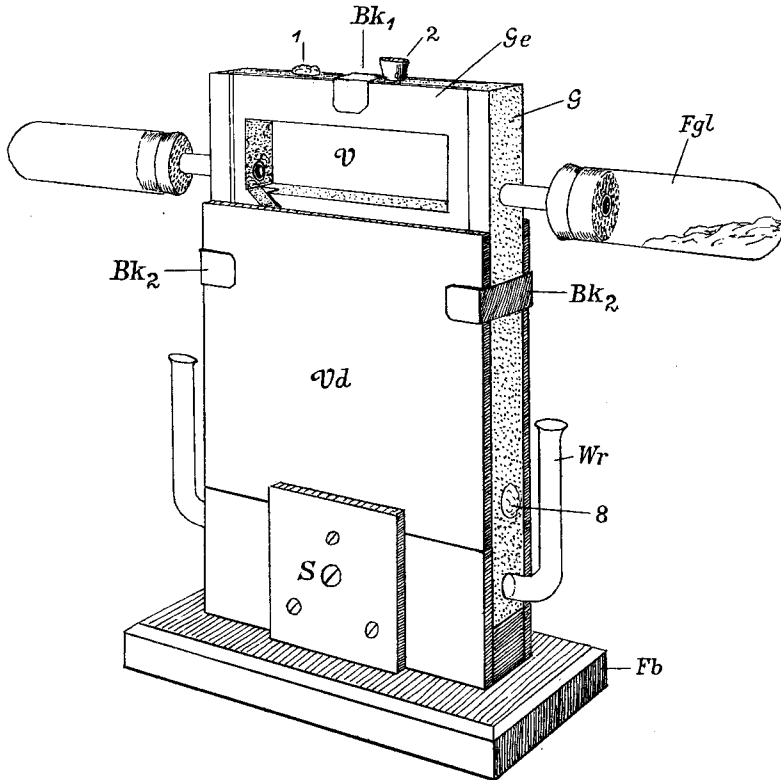


Abb. 8. Das modifizierte MEYERSche Vertikalnest, in dem die Koloniegründung von *Formica sanguinea* LATR. beobachtet wurde, in geschlossenem Zustand. Nähere Erklärung s. Text.

gründung im Laboratorium als Glücksfall anzusehen ist, und daß es daher auch nicht möglich ist, wie es das Ideal wäre, große Versuchsreihen aufzustellen und die Ergebnisse miteinander vergleichen zu können.

Zu meinem Versuch benutzte ich in diesem Falle ein vertikales Gipsnest, das sich hier wie auch früher aufs beste bewährt hat. Dieses Nest wurde von E. MEYER 1923 im Biologischen Centralblatt beschrieben

und abgebildet. Ich habe es noch mit einigen Vereinfachungen versehen, so daß ich eine kurze Beschreibung voranstelle.

Abb. 8 zeigt eine Gesamtansicht des Nestes. Es besteht in der Hauptsache aus einem Gipsblock von dem Ausmaß 2 : 10 : 15 cm, der von mehreren Kammern durchbrochen ist. Die Anordnung derselben ist auf Abb. 9 zu sehen. Die oberste Kammer nimmt die ganze Breite des Gipsblockes ein. Sie dient als Vorraum (V) des eigentlichen Nestes und bleibt hell, während die übrige Partie für gewöhnlich durch Holzbrettchen (Vd) verdunkelt ist. Der Vorraum ist auf jeder Seite durch einen den Gips durchbohrenden Gang und durch Glasröhrchen mit den Futter-

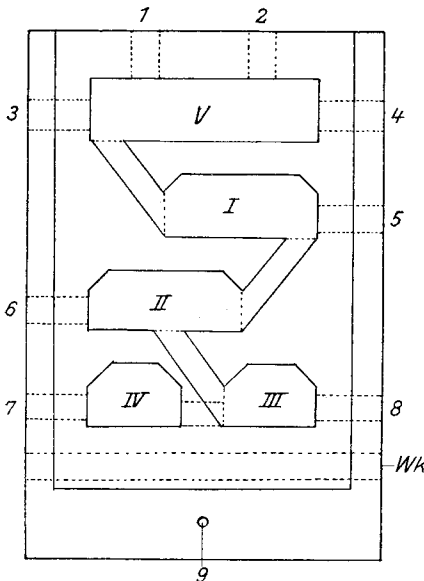


Abb. 9. Plan zu dem Nest auf Abb. 8.

gläschen (Fgl) verbunden. Die eigentlichen Nestkammern (I—IV) stehen untereinander und mit dem Vorraum durch rinnenförmig eingeschnittene Gänge in Verbindung. Jede Kammer besitzt außerdem einen seitlich ausgebohrten Kanal nach der Außenwelt (5—8). Diese Kanäle haben den Zweck die Luftcirculation im Nest zu befördern und sind mit festsitzenden Wattedropfen verschlossen. Außerdem gewähren sie den Vorteil, daß man bei Bedarf von außen her in jede Kammer gelangen kann, indem man den Wattedropfen herausnimmt und mit einer Pinzette oder einem angefeuchteten Pinsel sich die be-

treffende Ameise oder Larve herausholt.

Der Vorraum steht durch 2 Kanäle (1 u. 2) mit der Außenwelt in Verbindung, von denen der eine (2) als Eingang in das Nest dient und mit einem Kork verschlossen ist, während der andere ebenfalls durch einen Wattedropfen abgeschlossen ist. Unterhalb der untersten Wohnkammer führt ein Kanal (Wk) quer durch den ganzen Gipsblock, der der Wasserzufuhr dient und sich auf beiden Seiten in die rechtwinkelig nach oben abgeknickten Wasserstandsrohren (Wr) fortsetzt. Durch diese Rohren wird von Zeit zu Zeit Wasser eingefüllt, wodurch der Gipsblock in nach oben abnehmender Intensität durchgefuechtet wird, so daß sich die Ameisen den ihnen zusagenden Feuchtigkeitsgrad nach Belieben aussuchen können. Die Wasserstandsrohren kittet man mit



flüssigem Paraffin fest, ebenso kann man auch die Schmalseiten des Gipsblockes mit einer dünnen Paraffinschicht überziehen.

Schließlich geht noch eine weitere Durchbohrung (9) senkrecht zur Fläche unterhalb des Wasserkanals durch den Gipsblock, die es ermöglicht diesen mit einer Schraube (S) auf einem Fußbrettchen (Fb) zu befestigen und dadurch vertikal aufzustellen. Die beiden Glasscheiben (Gl), die die Beobachtung des Nestinnern gestatten, sind nicht einfach auf den Block aufgelegt, sondern in diesen eingelassen, so daß ihre Oberfläche mit seinen Rändern eine Ebene bildet. Damit sie nicht herabfallen, werden sie oben durch eine Blechklammer (Bk<sub>1</sub>) aufgepreßt, während sie unten durch 2 senkrechte Brettchen gehalten werden. Die Einrichtung des Nestes wird durch die beiden Verdunkelungsbrettchen (Vd) vervollständigt. Diese sitzen unten in einem Falz und werden außerdem durch 2 seitliche Blechklammern (Bk<sub>2</sub>) festgehalten. Zur Beobachtung nimmt man die Blechklammern ab und kann dann die Verdunkelungsbrettchen entfernen.

Am 3. Juli 1925 hatte ich im Perlacherforst bei München ein Weibchen von *F. sanguinea* gefangen, das bereits die Flügel abgeworfen hatte und frei herumlief. Ich setzte es am folgenden Tage in ein horizontales Gipsnest und hielt es hier bis zum 15. Juli. An diesem Tage brachte ich es in das oben beschriebene MEYERSche Vertikalnest. Dieses Nest enthielt eine kleine Kolonie von *F. fusca* L., die ich mir am 12. Juli aus Babenhausen in Hessen mitgebracht hatte. Sie bestand aus etwa einem Dutzend Arbeiter und ungefähr hundert Kokons, aus denen ständig neue Arbeiter ausschlüpfen. Die Kokons waren in den beiden untersten Kammern (III u. IV) angehäuft; gefüttert wurde mit angefeuchtetem Zucker, den ich ständig in dem einen der beiden Futtergläserchen erneuerte, während zur Abwechslung von Zeit zu Zeit getötete Insekten in das andere Gläserchen gelegt wurden.

Die Ereignisse im Nest nach dem Einsetzen der *Sanguinea*-Königin seien auch hier wieder auf Grund meines Beobachtungsprotokolls geschildert.

15. Juli, 2<sup>30</sup> Uhr. Die *Sanguinea*-Königin wurde in das große Nest zu der *Fusca*-Kolonie gesetzt. Sie hielt sich zunächst kurze Zeit in dem Vorraum auf, um dann nach unten vorzudringen. In Kammer I begegnet sie zuerst einem frischgeschlüpften *Fusca*-Arbeiter, der unbehelligt gelassen wird. Darauf kommt ein alter Arbeiter heran, der die Königin sofort angreift. Er beißt sich an einem Bein fest und wird von der Königin mit nach oben gerissen, wo er in dem Vorraum getötet wird.

2<sup>50</sup> Uhr. Die Königin dringt nach kurzem Putzen wieder nach unten vor, bis in den Verbindungsgang I/II. In Kammer II waren die ersten Kokons aufgestapelt, und dort hielt sich auch die Hauptmasse der *Fusca*-Arbeiter auf. Als die Königin in die Kammer II eindringen will, kommt sie mit einem zweiten Arbeiter in Berührung, der sie sofort wütend angreift. Es entspinnt sich ein heißer Kampf, aber der Arbeiter wird getötet. Er hatte sich am Femur-Tibia-

gelenk des linken Hinterbeines festgebissen und wurde so mit in den Vorraum geschleppt, wo es der Königin endlich gelang ihn abzustreifen.

3<sup>05</sup> Uhr. Die Königin dringt nach kurzer Toilette alsbald wieder in das Nest ein. Am Eingang zu Kammer III stößt sie auf den dritten Arbeiter. Auch dieser greift sofort wütend an. Überhaupt fiel mir die große Wut und Tapferkeit der *Fusca*-Arbeiter bei ihren Kämpfen auf. Die Arbeiter machten durchaus nicht den Eindruck der Feigheit, wie es so oft geschildert wird. Der Arbeiter hat sich am Tibio-Tarsalgelenk des linken Hinterbeines der Königin festgebissen. Auch jetzt rennt sie sofort in den Vorraum, wo um

3<sup>15</sup> Uhr der tote Arbeiter abgestreift wird. Nach kurzem Verweilen dringt die Königin, der sich eine merkliche Aufregung bemächtigt hat, wieder in das Nestinnere ein.

3<sup>30</sup> Uhr. Am Eingang zu Kammer II kommt die Königin an den vierten Arbeiter. Auch dieser greift wütend an, und es gelingt ihm, sich am Femur-Tibiagelenk des linken Vorderbeines festzubeißen. Auch er wird sofort in den Vorraum geschleift, wo er 2 Minuten später bereits getötet und abgestreift ist.

3<sup>36</sup> Uhr erfolgt der fünfte Angriff der Königin. Am Eingang zu Kammer II kommt sie mit einem Arbeiter in Berührung. Diesem gelingt es nicht, sie zu fassen, er macht jedoch die übrigen Arbeiter mobil. Diese beruhigen sich aber bald wieder. Der Arbeiter, der inzwischen der Königin bis zum Vorraum gefolgt ist, wird nunmehr von der Königin angegriffen. Im linken Futtergläschen kommt es zum Kampf, in dessen Verlauf die Königin den Arbeiter totbeißt.

3<sup>39</sup> Uhr. Der sechste Arbeiter kommt in den Vorraum, wo sich die Königin noch aufhält. Er wird sofort angegriffen und getötet, hat sich jedoch an dem einen Fühler der Königin festgebissen. Diese hatte fast 1 Stunde lang zu tun, bis sie sich von ihm um

4<sup>30</sup> Uhr endlich befreit hatte. Trotz dieser Anstrengungen dringt sie nach 10 Minuten, um

4<sup>40</sup> Uhr, von neuem in das Nest ein.

4<sup>50</sup> Uhr. Drei noch nicht ausgefärbte Arbeiter kommen mit zwei Puppen in den Vorraum. Sie werden von der Königin zwar angegriffen, aber bald wieder in Ruhe gelassen.

4<sup>55</sup> Uhr. Die Königin dringt in die Kammer II ein, fast alle Ameisen fliehen nach oben, eine bleibt zurück und wird angegriffen, entkommt aber auch nach oben. Bei der Berührung mit den Puppen bemächtigt sich der Königin eine ungeheure Aufregung, sie beginnt die Kokons, die in dem Zugang zur Kammer III liegen und diesen versperren, wegzuräumen.

5<sup>05</sup> Uhr. Eine noch nicht ausgefärbte Ameise, die herunterkommt, wird angegriffen und tot gebissen. Die Königin setzt ihre Bemühungen fort, den Zugang zu Kammer III von den Puppen freizumachen.

5<sup>25</sup> Uhr. Eine Arbeiterin kommt nach unten und wird sofort von der Königin angegriffen. Die Arbeiterin ergreift eine Puppe und läuft mit dieser nach oben. Sie wird von der Königin verfolgt, die Puppe wird ihr abgenommen, und die Königin trägt diese wieder nach unten.

5<sup>30</sup> Uhr. Die Königin räumt die zahlreichen Kokons auf einen Haufen zusammen, aufgeregt läuft sie mehrmals nach oben, ohne allerdings den Vorraum zu erreichen. Sobald sie am Nestausgang angelangt ist, zieht sie sich jedesmal wieder zurück. Häufig zerzt sie die Leiche einer getöteten Arbeiterin hin und her.

5<sup>43</sup> Uhr. Die Königin geht für kurze Zeit in den Vorraum.

5<sup>47</sup> Uhr. Die Königin dringt ins linke Futtergläschen ein, wohin sich die letzten Arbeiter geflüchtet hatten. Sie greift einen Arbeiter mehrmals erfolglos an und zieht sich dann wieder in das Nest zurück.

5<sup>48</sup> Uhr dringt sie zum zweitenmal in das Futtergläschen ein, packt dort eine Arbeiterin und zieht sie in das Nest hinab. In Kammer II entspinnt sich ein heftiger Kampf, in dessen Verlauf der Arbeiter überwältigt und kampfunfähig gemacht wird.

5<sup>55</sup> Uhr holt die Königin eine Arbeiterleiche aus dem linken Futtergläschen heraus und sucht dieses Gläschen offenbar nach den letzten Arbeitern ab.

6<sup>00</sup> Uhr. Der in die Brutkammer hinabgezernte Arbeiter hat sich wieder einigermaßen erholt, doch scheint ihm die Königin nicht mehr feindlich gegenüberzustehen.

6<sup>30</sup> Uhr. Einer der letzten Arbeiter versucht eine Puppe zu rauben und nach oben zu bringen. Er wird von der Königin angegriffen, die aber sichtlich mehr bemüht war, die Puppe wieder zu erlangen als den Arbeiter zu töten. Erst als dieser durchaus nicht von der Puppe lassen wollte, biß sie heftig auf ihn los.

7<sup>20</sup> Uhr. Die Königin sitzt fest auf dem in Kammer II aufgestapelten Puppenhaufen.

16. Juli, 9 Uhr. Die Königin hat in der Nacht alle alten Arbeiter getötet, bis auf drei, die sich in das linke Futtergläschen geflüchtet haben und dort unbeweglich sitzen. Die Königin ist in der Kammer IV bei den Kokons. Zahlreiche Arbeiter, im ganzen 16, sind in der Nacht ausgeschlüpft und sitzen an der Decke dieser Kammer. Es wurde beobachtet, wie die Königin einen Kokon sorgfältig betastet und ihn dann mit den Mandibeln öffnet, um der jungen Arbeiterin beim Ausschlüpfen behilflich zu sein. Gegen die neugeborenen Arbeiter verhält sich die Königin freundschaftlich.

10<sup>00</sup> Uhr. Die frisch geschlüpften, noch hellen Arbeiter beschäftigen sich gemeinsam mit der Königin eifrig mit der Brut und tragen die Kokons umher.

1<sup>30</sup> Uhr. Nur die Kammern III und IV sind mit Arbeitern besetzt. Hier hält sich auch die Königin auf. Die Kokons in der Kammer II scheinen ziemlich vernachlässigt zu werden, dagegen herrscht in den beiden untersten Kammern reges Leben, und eine ganze Menge frischgeschlüpfter Arbeiter beschäftigt sich gemeinsam mit der Königin mit den Kokons, die sie betasten und umhertragen.

17. Juli. Unverändert, die Königin sitzt bei den Puppen, sie läuft aufgeregt umher, sobald das Nest geöffnet wird.

18. Juli. Die Königin lebt in völligem Einverständnis mit den vielen bereits geschlüpften Arbeitern. Der Gang zwischen Kammer I und II ist *mit einem dicken Pfropf von leeren Puppenhülsen und Kokonstückchen verschlossen*. Also scheint auch hier ein Abschluß gegen die Außenwelt zu erfolgen, der vielleicht noch früher bewerkstelligt worden wäre, wenn Material für den Abschluß vorhanden gewesen wäre.

21. Juli. Die Königin überläßt die Sorge um die Puppen mehr und mehr den inzwischen ausgeschlüpften Arbeitern. Sie sitzt ruhig in der Kammer IV, von zahlreichen Arbeitern umgeben, während andere damit beschäftigt sind, die Kokons aus den unteren Kammern nach Kammer II zu bringen.

22. Juli. Die Lage ist gegenüber dem vorhergehenden Tag unverändert,

23. Juli. Am Vormittag ist die Lage wie seither unverändert. Am Abend jedoch, um

6<sup>15</sup>, zeigt sich, *daß die Königin Eier gelegt hat*. Die Königin sitzt an der Decke der Kammer II, neben ihr eine Arbeiterin, die die Eier — etwa 1 Dutzend — in den Mandibeln trägt.

24. Juli. Sobald man das Nest jetzt aufdeckt, sind die Ameisen im Gegensatz zu früher stets sehr erregt und beginnen durcheinander zu rennen und die Puppen fortzuschleppen. Die Arbeiterin mit dem Eierpaket — ob es stets dieselbe ist, läßt sich natürlich nicht angeben — hält sich immer in der Nähe der Königin auf. Kammer IV dient jetzt scheinbar als Abfallstätte, fast die

Hälfte der Glasscheibe in dieser Kammer ist mit leeren Puppenhüllen verklebt. Wenn jetzt eine Ameise aus dem Kokon schlüpft, sind immer mehrere Arbeiter (6—7 Stück unter Umständen) mit ihr beschäftigt. Sie stehen ungefähr in einem Kreis, in dessen Mitte sie die Neugeborene halten und von allen Seiten betasten und belecken<sup>1)</sup>.

29. Juli. Es sind 16 Eier vorhanden. Beachtenswert ist die geringe Eizahl trotz der großen Menge der zur Verfügung stehenden Hilfsameisen. Der Gang von Kammer II nach I ist an diesem Tage von seinem Pfropf aus Puppenhüllen befreit.

30. Juli. Eier unverändert. Die Reste der Kokons werden in den Vorraum und in das leere Futterglas getragen.

1. August. Heute sehe ich zum erstenmal, daß mehrere *Fusca*-Arbeiter eifrig an dem Zucker in dem Futtergläschen lecken. Ich hatte die ganze Zeit hindurch stets Zucker in diesem bereitgestellt, konnte jedoch nie bemerken, daß derselbe angenommen wurde. Eine geregelte und eifrige Nahrungsaufnahme setzte erst viel später, im Oktober, ein.

8. August. Aus sämtlichen Eiern sind Larven ausgeschlüpft. Die Königin kümmert sich weder um ihre eigene Brut noch um die *Fusca*-Kokons, sondern sucht nur möglichst bald in ein dunkles Versteck zu gelangen, wenn das Nest geöffnet wird.

12. August. Fast alle *Fusca*-Arbeiter ausgeschlüpft. Diese halten sich vornehmlich in den beiden untersten Kammern auf. Nahrung scheint nicht genommen zu werden, obwohl ich heute auch zwei zerstückelte Mehlwürmer in das eine Futtergläschen gelegt habe. Die Larven sind schon ziemlich groß und werden einzeln oder zu zweien von den Arbeitern umhergetragen.

17. August. Alle *Fusca*-Arbeiter geschlüpft, kein Kokon mehr vorhanden. Die *Sanguinea*-Larven wachsen rapid und haben fast die Länge eines *Fusca*-Arbeiters erreicht.

22. August. Ein Teil der Larven hat sich in Kokons eingesponnen.

31. August. Alle *Sanguinea*-Larven in Kokons eingesponnen.

Vom 16. August bis zum 22. September war ich von München abwesend. Bei meiner Rückkehr öffnete ich sofort mit großem Interesse das Nest, mußte jedoch zu meiner Enttäuschung bemerken, daß die Kokons verschwunden waren, und daß leider auch keine *Sanguinea*-Arbeiter vorhanden waren. Was das Schicksal der Kokons gewesen ist, läßt sich daher nicht mehr feststellen. Entweder sind die Kokons oder die frischgeschlüpften *Sanguinea*-Arbeiter von der Königin oder den *Fusca*-Arbeitern getötet und aufgefressen worden. Da ich trotz genauen Suchens keine Reste von etwa getöteten *Sanguinea*-Arbeitern vorfinden konnte, glaube ich eher, daß bereits die Puppen ihr Schicksal erlitt hat<sup>2)</sup>.

Es trat nun in der Folgezeit eine lange Pause ein, während der die gemischte Kolonie *Sanguinea*-Weibchen + *Fusca*-Arbeiter in größter Eintracht lebte.

<sup>1)</sup> Die Beobachtungen vom 21.—24. Juli, während welcher Zeit ich auf dem Internationalen Entomologenkongreß in Zürich abwesend war, wurden von der Sekretärin unseres Institutes, Fräulein B. FÜHRER, und Herrn Präparator W. SEIFF durchgeführt, denen ich für ihre gewissenhaften Angaben zu Dank verpflichtet bin. Herr Präparator SEIFF hat außerdem die reproduzierten photographischen Aufnahmen angefertigt.

<sup>2)</sup> Daß die Kokons etwa keine *Sanguinea*, sondern *Fusca*-Puppen enthalten hätten, also aus Eiern hervorgegangen wären, die von *Fusca*-Arbeitern abgelegt worden wären, ist angesichts des geringen Alters (8 Tage) der *Fusca*-Arbeiter und der Anwesenheit der *Sanguinea*-Königin als ausgeschlossen zu betrachten.

Die Arbeiter nahmen eifrigst Nahrung auf, sämtliche Nestkammern sind von ihnen besetzt, und auch im Vorraum waren einige Wachen aufgestellt, während die Nestabfälle stets in das eine Futtergläschen geschafft wurden. Kurzum, die Kolonie machte vollkommen den Eindruck der Eintracht und des vollkommenen Wohlbefindens. Am

5. Dezember bemerkte ich jedoch plötzlich *wieder Eier in dem Nest*. Die Königin hatte also *nach einer Pause von 135 Tagen* wieder mit der Eiablage begonnen. Ich zweifle nicht daran, daß in der Freiheit diese Pause bis zum nächsten Frühjahr gedauert hätte, und daß nur in meinem geheizten Laboratorium, wo die Temperatur durchschnittlich 18° C betrug und die Lebenstätigkeit der Kolonie durch die Winterkälte keine Einbuße erlitt, die Legetätigkeit der Königin so früh wieder einsetzte. Die Eier sind zu einem kleinen Paket vereinigt, das von einem Arbeiter herumgetragen wird, der sich aber diesmal nicht so auffällig in der Nähe der Königin aufhält wie bei der ersten Eiablage. Meistens befinden sich die Eier sogar in einer anderen Nestkammer als die Königin. Bei Öffnung des Nestes werden sie sofort in eine der untersten Kammer geschleppt und verschwinden dort unter dem Haufen der *Fusca*-Arbeiter den Blicken. Eine genaue Zählung war aus diesem Grunde auch hier wieder nicht möglich, doch mögen es mindestens ein Dutzend gewesen sein.

Interessant war es, daß die Königin nun nicht wieder eine längere Pause im Eierlegen machte, sondern daß nunmehr kontinuierlich, mit kurzen Pausen immer wieder Eier abgelegt wurden. Heute, am 30. Januar sind in dem Nest zahlreiche Eier, Larven in allen Entwicklungsstadien und Cocons vorhanden, die von den Hilfsarbeitern gepflegt werden. Die Tatsache, daß zunächst wenig Eier abgelegt wurden, und daß erst nach langer Pause eine kontinuierliche Legetätigkeit einsetzte, ist zweifellos ein Atavismus, eine Reminiscenz an die frühere, unabhängige Koloniegründungsweise, die in unserem Falle, bei der Anwesenheit der zahlreichen *Fusca*-Arbeiter nicht mehr notwendig wäre. Jedenfalls stellt sie eine genaue Analogie zu der Legetätigkeit der „unabhängigen Weibchen“ dar und wird wohl auch, wie dort, in der Ausbildung der Ovarien und dem Heranreifen der Eier ihre organische Ursache haben.

Was lehren uns nun diese Beobachtungen? Zweifellos handelt es sich um eine Nesteroberung der *Fusca*-Kolonie durch die *Sanguinea*-Königin, also um Fall 6 der oben aufgestellten Reihe. Daß hier tatsächlich Nesteroberung und nicht Puppenraub vorliegt, zeigen folgende Einzelheiten: Zunächst wäre es der Königin ein leichtes gewesen, den 2 Arbeitern, die mit Puppen beladen im Vorraum des Nestes erschienen, ihre Last abzunehmen, zumal jene Arbeiter noch nicht einmal ganz ausgefärbt, also auch jedenfalls noch nicht sehr kampftüchtig waren. Sie tat dies aber nicht, sondern ließ sie nach kurzem Angriff unbehelligt, um sofort wieder in das Nest selbst vorzudringen. Erst als sämtliche Arbeiter getötet und aus dem Nestinnern vertrieben waren, betrachtet die Königin die Puppen — menschlich gesprochen — als ihr Eigentum, das sie sich um jeden Preis zu erhalten sucht. Sie greift nicht nur die Arbeiter wütend an, die wiederholt Versuche machen ihren ehemaligen Besitz wiederzuerlangen, und jagt ihnen die Puppen ab, die diese fortzuschleppen suchen, sie geht sogar so weit, daß sie die Umgebung des Nestes (in diesem Falle den Vorraum und das Futtergläschen) aufs

genaueste absucht und alle *Fusca*-Arbeiter, die sie dabei findet, umbringt. So sucht sie sich gegen jeden Wiedereroberungsversuch zu sichern und ihr erkämpftes Gut zu bewahren. Sie erreicht damit, daß sie tatsächlich schließlich die unumschränkte und alleinige Besitzerin des ganzen Nestes mit der Brut wird. Daß dieser Fall auch in der Freiheit vorkommen kann, daß ein kleines *Fusca*-Nest von einer *Sanguinea*-Königin erobert werden kann, erscheint durchaus möglich und wahrscheinlich.

Damit wäre den drei seither beobachteten Fällen der Koloniegründung von *F. sanguinea* mit Hilfe von fremden Arbeitern, nämlich

1. durch Puppenraub (primäre Raubkolonie),
2. durch Adoption (primäre Adoptionskolonie) und
3. durch Allianz mit der Hilfsameisenkönigin (primäre Allianzkolonie) (VIEHMEYER 1908 u. 1910, BRUN 1912) noch ein vierter Fall: der der Nesterobertung der Hilfsameise zuzufügen.

Von großem Interesse ist es auch, daß die Königin bei ihren Angriffen auf das *Fusca*-Nest eine ganz bestimmte und sehr zweckmäßige Taktik in Anwendung brachte. Sie suchte jedesmal einen Arbeiter zum Angriff zu reizen, und ohne diesem Zeit zu lassen, seine Kameraden zu benachrichtigen, wurde er jedesmal mit großer Hast aus dem Nest heraus in den Vorraum geschleppt und dort tot gebissen. Es war eines der interessantesten Schauspiele, das ich je gesehen habe, wie die Königin vorsichtig wie ein Raubtier in den Gang I/II eindrang, immer die Fühler mit tastender Bewegung weit vorgestreckt. Sobald sie mit einem Arbeiter in Berührung kam, stürzte dieser mit unbeschreiblicher Wut auf den Eindringling los, der sofort in die Kammer I zurückeilte. Dort entspann sich ein kurzer Kampf, in dessen Verlauf der Arbeiter nach oben geschleppt und getötet wurde. Die anderen Arbeiter saßen ruhig bei der Brut und schienen von dem ganzen Vorgang überhaupt nichts gemerkt zu haben. Dieses Schauspiel wiederholte sich nicht weniger als fünfmal, stets in genau der gleichen Weise. Nur ein einziges Mal gelang es einem Arbeiter seine Kameraden zu alarmieren, worauf sich die Königin sofort zurückzog, offenbar um zu warten, bis sich die Nestinsassen wieder beruhigt hatten.

Das Zweckmäßige dieser Kampfesart ist leicht ersichtlich. Die Königin vermeidet es dadurch, plötzlich einer zu großen Übermacht gegenüber zu stehen. Sie fordert jedesmal nur einen einzigen Gegner zum Kampf heraus, den sie leicht überwältigen kann, und verlegt außerdem den Schauplatz des Kampfes aus dem unbekanntem Nestinnern nach außen. Erst nachdem die größte Zahl der Arbeiter getötet ist, und die ersten Gegner zu fliehen beginnen, dringt die Königin in die Brutkammer ein und ergreift die Defensive, indem sie ihren Raub verteidigt.

Auch die *Fusca*-Arbeiter verhalten sich je nach der Kampfeslage

verschieden. Während sie erst als mutige Verteidiger des Nestes auftreten, schwindet ihr Mut gegen Ende des Kampfes. Die letzten Überlebenden suchen zu retten, was noch zu retten ist, und tragen soviel Puppen weg wie irgend möglich. Ja, sie versuchen sogar mehrmals in das Gemach der Erobrerin vorzudringen, um sich ihr rechtmäßiges Eigentum wieder zu holen, was ihnen allerdings niemals gelang.

Interessant wäre es gewesen, den Verlauf des Kampfes zu verfolgen, wenn die *Fusca*-Königin im Nest gewesen wäre. Leider war es mir seinerzeit, als ich die *Fusca*-Kolonie aushob, nicht gelungen, die Königin mit einzufangen. Doch zweifle ich nicht, daß sich zuletzt ein Kampf zwischen den beiden königlichen Rivallinnen entsponnen hätte, bei dem das überlegene *Sanguinea*-Weibchen Siegerin geblieben wäre.

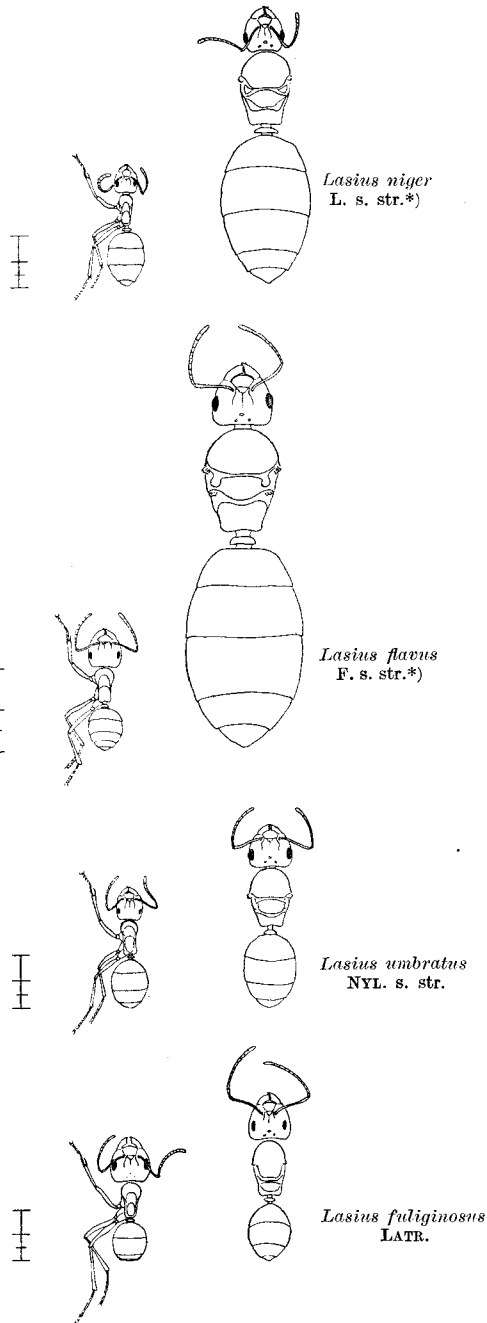


Abb. 10. Vergleichende Darstellung der Körpergröße von Arbeiter (links) und Weibchen (rechts) bei den einheimischen Arten der Gattung *Lasius*. Die Arbeiter sind alle auf eine Größe gebracht, in dem gleichen Maßstab ist das Weibchen und eine Strecke von 2 mm Länge dargestellt.

Interessant bei dieser Koloniegründungsgeschichte sind auch einige Tatsachen, die als Überreste einer früheren unabhängigen Koloniegründung gedeutet werden müssen. Ich meine zunächst, den Abschluß der Königin gegen die Außenwelt. Am 18. Juli, also am 4. Tage nach

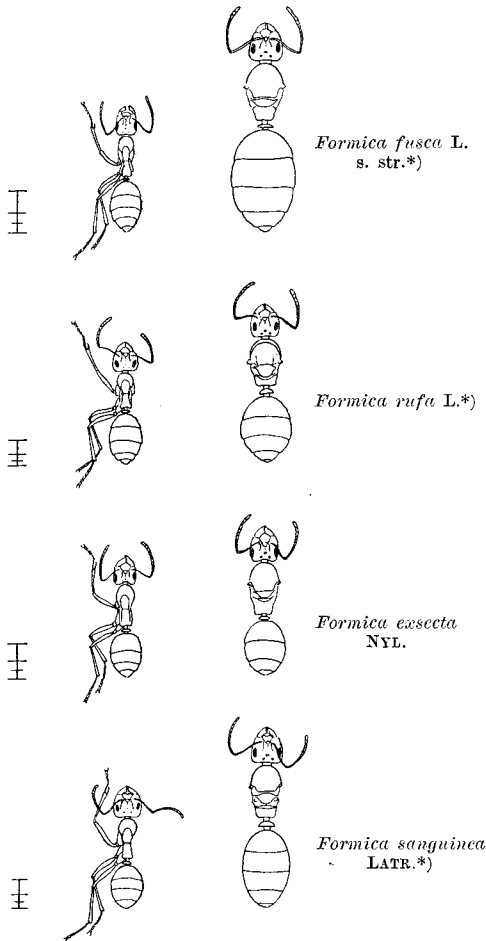


Abb. 11. Arbeiter und Weibchen der einheimischen *Formica*-Arten. Art der Darstellung wie Abb. 10.

der Eroberung des *Fusca*-Nestes bemerkte ich, daß der Ausgang aus der Brutkammer mit einem dicken Pfropf aus leeren Kokons verstopft war, der erst am 29. Juli, also 11 Tage später, wieder entfernt wurde. Dieser Verschuß war ganz ähnlich dem, den die *Camponotus*-Königin am Ausgang ihres kleinen Nestes anbrachte, und wir wissen ja, daß alle Ameisenköniginnen, die ihre Kolonien selbständig gründen, sich während der Gründungsperiode von der Außenwelt abschließen. Da nun der Abschluß der Brutkammer in dem eroberten *Fusca*-Nest erst erfolgte, als der *Sanguinea*-Königin bereits eine Menge frisch geschlüpfter Hilfsarbeiter zur Verfügung standen, so ist keine Notwendigkeit für einen derartigen Abschluß mehr vorhanden. Wir können daher annehmen, daß es sich hier um ein Überbleibsel aus der Zeit der unabhängigen Kolonie-

gründung handelt, daß der Instinkt des befruchteten Weibchens, sich von der Außenwelt abzuschließen, so fest wurzelt, daß er sich auch nach dem Übergang zu der abhängigen Gründungsweise noch erhalten hat. Zwar habe ich die Herstellung des Pfropfes nicht beobachten können, doch glaube ich nicht, daß er von den jungen Arbeitern hergestellt wurde. Wohl aber ist es sehr wahrscheinlich, daß diese ihn



später entfernt haben. Unter Umständen mag dieser „Isolierungsinstinkt“ auch jetzt noch von Bedeutung sein, dann nämlich, wenn die *Sanguinea*-Königin Gelegenheit hat, durch Puppenraub oder Allianz ihre Kolonie zu gründen.

Auch die geringe Zahl von Eiern, die die *Sanguinea*-Königin ablegte, ist wohl als ein solches Überbleibsel anzusehen. Die Königin legte 16 Eier, also fast genau soviel wie die *Camponotus*-Königin, die wir geradezu als Typus einer Art mit selbständiger Koloniegründung anzusehen gewohnt sind, in der Regel ablegt und auch in meinen Versuchen abgelegt hat. VIEHMEYER (1908) beobachtete, daß in einem ähnlichen Versuch ein *Sanguinea*-Weibchen 12 Eier ablegte, nachdem etwa 1 Dutzend Hilfsarbeiter ausgeschlüpft waren. Allerdings wurden diese Eier in den nächsten Tagen wieder aufgefressen. Unter Umständen mag auch hier die geringe Eizahl noch von Vorteil sein, nämlich bei Allianz mit einer *Fusca*-Königin. In unserem Falle jedoch, wo bereits Dutzende von Hilfsameisen zur Verfügung standen, ist die geringe Eizahl im Verein mit dem langen Sistieren der Legetätigkeit nach der ersten Eiablage nicht mehr als biologische Notwendigkeit zu betrachten.

Was nun die Ableitung der Dulosis betrifft und damit zusammenhängend die Frage nach der Phylogenie der parasitischen Koloniegründung, über die eine große, reichlich mit Polemik durchsetzte Literatur vorliegt, so möchte ich dieses Problem nur kurz streifen. Ich verhehle mir nicht, daß diese Frage ebenso schwierig wie wichtig genannt werden muß, und daß man nur mit Vorsicht aus einem Einzelfalle, wie dem vorliegenden, verallgemeinernde Schlüsse ziehen darf. WHEELER (1906) sagt mit Recht, daß die Instinkte der Ameisenarten ihren Schwerpunkt in den Weibchen haben und nicht, wie gewöhnlich angenommen wird, in den Arbeitern. Das Weibchen ist nicht allein der geflügelte Keim der Art, sondern auch gewissermaßen der Extrakt ihrer Instinkte. Diese Instinkte sehen wir bei dem *Sanguinea*-Weibchen in meinem Versuch sich in der schönsten Weise betätigen und zwar ist es sowohl der dulotische als auch der Brutpflegeinstinkt, der hier zur Ausübung gelangt, denn die Königin hat die Brut nicht nur geraubt, sondern versteht es auch, sie zur Verwandlung zu bringen. Sie öffnet selbst mit den Mandibeln die Kokons, sobald die eingeschlossenen Arbeiter zum Ausschlüpfen reif sind. Mit dem Vorhandensein dieser Instinkte findet aber auch deren Vererbung auf die Arbeiter ohne weiteres ihre Erklärung.

Meine Beobachtungen bestätigen die zuerst von VIEHMEYER und WHEELER gemachte Entdeckung, daß *F. sanguinea* ihre Kolonien für gewöhnlich nicht auf dem Wege der temporären Adoptionskolonie, sondern gleich von Anfang an als Raubkolonie gründet. Von einer Adoptionsneigung bei meinen *Fusca*-Arbeitern war trotz des Fehlens ihrer eigenen Königin nicht das geringste zu bemerken. Diese Beob-

achtung ist einer der Gründe, die auch mich in der Annahme bestärken, daß die Dulosis bei *F. sanguinea* sich unabhängig vom Sozialparasitismus aus der Pleometrose auf dem Wege der primären Raubkolonie entwickelt hat.

### Allgemeine Betrachtungen über die Koloniegründung der einheimischen Ameisen.

Im Zusammenhang mit den in den vorigen Kapiteln mitgeteilten Beobachtungen seien noch einige generelle Fragen hinsichtlich der Koloniegründung unserer Ameisen einer näheren Betrachtung unter-

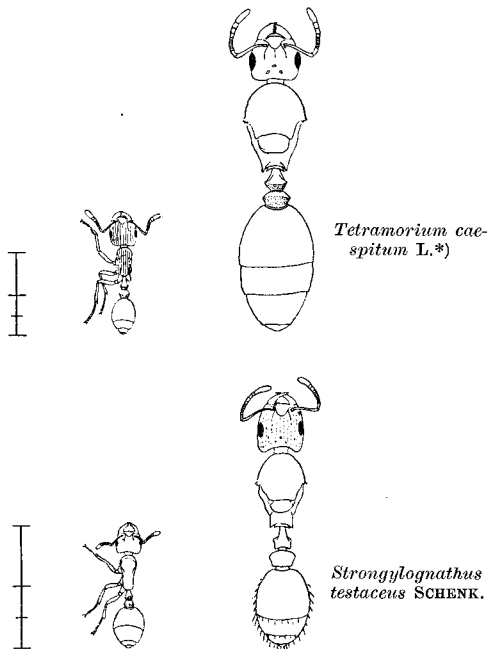


Abb. 12. Arbeiter und Weibchen von *Strongylognathus testaceus* SCHENCK und dessen Wirtsameise *Tetramorium caespitum* L. Art der Darstellung s. Abb. 10.

zogen. Wir finden unter der deutschen Ameisenfauna sowohl die unabhängige als auch die abhängige Koloniegründung vertreten. Ich habe versucht in einer Tabelle einen Überblick über die

Koloniegründungsweise der deutschen Ameisenarten, soweit sie bis jetzt bekannt ist, zu geben. In dieser Tabelle sind nur die Arten aufgeführt, die Unterarten und Varietäten sind weggelassen, da sie sich hinsichtlich der Koloniegründung in der Regel von der Stammart nicht unterscheiden, ebenso sind alle die Arten nicht aufgeführt, die als ausgesprochen südliche mediterrane Formen nur vereinzelt in besonders

günstigen Gebieten Deutschlands aufgefunden wurden, oder die, wie die Pharaoameise, durch den Handel eingeschleppt bei uns nur in Häusern vorkommen. Es bleiben dann von den 63 in Deutschland festgestellten Ameisenarten, Unterarten und Varietäten (nach VIEHMEYER aus ESCHERICH 1917) noch 26 gute und für unsere Fauna charakteristische Arten übrig, die sich in der Hauptsache auf die beiden großen Gruppen der *Myrmicinen* und *Camponotinen* verteilen.

Diese gründen ihre Kolonien etwa zur Hälfte auf unabhängigem,

zur Hälfte auf abhängigem Wege, eine Tatsache, die zunächst wohl befremdend erscheinen mag. Bei genauerem Zusehen zeigt sich jedoch, daß die häufigsten und weitverbreitetsten Arten, also vor allem *Lasius niger* und *flavus*, die *Myrmica*-Arten, *Tetramorium caespitum*, *Camponotus herculeanus* und *Formica fusca* sämtlich ihre Kolonien unabhängig gründen, daß dagegen die abhängigen Koloniegründer fast alle weniger häufigen Species angehören. Eine Ausnahme hiervon machen nur *Formica rufa* und *sanguinea*, die in gewissen Gegenden häufig, ja sogar sehr häufig auftreten können. Gerade bei diesen beiden Arten finden wir aber neben der abhängigen Koloniegründungsweise auch noch in weitgehendstem Maße die Koloniegründung durch Spaltung und Zweigkolonienbildung (Pleometrose) ausgebildet. Dadurch findet aber ihre Häufigkeit auf engbegrenzten Gebieten die beste Erklärung. Bei den Arten jedoch, deren Vermehrung *lediglich* auf dem Wege der abhängigen Koloniegründung vor sich gehen kann, finden wir nur selten vorkommende, sogar extrem seltene Arten wie *Anergates atratulus*, *Strongylognathus testaceus*, *Polyergus rufescens* und andere.

Sehr interessant ist auch ein Vergleich der Körpergröße und zwar der relativen Körpergröße von Weibchen und Arbeiter bei den unabhängigen und parasitischen Arten. Im allgemeinen besitzen die unabhängigen Arten die größten Weibchen, während die abhängigen durch relativ kleine Weibchen ausgezeichnet sind. Dieser Unterschied rührt daher, daß das unabhängige Weibchen, das viele Monate hindurch von den Reserven seines eigenen Körpers zehren muß, um sich und seine Brut zu erhalten, auch einen großen Körper nötig hat, in dem diese Nahrungsreserven in Gestalt des Fettkörpers und der Flugmuskulatur aufgestapelt sind.

Das abhängige Weibchen dagegen, dem seine Hilfsameisen die Nahrung herbeischaffen und die Brutpflege abnehmen, braucht diese Nahrungsreserven nicht in dem Maße und kann sich daher mit einem kleineren Körper begnügen. Es fragt sich nun, ob sich dieses Kriterium unter Umständen als Entscheidung zur Beurteilung der Koloniegründungsweise benutzen läßt, ob in Zweifelsfällen in dieser Frage die Körpergröße der Weibchen den Ausschlag geben darf.

Um dies beurteilen zu können, habe ich eine Reihe von Messungen gemacht und außerdem für die *Camponotinen* und einige besonders interessante *Myrmicinen* vergleichende Zeichnungen angefertigt. Die Messungen sind in Tabelle 2 niedergelegt. Diese enthält zunächst die absolute Körpergröße des Arbeiters und des Weibchens der betreffenden Art in Millimeter. Aus diesen beiden Größen wurde ein Index  $v$  in der Weise errechnet, daß die Körpergröße des Weibchens durch die des Arbeiters dividiert wurde.  $v$  gibt demnach die relative Körpergröße des Weibchens an und besagt mit anderen Worten wievielfach das Weib-

Tabelle I.

	Hochzeitsflug	Koloniegründung	Bemerkungen: Charakter der Kolonie
<b>1. Ponerini</b>			
<i>Ponera contracta</i> LATR. . . . .	August—September	unbekannt	selbständig
<b>2. Myrmecini</b>			
<i>Myrmecina graminicola</i> LATR.	August—September	vermutlich unabhängig	„
<i>Formicozenus nitidulus</i> NYL.	Juli	unbekannt	<i>Xenobiose</i> (Gastameise)
<i>Solenopsis fugax</i> LATR. . . . .	September—Oktober	„	<i>Lestobiose</i> (Diebsameise)
<i>Stenamamma westwoodi</i> WESTW.	—	„	—
<i>Myrmica rubida</i> LATR. . . . .	Mai—September	<i>unabhängig</i>	selbständig
<i>Myrmica rubra</i> L. . . . .	Juli—Oktober	„	„
<i>Myrmica scabrinodis</i> NYL. . . . .	Mai—September	„	„
<i>Myrmica sulcinodis</i> NYL. . . . .	Juli—August	nicht bekannt jedoch sicherlich unabhängig	„
<i>Leptothorax acervorum</i> F. . . . .	Sommer—Spätherbst	vermutlich abhängig, Adoption	—
<i>Leptothorax tuborum</i> F. . . . .	Sommer—Spätherbst	<i>unabhängig</i>	selbständig
<i>Harpagoxenus sublaevis</i> NYL.	Mitte Juli	abhängig, Nesterobring von <i>Leptothorax</i>	obligatorische Dulosis
<i>Tetramorium caespitum</i> L. . . . .	Juni—August	<i>unabhängig</i>	selbständig
<i>Strongylognathus testaceus</i> SCHENCK . . . . .	Juli—August	abhängig, Allianz mit <i>Tetramorium caespitum</i> ♀	Allianzkolonie
<i>Anergates atratulus</i> SCHENCK	Juni—Juli	abhängig, Adoption bei <i>Tetramorium caespitum</i>	permanenten Sozialparasitismus

Tabelle 1 (Fortsetzung).

	Hochzeitsflug	Koloniegründung	Bemerkungen: Charakter der Kolonie
<b>3. Dolichoderini</b>			
<i>Tapinoma erraticum</i> LATR. . .	Juni—Juli	vermutlich unabhängig	selbständig
<b>4. Camponotini</b>			
<i>Lasius niger</i> L. . . . .	Juli—September	<i>unabhängig</i>	„
<i>Lasius flavus</i> F. . . . .	Juli—Oktober	„	„
<i>Lasius umbratus</i> NYL. . . . .	Juli—Oktober	<i>abhängig</i> , Adoption bei <i>Lasius niger</i>	wahrscheinlich temporärer Sozialparasitismus
<i>Lasius fuliginosus</i> LATR. . . . .	Juni—Juli	<i>abhängig</i> , wahrscheinlich Adoption bei <i>Lasius umbratus mixtus</i>	wahrscheinlich obligatorischer temporärer Sozialparasitismus
<i>Formica fusca</i> L. . . . .	Juli—August	<i>unabhängig</i>	selbständig
<i>Formica rufa</i> L. . . . .	im ganzen Sommer	<i>abhängig</i> , Adoption bei der eigenen Art oder <i>Formica fusca</i>	fakultativer, temporärer Sozialparasitismus
<i>Formica exsecta</i> NYL. . . . .	Juni—Juli	<i>abhängig</i> , Adoption bei <i>Formica fusca</i>	obligatorischer temporärer Sozialparasitismus
<i>Formica sanguinea</i> LATR. . . . .	Juni—August	<i>abhängig</i> , Brutraub, Adoption, Nesteroberung, Allianz, bei <i>Formica fusca</i>	fakultative Dulosis
<i>Polyergus rufescens</i> LATR. . . . .	Juli—August	<i>abhängig</i> , Adoption bei <i>Formica fusca</i>	obligatorische Dulosis
<i>Camponotus herculeanus</i> L. . . . .	Mai—Juni	<i>unabhängig</i>	selbständig

chen größer ist als der Arbeiter. Damit ist zwar das Volumen, auf das es eigentlich ankäme, nicht erfaßt, aber zu einem ungefähren Vergleich können wir auch die Körperlänge als ausreichend ansehen. Die starke Variabilität der Größe bei den Arbeitern fast aller Arten gestattet ohnehin keine exakten Angaben.

Tabelle 2.

Art	Körperlänge		Index v	Kolonie- gründung
	♂	♀		
<b>1. Ponerini</b>				
<i>Ponera contracta</i> LATR.* <sup>1)</sup> . . . . .	3	3,8	1,3	—
<b>2. Myrmicini</b>				
<i>Myrmecina graminicola</i> LATR. . . . .	3	3,9	1,3	unabhängig?
<i>Formicoxenus nitidulus</i> NYL. . . . .	2,8	3	1,1	—
<i>Solenopsis fugax</i> LATR. . . . .	1,6	6,2	3,8	—
<i>Stenamamma westwoodi</i> WESTW.*. . . . .	3	3,3	1,1	—
<i>Myrmica rubida</i> LATR. . . . .	7,5	9,8	1,3	unabhängig
<i>Myrmica rubra</i> L. . . . .	5,3	7,2	1,4	„
<i>Myrmica scabrinodis</i> NYL. . . . .	4	5,9	1,5	„
<i>Myrmica sulcinodis</i> NYL.* . . . . .	5,5	6,8	1,2	„
<i>Leptothorax acervorum</i> F.* . . . . .	3,5	3,9	1,1	abhängig?
<i>Leptothorax tuberum</i> F.* . . . . .	2,7	3,5	1,3	unabhängig
<i>Harpagoxenus sublaevis</i> NYL. . . . .	4,5	—	—	abhängig
<i>Tetramorium caespitum</i> L. . . . .	3	7,4	2,5	unabhängig
<i>Strongylognathus testaceus</i> SCHENCK . . . . .	2	4,1	2	abhängig
<i>Anergates atratulus</i> SCHENCK . . . . .	—	2,6	—	„
<b>3. Dolichoderini</b>				
<i>Tapinoma erraticum</i> LATR.* . . . . .	3	4,8	1,6	unabhängig?
<b>4. Camponotini</b>				
<i>Lasius niger</i> L. . . . .	4,7	10,8	2,3	unabhängig
<i>Lasius flavus</i> F. . . . .	3	9	3	„
<i>Lasius umbratus</i> NYL. . . . .	4,4	6,5	1,5	abhängig
<i>Lasius fuliginosus</i> LATR. . . . .	4,7	6,5	1,4	„
<i>Formica fusca</i> L. . . . .	5,7	9,8	1,7	unabhängig
<i>Formica rufa</i> L. . . . .	8,9	11,5	1,3	abhängig
<i>Formica exsecta</i> NYL. . . . .	6,6	8,2	1,2	„
<i>Formica sanguinea</i> LATR. . . . .	8	12	1,5	„
<i>Polyergus rufescens</i> LATR. . . . .	6,6	9,3	1,4	„
<i>Camponotus herculeanus</i> L. . . . .	11,5	17,4	1,5	unabhängig

Die Zeichnungen wurden sämtlich mit dem Zeichenapparat nach den Tieren selbst hergestellt. Die Vergrößerung wurde so gewählt, daß die Arbeiter sämtlicher Arten in der gleichen Größe zur Abbildung ge-

<sup>1)</sup> Bei den mit Sternchen bezeichneten Arten sind die Maße der Literatur entnommen, bei allen übrigen beruhen sie auf eigenen Messungen.

langten. In derselben Vergrößerung ist rechts von dem Arbeiter das Weibchen, links eine Strecke von 2 mm Länge dargestellt worden, so daß es möglich ist sowohl die Größe der Weibchen direkt miteinander zu vergleichen, als auch die absolute Größe an dem Maßstab abzulesen. Wo irgend möglich habe ich Arbeiter und Weibchen aus der gleichen Kolonie abgebildet. Bei diesen Arten ist der Name durch ein Sternchen bezeichnet.

Vergleichen wir nun die Zahlen der Tabelle und die Abbildungen miteinander, so kommen wir zu dem Ergebnis, daß eine große Zahl von unabhängigen Ameisen kleine Weibchen besitzt, denen man es auf den ersten Blick durchaus nicht ansieht, daß sie ihre Kolonien unabhängig gründen können. Hierher gehört vor allem die Gattung *Myrmica*, bei der die Weibchen unserer einheimischen Arten alle nicht mehr als die Hälfte größer als die Arbeiter sind, während andere Arten mit abhängiger Koloniegründung, wie z. B. die abhängigen Weibchen der Gattung *Formica*, auch nicht kleiner sind. Würde man an die relative Größe eines *F. sanguinea*-Weibchens und eines Weibchens von *M. sulcinodis* oder *L. tuberum* einander gegenüberstellen, so müßte man sogar

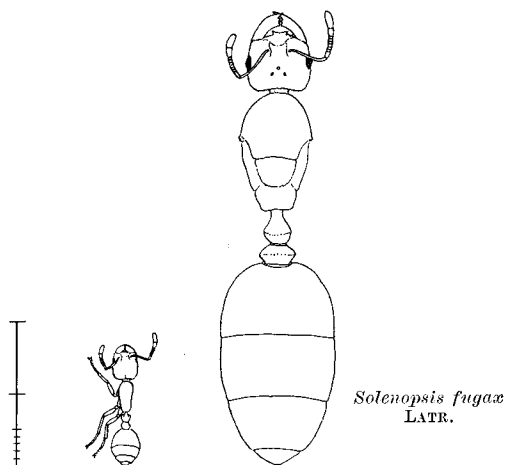


Abb. 13. Arbeiter und Weibchen der Diebsameise, *Solenopsis fugax* LATR. Art der Darstellung s. Abb. 10.

zu dem umgekehrten Schluß kommen, daß nämlich letztere ihre Kolonien abhängig, das *Sanguinea*-Weibchen dagegen unabhängig gründet.

Anders ist es jedoch, wenn wir Angehörige derselben oder doch nahe verwandter Gattungen, bei denen die beiden Arten der Koloniegründung vorkommen, miteinander vergleichen. Ein besonders interessantes Beispiel hierfür bildet die Gattung *Lasius* (Abb. 10). Während *L. niger* und *flavus* ihre Kolonien unabhängig gründen, wissen wir von *L. umbratus* und *fuliginosus* mit ziemlicher Bestimmtheit, daß sie dazu nicht mehr imstande sind. Der Unterschied in der Größe der Weibchen ist geradezu auffallend. Auch in der Gattung *Formica* besitzt *fusca* als die einzige Art mit unabhängiger Koloniegründung das größte Weibchen (Abb. 11). Bei den nahe verwandten Gattungen *Tetramorium* und *Strongylognathus* (Abb. 12) sehen wir bei der zur selbständigen Kolonie-

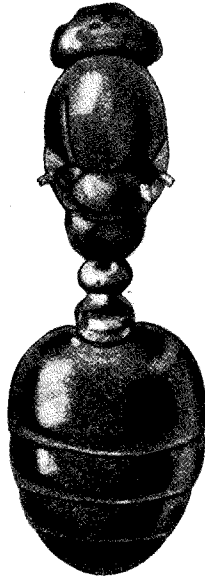
gründung fähigen Wirtsameise ebenfalls das beträchtlich größere Weibchen. Diese Beispiele zeigen also, daß in all den Fällen, wo bei nahe verwandten oder gar der gleichen Gattung die Größe der Weibchen sehr verschieden ist, die Arten mit großen Weibchen mit großer Wahrscheinlichkeit als unabhängige, die mit kleinen Weibchen als abhängige Koloniegründer zu betrachten sind.

Unter den einheimischen Ameisen besitzt die Diebsameise, *Solenopsis fugax* LATR. (Abb. 13), die weitaus größten Weibchen, die fast viermal größer als die Arbeiter sind und damit alle anderen Arten unserer Fauna übertreffen. Soviel mir bekannt ist, wissen wir über die Koloniegründung

der Diebsameise noch nichts, und es erhebt sich die Frage, ob wir aus der gewaltigen Größe der Weibchen auf eine unabhängige Gründungsweise schließen dürfen. Die Biologie der Diebsameise ermahnt uns bei der Beantwortung dieser Frage jedoch zur Vorsicht. Bei der tropischen, in Termitennestern lebenden Gattung *Carebara* liegen ähnliche Verhältnisse vor. Hier ist das Mißverhältnis zwischen der Körpergröße von Weibchen und Arbeiter noch viel größer (Abb. 14), in dem Körper eines einzigen Weibchens finden bequem mehrere Tausend der winzig kleinen, blinden Arbeiter Platz. Trotzdem haben wir allen Grund zu der Annahme, daß diese Riesenweibchen ihre Kolonien nicht selbständig gründen. Die Arbeiter beißen sich nämlich an den Tarsen und Beinen der Weibchen fest und werden von ihnen mit auf



♂



♀

Abb. 14. Arbeiter und Weibchen von *Carebara vidua* im gleichen Größenverhältnis dargestellt. (Nach FOREL, umgezeichnet.)

den Hochzeitsflug genommen (WHEELER 1924). Nach vollzogener Begattung sind sie es wahrscheinlich, die als Hilfsameisen bei der Koloniegründung tätig sind.

Wie haben wir uns aber dann die gewaltige Größe der Weibchen zu erklären? Bekanntlich gibt es eine Reihe von Ameisenarten, Angehörige der Gattungen *Camponotus*, *Atta*, *Anomma* usw. mit unvollständigem Polymorphismus der Arbeiterkaste, d. h. wir finden alle Übergänge von den größten (*Maximae operariae*) bis zu den kleinsten Arbeitern (*Minimae operariae*) vertreten, ohne daß sich eine scharfe Grenze zwischen den einzelnen Formen ziehen ließe. Wenn nun bei



dieser Reihe nur die größten und kleinsten Arbeiter erhalten bleiben, indem alle Zwischenformen aussterben, so haben wir den kompletten Dimorphismus vor uns, der durch das Auftreten der Soldaten (*Militariae*), wie jetzt die größten Arbeiter genannt werden, charakterisiert ist. Die kleinsten Formen bezeichnet man in diesem Falle kurzweg als Arbeiter (*Pheidole* usw.). Wenn nun bei gewissen Arten durch eine parasitische oder halbparasitische Lebensweise die Soldatenkaste überflüssig geworden ist und ausstirbt, so bleiben nur mehr die kleinsten Arbeiter erhalten und wir kommen dann zu Verhältnissen wie bei *Solenopsis* und *Carebara*. Gehen wir noch einen Schritt weiter und denken uns bei extrem parasitischen Formen auch diese kleinen Arbeiter noch verschwunden, so erhalten wir die degenerierten, arbeiterlosen Sozialparasiten wie *Anergates*, *Wheeleriella* und andere.

Die Größe der Weibchen von *Solenopsis* berechtigt uns demnach durchaus nicht zur Annahme einer unabhängigen Koloniegründung, im Gegenteil scheint es nach dem Genannten sogar wahrscheinlicher, daß die Diebsameise eine Form mit abhängiger Koloniegründung ist. Es mag daraus hervor-

gehen, wie vorsichtig man sein und wie sehr man allen Nebenumständen Rechnung tragen muß, wenn man von der Körpergröße der Weibchen einen Rückschluß auf die Koloniegründungsweise ziehen will.

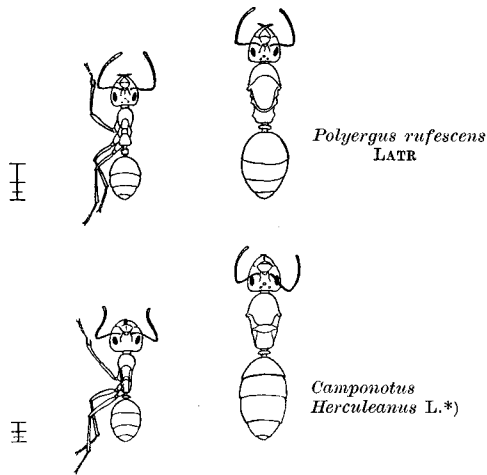


Abb. 15. Arbeiter und Weibchen der Amazone, *Polyergus rufescens* LATR. und *Camponotus herculeanus* L. Art der Darstellung s. Abb. 10.

### Zusammenfassung.

Die hauptsächlichsten Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung seien im Folgenden nochmals kurz zusammengefaßt.

1. Die unabhängige Koloniegründung der Ameisen läßt sich in drei Gruppen teilen:

I. Das Erscheinen des ersten Arbeiters erfolgt im Jahre des Hochzeitsfluges.

II. Die Königin überwintert mit ihrer Brut, der erste Arbeiter erscheint im Jahre nach dem Hochzeitsflug.

- III. Die Königin überwintert allein, Eiablage und Erscheinen des ersten Arbeiters erfolgen im Jahre nach dem Hochzeitsflug.
2. Die Koloniegründung von *Myrmica rubida* LATR. ist eine unabhängige und wird wahrscheinlich im Jahre des Hochzeitsfluges beendet (Gruppe I).
  3. Die Königin von *Camponotus ligniperdus* LATR. überwintert in der Regel mit ihrer Brut (Gruppe II), der erste Arbeiter erscheint im Jahre nach dem Hochzeitsflug. Die Eiablage erfolgt unmittelbar nach dem Hochzeitsflug, die Zahl der Eier beträgt 12—20.
  4. Die *Camponotus*-Königin kann die Entwicklung ihrer Brut — wahrscheinlich durch die Menge der verabreichten Nahrung — nach Belieben regulieren. Die Larven werden nach der Überwinterung eine nach der anderen zur Entwicklung gebracht.
  5. Die Weibchen von *Formica rufa* L. haben mit der abhängigen Koloniegründungsweise den Grabinstinkt verloren. Sie haben nach dem Hochzeitsflug nur etwa 14 Tage Zeit, um sich Hilfsameisen für die Koloniegründung zu verschaffen.
  6. Die Königin von *Formica sanguinea* LATR. kann sich außer durch Puppenraub, Adoption oder Allianz auch durch Nesterobertung einer Hilfsameisenkolonie die nötigen Hilfskräfte zur Koloniegründung verschaffen.
  7. Die *Sanguinea*-Königin verfolgt bei ihren Angriffen auf das Hilfsameisennest eine ganz bestimmte und sehr zweckmäßige Taktik.
  8. Als Überreste einer früheren unabhängigen Koloniegründungsweise ist es zu betrachten, daß die *Sanguinea*-Königin sich nach der Nesterobertung von der Außenwelt trotz des Vorhandenseins von Hilfsameisen abschließt, und daß sie nur eine beschränkte Anzahl von Eiern auf einmal ablegt, um dann für längere Zeit mit der Eiablage aufzuhören.
  9. Meine Beobachtungen bestätigen die Annahme, daß *Formica sanguinea* LATR. ihre Kolonien für gewöhnlich als primäre Raubkolonien gründet und sind damit eine Stütze für die Anschauung, daß die Dulosis sich phylogenetisch unabhängig vom Sozialparasitismus entwickelt hat.
  10. Die relative Körpergröße der Weibchen läßt sich nicht ohne weiteres als Kriterium für die Koloniegründungsweise verwerten, nur bei Angehörigen derselben oder nahe verwandter Gattungen kann unter Umständen die Größe der Weibchen in Zweifelsfällen den Ausschlag geben, ob abhängige oder unabhängige Koloniegründung vorliegt.

## Literaturverzeichnis.

- Berlese, A.:** Gli insetti. 2, 843: Fondazione del Formicaio. Mailand 1923. — **Blochmann, F.:** Über die Gründung neuer Nester bei *Camponotus ligniperdus* Latr. und anderen einheimischen Ameisen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 41, 719—27. 1885. — **Brun, R.:** Weitere Beiträge zur Frage der Koloniegründung bei den Ameisen. Biol. Zentralbl. 32. 1912. — **Buttel-Reepen, H. v.:** Soziologisches und Biologisches vom Ameisen- und Bienenstaat. Wie entsteht eine Ameisenkolonie? Arch. f. Rassen- u. Gesellschaftsbiol. 2, 1—16. 1905. — **Crawley, W. C.:** Summary of experiments with fertile females of several species of ants. Entomol. record 22. 1910. — Ders. u. **Donisthorpe:** The founding of Colonies by Queen Ants. (Zusammenfassende Übersicht.) Transact. of the second entomol. congress 1912. — **Donisthorpe, H.:** On the founding of nests by ants. Entomol. record 1910. — Ders.: Further Observations on temporary social parasitism and slavery in ants. Transact. of the entomol. soc., London 1911. — Ders.: On some remarkable association between ants of different species. London 1912. — **Eidmann, H.:** Die Beobachtung von Ameisen in künstlichen Nestern. Natur Jg. 15. 1924. — Ders.: Die Koloniegründung der Ameisen. Sitzungsber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol. in München Jg. 36. 1925. — **Emery, C.:** Sur l'origine des fourmières. Cpt. rend. 6. congr. internat. zool., Berne 1904. — Ders.: Inforno all' origine delle Formiche dulotiche, parassiche e myrmecophile. Academia d. Scienze d. Istituto di Bologna 1908. — Ders.: Über den Ursprung der dulotischen, parasitischen und myrmekophilen Ameisen. Biol. Zentralbl. 29. 1909. — Ders.: Osservazioni in formica artificiali su *Formica fusca glebaria* Nyl. e *Tetramorium caespitum* L. Rendiconto delle sessioni della Reale accad. delle scienze dell'istit. di Bologna 1922—23. — **Escherich, K.:** Die Ameise. Schilderung ihrer Lebensweise. 2. Aufl. Braunschweig 1917. — **Forel, A.:** Les fourmis de la Suisse. Genf 1874. — Ders.: Quatre notices myrmécologiques. Ann. de la soc. entomol. belgeque 46, 180—82. 1902. — Ders.: Le monde social des fourmis. Genf 1923. — **Gallardo, A.:** De como se fundan los nuevos hormigueros de hormiga negra. Rev. jardin zool., Buen. Ayres 3, 212—216. 1907. — **Goeldi, E.:** Beobachtungen über die erste Anlage einer neuen Kolonie von *Atta cephalotes*. Cpt. rend. des séances du 6. congrès internat. de zool. Genf 1905. — **Goetsch, W.:** Tierkonstruktionen; neue Ergebnisse der experimentellen Zoologie. München 1924. — **Gould, W.:** An account of English Ants. London 1747. — **Huber, J.:** Über die Koloniegründung bei *Atta sexdens*. Biol. Zentralbl. 25. 1905. — **Huber, P.:** Recherches sur les moeurs des Fourmis indigènes 111—113. Paris u. Genf 1810. — **v. Ihering, R.:** Zur Frage nach dem Ursprung der Staatenbildung bei den sozialen Hymenopteren. Zool. Anz. 27. 1903. — **Janet, Ch.:** Observations sur les fourmis. Note 24, p. 33: Fondation de colonies nouvelles. Limoges 1904. — Ders.: Anatomie du corselet et histolyse des muscles vibrateurs, après le vol nuptial, chez la reine de la fourmie (*Lasius niger*). Études sur les fourmis, note 26. Limoges 1907. — **Lepelletier de St. Fargeau:** Histoire naturelle des hyménoptères 1. — **Linnaeus, G.:** Proc. of the acad. of natural sciences of Philadelphia 1866. 323 u. 324. — Ders.: Agricult. ant. Americ. naturalist 7, 514—515. 1874. — **Lubbock, J.:** Observations on ants, bees and wasps. Part V. Ants. Journ. of the Linnean soc. 14, 265—290. 1879. — **Mc Cook:** The natural history of the agricultural ant from Texas. Philadelphia 1879. 146 ff. — Ders.: How a Carpenter ant founds a colony. Proc. of the acad. of natural sciences of Philadelphia 303—307. Ann. mag. nat. hist. 13, 419. 1883. — **Mayr:** Das Leben und Wirken unserer einheimischen Ameisen. Wien 1864. — **Meyer, E.:** Beobachtungen und Versuche an paläarktischen Honigameisen. Biol. Zentralbl. 43. 1923. — **Mrazek, A.:** Gründung neuer Kolonien bei *Lasius niger*. Zeitschr. f. wiss. In-

sektenbiol. **2**, 109—111. 1906. — **Pricer, J. L.**: The life history of the Carpenter Ant. Biol. bull. **14**, 177—218. 1908. — **Schmitz, H.**: Über die selbständige Koloniegründung und die Folgen der künstlichen Pleometrose bei *Camponotus ligniperda* Latr. Dtsch. entomol. Nat.-Bibl. **11**. 1911. — **Southcombe, W. H.**: Formation of a new nest by *Lasius niger*. Transact. of the entomol. soc. of London **75—77**. 1907. — **Viehmeyer, H.**: Beiträge zur Ameisenfauna des Königreichs Sachsen. Abt. Nat. Ges. Isis. Dresden 1906. — Ders.: Zur Koloniegründung der parasitischen Ameisen. Biol. Zentralbl. **28**. 1908. — Ders.: Beobachtungen und Experimente zur Koloniegründung von *Formica sanguinea*. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. (A) 1909. — Ders.: Ontogenetische und phylogenetische Betrachtungen über die parasitische Koloniegründung von *Formica sanguinea*. Biol. Zentralbl. **30**. 1910. — Ders.: Morphologie und Phylogenie von *Formica sanguinea*. Zool. Anz. **37**. 1911. — **Wasmann, E.**: Die zusammengesetzten Nester und gemischten Kolonien der Ameisen. Münster 1891. — Ders.: Ursprung und Entwicklung der Sklaverei bei den Ameisen. Biol. Zentralbl. **25**. 1905. — Ders.: Nochmals zur Frage über die temporär gemischten Kolonien und den Ursprung der Sklaverei bei den Ameisen. Ebenda **25**. 1905. — Ders.: Weitere Beiträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen. Ebenda 1908. 354 u. 434. — Ders.: Zur Kenntnis der Ameisen und Ameisengäste von Luxemburg. III. Teil. 168. Beitrag zur Kenntnis der Myrmecophilen. Arch. trimestr. de l'inst. roy. Grand-Ducal **4**, fasc. 3 et 4. 1909. — Ders.: Über den Ursprung des sozialen Parasitismus, der Sklaverei und der Myrmecophilie bei den Ameisen. Biol. Zentralbl. **29**. 1909. — Ders.: Nachträge zum sozialen Parasitismus und der Sklaverei bei den Ameisen. Ebenda **30**. 1910. — Ders.: Das Gesellschaftsleben der Ameisen. Münster 1915. — **Wheeler, W. M.**: The compound and mixed nests of American ants. Americ. naturalist **35**. 1901. — Ders.: A new type of social parasitism among ants. Bull. of the Americ. mus. of nat. hist. **20**. 1904. — Ders.: An interpretation of the slavemaking instincts in ants. Ebenda **21**. 1905. — Ders.: Some remarks on temporary social parasitism and the phylogenie of slavery among ants. Biol. Zentralbl. **25**. 1905. — Ders.: On the founding of colonies by queen-ants, with special reference to the parasitic and slave-making species. Ebenda **22**, 33—105. 1905. — Ders.: Ants, their structure, development and behaviour. New York 1910. 184. — Ders.: Social life among the insects. Scientific monthly **15** u. **16**. 1922.