

- v. Heinrich. Mischinfektionen und Latenzerscheinungen der Malaria. W. kl. W. Nr. 42, 1917.
- Jahresberichte des Physikalischen Vereins zu Frankfurt a. M. für die Rechnungsjahre 1907—1916. Frankfurt a. M. 1909—1917.
- Jastrowitz, H. Zur Biologie des Tertianafiebers. D. m. W. Nr. 43, 1917.
- Kirschbaum. Zur Epidemiologie der Malaria. M. m. W. Nr. 43, 1917, Feldärztliche Beilage.
- Kißkalt, K. Über Malariarezidive. D. m. W. Nr. 1, 1918.
- Kolle, W. und Hetsch, H. Die experimentelle Bakteriologie und die Infektionskrankheiten. 3. Aufl., Berlin und Wien 1911.
- Külz, L. Kriegsmalaria. M. m. W. Nr. 4, 1917.
- Lenz, F. Malaria in malariefreier Gegend. M. m. W. Nr. 12, 1917.  
— Erwidernngen auf die Bemerkungen von Prof. Mühlens. M. m. W. Nr. 25, 1917.
- Linke, F. Berichte des meteorologisch-geophysikalischen Instituts zu Frankfurt a. M. und seines Taunusobservatoriums. Nr. 2, 1914/15, Braunschweig 1916.
- Mühlens. Beobachtungen über Malaria in malariefreier Gegend. Bemerkungen zu Lenz, d. M. m. W. Nr. 12. M. m. W. Nr. 25, 1917.
- Olp. Über Moskiten im Tübinger Bezirk. Ref. M. m. W., 1917.  
— Richtlinien zur Malariabehandlung und Malariavorbeugung.
- Schilling, C. Malaria und Selbstbeobachtung. D. m. W. Nr. 45, 1917.
- Silatschek, K. und Falta, K. Über Neosalvarsan und intravenöse Chininbehandlung der chronischen Malaria. M. m. W. Nr. 3, 1917.
- Thaller, L. v. Draga. Die experimentelle Aktivierung latenter Malaria. W. kl. W. Nr. 4, 1917.
- Werber, H. Die Malaria im Osten und ihre Beeinflussung durch die Besonderheiten des Krieges nebst Bemerkungen über die Anophelenbiologie und Malariatherapie. M. m. W. Nr. 42, 1917.
- Ziegler, I. und König, W. Das Klima von Frankfurt a. M. Frankfurt 1898 (mit Nachtrag 1901).
- Ziegler, K. Experimentelle und klinische Untersuchungen über die Histogenese der myeloiden Leukämie. Jena 1906.
- Ziemann. Die Malaria. Fünfter Band des Handbuches der Tropenkrankheiten. Herausgegeben von C. Mense, 2. Aufl., Leipzig 1917.

## Formicoxenus nitidulus Nyl.

### I. Beitrag.

Von Robert Stumper, cand. ing. chem., Luxemburg (z. Zt. Genf).

### Literatur.

1. G. Adlerz. Myrmecol. Studier I. Kongl. Vetenskap. Akad. Förhandlingar. Stockholm 1884.
2. A. Forel. Les Fourmis de la Suisse 1872, p. 352 ff.
3. id. Études myrmécologiques en 1886. Bull. soc. Vand. d. Sciences nat. p. 131 ff.
4. Charles Janet. Rapports des animaux myrmécophiles avec les fourmis, 1897, p. 54—56.
5. E. Wasmann. Gesammelte Beiträge in „Gesellschaftsleben der Ameisen“, 1915: (1891—1915).
6. W. M. Wheeler. Ants 1910 (Chapter XIII: Compound Nests). Weitere Literaturangaben im Text.

Die Lebensweise von *Formicoxenus nitidulus* ist größtenteils noch in tiefstes Dunkel gehüllt. Diese Ameise verbirgt ihre Gewohnheiten eifersüchtig im Innern der großen Haufen von *Formica rufa* L. und *Formica pratensis* de Geer. Dazu kommt ihre sporadische Verbreitung, so daß man versteht, daß selbst Forscher wie Forel, Adlerz u. a. m. nur Streiflichter in dieses Dunkel zu werfen vermochten. So schreibt denn auch Forel im Jahre 1915 von dieser Ameise: „Sitten noch wenig bekannt<sup>1)</sup>.“ Über sie wissen wir bis jetzt sehr wenig: einige Tatsachen über das Vorkommen und über die Beziehungen zur Wirtsart. Über die Nahrung dieser interessanten Gastameise sowie über die intimere Natur des Gastverhältnisses sind wir jedoch vollkommen im Unklaren. Daher dürften einige Beobachtungen und Versuche, die ich über diese Ameise zu machen das Glück hatte und die neues Tatsachenmaterial bringen, sowie altes ergänzen resp. bestätigen, nicht ohne Interesse sein. Über den springenden Punkt: das Zusammenleben so verschiedener Arten konnte ich leider nur unvollständige Untersuchungen anstellen, so daß ich bis auf weiteres von diesem wichtigen Kapitel Abstand nehmen und mich auf anderes Material wie Nestbau, Nahrung u. s. w. beschränken muß. Diese Zeilen bilden also eigentlich ein Prodom, dem weitere Arbeiten folgen sollen.

### I. Kurzes Lebensbild.

An Stelle einer langatmigen historischen Einleitung will ich die bisher bekannten Tatsachen summarisch darstellen und verweise auf die oben angegebene Literatur.

Die „glänzende Gastameise“ war früher irrtümlicherweise unter dem Namen *Stenamamma Westwoodi* Westw. in der myrmekologischen Literatur bekannt. *Stenamamma* ist nur ein zufälliger Einmieter bei fremden Ameisenarten. André und Adlerz klärten die Verhältnisse und begründeten den Namen *Formicoxenus nitidulus* für die kleine Myrmicide, die gesetzmäßig bei *Formica rufa* und *pratensis* lebt<sup>2)</sup>. Das Verbreitungsgebiet dieser Gastameise erstreckt sich über Nord- und Mitteleuropa, so wurde sie gefunden in Schweden (Lit. I.), in Holland, Luxemburg, Rheinprovinz, Tirol (Lit. V), in der Schweiz (Lit. II und III), in Frankreich (Lit. IV) und a. a. O. Jedoch ist die Verbreitung keine einheitliche, sondern vielmehr eine lückenhafte, diskontinuierliche. Ein besonderes morphologisches Merkmal dieser Gattung ist das ergatoide Männchen (siehe weiter unten!).

1) A. Forel. Die Ameisen der Schweiz. Bestimmungsschlüssel. Beil. d. Mitt. d. Schweizer Ent. Gesellsch. 1915, p. 18.

2) Wasmann fand sie einmal bei *F. truncicola* (in Luxemburg). Lit. V, p. 257.

Die Haufen der großen Wald- resp. Wiesenameisen bieten den kleinen Inquilinen schätzenswerte Vorteile wie Schutz, Unterschlupf, Wärme u. s. w., so daß wir uns das Vorkommen daselbst leicht final erklären können. Die natürliche, primäre Ursache dieses Kommensalismus ist einstweilen noch in hypothetisches Dunkel gehüllt. Die Beziehungen zur Wirtsameise sind völlig indifferent; *Formicoxenus* wird einfach von dieser ignoriert. Ausnahmsweise kommt es wohl zu minder friedlichen Zusammenstößen, die jedoch sofort beendet sind, da die Gastameise bei der geringsten Berührung mit Fremdlingen zu dem bekannten Verteidigungsmittel „Sichtotstellen“ greift. Hauptcharakterzüge von *Formicoxenus* sind Schnelligkeit und Behendigkeit. Rastlos, die Antennen in steter zitternder Bewegung, durch-eilen sie — Männchen, Arbeiter wie Weibchen — die Gänge der Wirtswohnung. Ihre Nester bauen sie in die Säulen und Wandungen des Wirtshaufens; es sind kleine, napfförmige, aus feinem Material gebaute Höhlungen, die Wasmann mit Vogelnestern in Miniatur vergleicht. Dieser Forscher fand einmal eine kleine Kolonie in dem leeren Larvengehäuse von *Cetonia floricola*. Adlerz traf Nestkammern von *Formicoxenus* in den Spalten eines morschen Eichenstammes an, der einem *rufa*-Bau als Unterlage diente. Bei Nestwechsel begleitet die Gastameise — gleich andern Synoeken wie *Stenus*-, *Thiasophila*-Arten — ihren Wirt zur neuen Wohnung. Zur Paarungszeit sieht man häufig Kopulationsversuche der ergatoiden Männchen, die sich dabei krampfhaft an das Weibchen anklammern. Sie umfassen das Stielchen der Trägerin mit ihren Mandibeln und lassen sich so, halb reitend, ins Schlepptau nehmen (Lit. I, V, VI).

Was die natürliche Nahrung der Gastameisen ist, war bis jetzt unbekannt. Jedenfalls lassen sie sich nicht — wie *Leptothorax Emersoni* Wheel. von *Myrmica brevinodis* — von den Wirtsameisen füttern. Forel gab ihnen zerquetschte Larven, die sie kaum anrührten, während sie verdünntes Zuckerwasser, das Wasmann ihnen reichte, gleich andern Ameisen, aufleckten.

Die Lebensbeziehungen dieses interessanten Xenobionten stehen ziemlich isoliert im Ameisenreiche da. Wir kennen einige analoge Fälle, die jedoch größtenteils noch unerforscht sind. Die Literatur<sup>3)</sup> berichtet über folgende myrmekophile Ameisen:

<i>Formicoxenus nitidulus</i> Nyl. bei <i>Formica rufa</i> u. <i>pratensis</i>	Europa,
<i>Formicoxenus corsicus</i> Em. „ ? ?	Corsica,
<i>Formicoxenus Rarouxi</i> And. „ <i>Leptothorax unifasciatus</i>	Frankreich,

3) Lit. V, S. 339ff. und Lit. VI, S. 430ff. Siehe auch Escherich, Die Ameise II. Aufl.

(?) <i>Phacota Siceli</i> Rog.	bei ??	Spanien,
(?) <i>Phacota Nonacheri</i> Em.	„ <i>Monomorium subnitidum</i>	Algerien,
<i>Sifolina Lamae</i> Em.	„ ??	Italien,
<i>Myrmica myrmoxena</i> For.	„ <i>Myrmica lerinodis</i>	Schweiz,
<i>Symmyrmica Chamberlini</i> Wheel.	bei <i>Myrmica mulica</i>	N.-Amerika,
<i>Leptothorax Emersoni</i> Wheel.	bei <i>Myrmica brevinodis</i> v. <i>canadensis</i>	N.-Amerika,
<i>Leptothorax glacialis</i> Wheel.	bei <i>Myrmica brevinodis</i> v. <i>alpina</i>	N.-Amerika.

*Symmyrmica chamberlini* nähert sich morphologisch und biologisch der „glänzenden Gastameise“. *Leptothorax Emersoni* und *glacialis* bilden Übergangsformen zu den echten Gästen (Symphilen). Über die Lebensweise der anderen angeführten Arten sind wir noch im Unklaren, ein hübsches Feld für weitere Forschungen!

Es stellt sich hier die Frage: welches sind die Unterscheidungsmerkmale der myrmekophilen Ameisen von den parasitischen und dulotischen?

Diese drei Kategorien reihen sich in die soziale Symbiose (oder Myrmekophilie im weiteren Sinne) Wasmann's ein, sie bieten jedoch eine Reihe von Übergangsformen, so daß eine scharfe Trennung sehr schwierig ist. Die Natur läßt sich eben einmal nicht schablonenartig zergliedern. Die parasitischen und dulotischen Ameisen sind nach Wasmann, Emery und Wheeler alle jene, die entweder temporär oder permanent in gemischten Kolonien leben, wobei nur die dulotischen ihre Hilfsameisen durch Puppenraub gewinnen. Zur besseren Unterscheidung zwischen diesen Ameisen und den myrmekophilen Arten müssen wir etwas weiter zurückgreifen. Forel (Lit. II) gruppierte die Symbiose zwischen Ameisen in zusammengesetzte Nester und gemischte Kolonien, wobei in dem ersten Falle die fremden Arten nur benachbart sind und in dem andern die Komponenten sich zu gemeinsamer Kolonie mischen. So fallen die myrmekophilen Ameisen in die erste Gruppe. Da neuerdings Wheeler gezeigt hat, daß zwischen beiden Kategorien Übergänge vorkommen und zwar *Leptothorax Emersoni* und *L. glacialis*, so verliert diese Einteilung ihren Wert und man ist geneigt nach andern Unterscheidungsmerkmalen zu fahnden. Wasmann<sup>4)</sup> nimmt hierzu zu der Art der Koloniegründung Zuflucht. Weibchen mit abhängiger Koloniegründung sind als parasitisch und dulotisch zu bezeichnen, je nach den biologischen Besonderheiten während der Koloniegründung; sind die

4) Wasmann, Nr. 170, S. 685 ff.

Ameisen, die mit andern Ameisen in Symbiose leben, in bezug auf ihre Koloniegründung unabhängig, so haben wir es mit myrmekophilen Arten zu tun. Ob sich nun aus dem zusammengesetzten Nest eine gemischte Kolonie bilden kann, hängt von dem Grad der Verwandtschaft der beiden Komponenten ab, da bei solcher eine nähere soziale Symbiose, eventuell sogar Erziehung der Brut der einen Ameise durch die Arbeiterinnen der anderen Art erfolgen kann. Diesem Verhältnis nähert sich die oben genannte *Leptothorax*-Art. So verstehen wir, daß möglicherweise aus einem Gastverhältnis sich allmählich permanenter sozialer Parasitismus gebildet haben kann, wie dies Wasmann an der *Leptothorax*-Gruppe näher ausgeführt hat. *Formicoxenus nitidulus* ist also ein typischer Myrmekophile und zwar speziell eine Synoeke (indifferent geduldeter Einmieter).

## II. Zur Morphologie der Gastameise.

Der typische Formiciden-Trimorphismus — in diesem Falle ist nicht der intrasexuale Polymorphismus (der Ameisen-Weibchen), sondern der intraspezifische Polymorphismus im weiteren Sinne gemeint — ist bei *Formicoxenus nitidulus* gestört und zwar durch das extrem ergatoide Männchen<sup>5)</sup> einerseits und durch die ergatogynen Übergangsformen andererseits. Wasmann kommt auf Grund seines Sammlungsmaterials zu folgenden Resultaten (L. V, p. 257): „... Die ergatoiden Männchen haben zwar gewöhnlich Ocellen, aber manchmal sind dieselben teilweise oder ganz rudimentär. Bei Linz a. Rh. fand ich im September 1893 unter den *Formicoxenus*-Männchen eines und desselben *rufa*-Haufens Exemplare mit gutentwickelten, mit rudimentären und mit ganz fehlenden Ocellen. Ferner gibt es zwischen den Weibchen und den Arbeiterinnen alle möglichen Übergänge. Neben den normalen, größeren, meist dunkler gefärbten geflügelten Weibchen (Macrogynen) finden sich in allmählichen Zwischenstufen kleinere, heller gefärbte geflügelte Weibchen (Microgynen); beide mit Ocellen. Die Microgynen, die kaum größer als die Arbeiterinnen sind, leiten zu letzteren über durch Individuen mit rudimentären Flügelansätzen (Übergänge zur Brustbildung der Arbeiterinnen) und Stirnocellen. An letztere schließen sich wiederum solche an, die vollkommen die Brustbildung der Arbeiterin haben, aber 3,2 oder 1 (häufig unsymmetrisch gestellte) Ocellen. Die normalen Arbeiterinnen endlich haben keine Ocellen.“ Ich fand diese Befunde an meinem

5) Das *Formicoxenus*-Männchen unterscheidet sich hauptsächlich vom Arbeiter durch seine 12gliedrigen, leierförmig gekrümmten Antennen (Weibchen 11 Glieder) und durch ungezähnte Mandibeln.

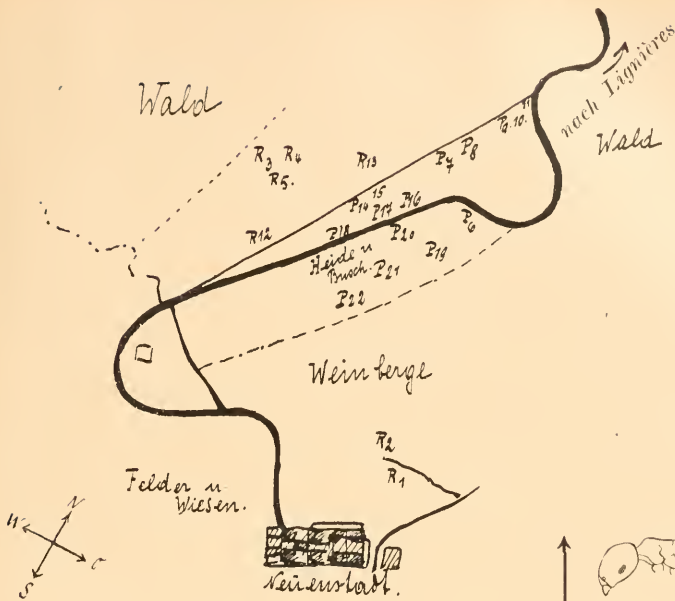


Fig. 11.



♂

Fig. 1.



♀

Fig. 2.

Fig. 1 u. 2. Fig. 1 ♂, Fig. 2 ♀ von *Formicoxenus nitidulus*. Vergr. 8 : 1. (Photogramm Wasmann.)

Fig. 3—10. Übergangsserie von ♀ zum ♀.

Fig. 11. Statistische Karte des *Formicoxenus*-Gebietes von Neuenstadt.  $P_x$  = *Pratensis*-Haufen.  $R_y$  = *Rufa*-Haufen.

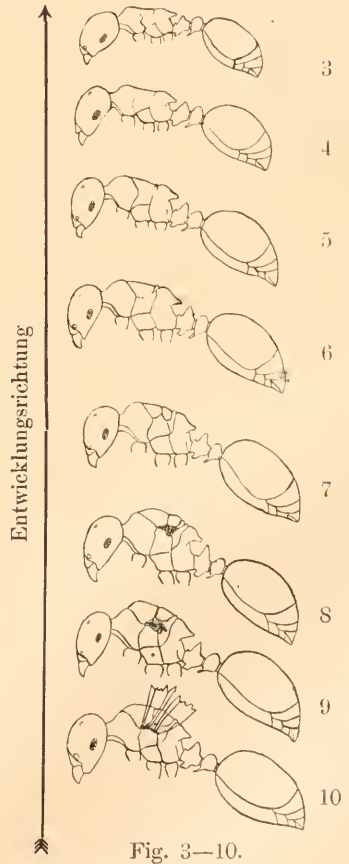


Fig. 3—10.

Neuenstädter Material bestätigt und gebe anbei diese Tatsachen zeichnerisch wieder.

Das Photogramm (Fig. 1 und 2), das ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Wasmann verdanke und wofür ich ihm meinen besten Dank ausspreche, veranschaulicht klar den Ergatomorphismus des Männchens. Fig. 1 = *Formicoxenus*-Männchen und Fig. 2 = der Arbeiter.

Fig. 3—10 stellen die polymorphen weiblichen Formen dar. Vom kleinen Arbeiter ohne Ocellen kann ich an meinem Neuenstädter Material an die 10 Zwischenstufen bis zum geflügelten normalen Weibchen unterscheiden. Als besonderes Merkmal habe ich die geringe Anzahl der kleinen Arbeiter gefunden, sodann die große Zahl der Ergatogynen-Mischformen; diese leiten, in bezug auf die Thoraxform und die Färbung, in unmerklichen Stufen zur Macrogyne über.

Fig. 3 ist der kleine, ocellenlose Arbeiter, Fig. 4, der große Arbeiter mit Stirnagen. Fig. 5—7 sind die ergatogynen Mischformen; die allmähliche Einschiebung des Scutellum und des Metanotum ist besonders hübsch zu ersehen. Fig. 8 ist die schmalrückige, mit rudimentären Flügelansätzen versehene Microgyne. Fig. 9 das normale entflügelte Weibchen und Fig. 10 die geflügelte Macrogyne. Diese atypischen Formen bilden ein ausgezeichnetes Prüffeld für unsere naturphilosophischen Spekulationen, die im Kapitel: Zur Phylogenese der Gastameise näher ausgeführt werden.

### III. Forschungsmethode.

*Formicoxenus nitidulus* ist ein häufiger Gast der zahlreichen *rufa* und *pratensis*-Kolonien, die die Südostausläufer des Berner Jura bevölkern. Ein 3 $\frac{1}{2}$ monatlicher Aufenthalt in Neuenstadt (Bieler See) gestattete mir einen tieferen Einblick in die biologischen Geheimnisse dieser interessanten Gastameise. Eine hübsche Reihe von Beobachtungen veranlaßte mich das *Formicoxenus*-Gebiet von Neuenstadt genauer zu untersuchen. Ich griff hierzu zu Wasmann's Methode der *Lomechusa*-Pseudogynen-Theorie, nämlich der kartographischen Fixierung. Beifolgende statistische Karte (Fig. 11), in welcher die betreffenden Kolonien in chronologischer Reihenfolge eingetragen wurden, erläutern die folgenden Zeilen. Was die nähere Beobachtungsmethode anbetrifft, so bevorzugte ich natürliche Funde und griff nur notgedrungen zum Experiment, wobei ich Lubbock-Nester, Gipsarena und einfache Holz- resp. Blechschachteln verwendete.

#### IV. Beobachtungen und Versuche aus dem Neuenstädter *Formicoxenus*-Bezirk.

Insgesamt wurden 22 Ameisenhaufen untersucht; und zwar erwiesen sich 19 als *Formicoxenus*-haltig und 3 als Gastameisen-frei (7, 14, 17). Es waren 15 *Pratensis*-Haufen und 7 *rufa*-Bauten; weitere nördlich und östlich gelegene Nester wurden nicht untersucht. Das Gebiet liegt auf stark unterschiedsreichem Abhänge; felsiges Geröll wechselt mit Wald und bebautem Ackerland, das wiederum an brach liegendes, mit Gestrüpp bewachsenes Wiesenland stößt; also eine Ideallandschaft für Ameisen und Ameisenliebhaber.

**Kolonie 1 und 2:** Am 17. Juli hart am Rande einer steilen Geröllhalde entdeckt. Kol. 1 ist ein großer *rufa*-Bau, mitten in *Prunus spinosa*-Gestrüpp gebaut und sehr schwer zugänglich, weshalb nicht näher untersucht. Kol. 2 dagegen, etwa 5 m von ersterer entfernt, ist eine junge Zweigkolonie von Kol. 1. Ich fand darin ein entflügeltes *Formicoxenus*-Weibchen, das vermutlich mit nach dort ausgewandert ist.

**Kolonie 3, 4 und 5:** *Rufa*-Haufen im Dickicht des Pilouvi-Waldes. Enthielten sehr wenig Gastameisen, meist Weibchen. Diese Beobachtungen hängen mit der Koloniegründung zusammen, die auf zwei Weisen erfolgen kann. Befruchtete ungeflügelte Weibchen können auf dem Luftwege zu anderen Wirtsnestern kommen und dort die Fortpflanzung besorgen. Andere geflügelte Weibchen können per pedes zu neuen Haufen gelangen und so die Verbreitung der Art vollziehen. Zieht man die obligatorische Inzucht dieser Ameisen in Betracht, nach welcher Begattungsweise, wie bei normaler Kopulation die Weibchen die Flügel abwerfen, so ist die zweite Koloniegründungsweise die wahrscheinlichere. Dies wird bestätigt durch die Tatsache, daß ich im ganzen nur vier geflügelte Weibchen fand.

**Kolonie 6:** Am 2. August 1917 am Rande der Chaussee Neuenstadt-Lignièrès entdeckt. Mittelgroßes *Pratensis*-Nest am Fuße einer jungen Kiefer. Dieses Nest bildet eine sogen. Zentralkolonie von *Formicoxenus*, die sich durch eine außergewöhnlich hohe Prozentzahl von Gastameisen von den vorigen unterscheidet. Das Zahlenverhältnis betrug 14:13; also fast so viel *Formicoxenus* wie Wirtsameisen. Eine solch hohe Anzahl fand bis jetzt nur Adlerz in Südschweden, sie realisiert sich nur in besonders günstigen Fällen, weshalb Wasmann diesen Fällen das Prädikat „sehr selten“ gibt. Beim Öffnen des Haufens liefen Tausende und Abertausende dieser kleinen, netten Ameisen mitten zwischen den Wirten umher. Sie zeigten ihre habituelle fieberhafte Hast und Behendigkeit. Drei geflügelte Weibchen waren darunter. Die Männchen, an ihren leierförmig gekrümmten



Antennen leicht erkennbar, machten zahlreiche Kopulationsversuche, wobei sie sich im blinden Eifer der sexuellen Aufregung sogar an Arbeiterinnen klammerten. Manchmal trug eine Schlepperin zwei Männchen übereinander einher. Nach etlichem Suchen fand ich die napfförmigen Nestchen in den Zwischenwänden des Wirtsnestes eingebaut. Zwei Kolonien mit Brut entdeckte ich in zwei leeren Schneckenhäuschen (*Helix nemoralis?*). Dies ist ein Analogon des Wasmann'schen *Cetonia*-Larvengehäuses.

Die Anzahl kleiner Zweigkolonien von *Formicoxenus*, von je etwa 60—100 Einwohnern ist sehr groß. Im selben Wirtshaufen findet sich also eine mehr oder minder große Anzahl von „Einzel“-wohnungen dieser Pygmäen.

Versuch 1. Etliche (ca. 20) *Formicoxenus* wurden in eine *Polyergus-Formica glebaria*-Kolonie (in einem Lubbock-Nest einquartiert) gesetzt. Sie wurden von *Polyergus* sowohl wie von *Formica glebaria* völlig ignoriert.

Versuch 2. Eine Handvoll Nestmaterial wurde in eine Schachtel geschüttelt, sie enthielt viele Gastameisen. Die *pratensis* wurden mit der Pinzette sorgfältig herausgelesen. Die *Formicoxenus* blieben wohl und munter, sie trugen ihre Brut zusammen, wobei sich auch die Weibchen aktiv beteiligten. Verschiedentlich sah ich Kopulationsversuche, wie in freier Natur. Außerdem war ich staunender Zeuge von allerliebsten Spielszenen. Etliche dieser niedlichen Ameisen balgten sich eine Zeitlang umher, eine Arbeiterin zertrte an der anderen, die sich sträubte oder sich schleppen ließ, eine andere faßte einen Arbeiter am Bein oder an den Mandibeln, sie kollerten über- und nebeneinander, bis einer der Spielgefährten davonlief um gleich wieder mit einem anderen diese possierliche Rauferei aufzunehmen. Es handelt sich hier nicht um einfache Kopulationsversuche, sondern um die bei den Ameisen vorkommenden Spiele, über die Gould, Huber, Forel und Wasmann berichten. Wir können sie als eine Regulation der Muskelenergie betrachten und möglicherweise bildet die Hitze den äußeren auslösenden Reiz. Das künstliche Nest ging mir nach 32 Tagen infolge Trockenheit zugrunde.

Versuch 3. Ich setzte einige indifferent geduldete Gäste von *Formica rufa* resp. *pratensis* (und zwar: *Thiasophila angulata*, *Notolthecta anceps* und *Leptacinus formicetorum*) zu einer Anzahl *Formicoxenus*. Sie wurden von diesen völlig ignoriert, was also diesbezügliche Beobachtungen Wasmann's bestätigt.

**Kolonie 7 und 8:** Siehe weiter unten.

**Kolonie 9, 10 und 11:** Kleine *pratensis*-Nester, enthielten sehr wenige Gastameisen, vorwiegend Weibchen und zwar Macrogyenen.

**Kolonie 13:** Isoliert gelegenes *Rufa*-Nest, ohne Gastameisen.

**Kolonie 7, 8, 14, 15, 16, 17, 18:** Sämtliche Nester befinden sich auf einem kleinen, ca. 300 m<sup>2</sup> messenden Areal; sie sind eng benachbart und sie wurden deshalb besonders gründlich untersucht. Kol. 7 ist um 2 m von Kol. 8 entfernt, Kol. 17 und 18 nur etliche Schritte von 16 und 15.

Kol. 16 bildet wiederum eine Zentralkolonie, mit annähernd dem gleichen Zahlenverhältnis wie Kol. 6 (28 : 25 *prat.* zu *Formic.*). Dieses Nest bildet einen typischen *pratensis*-Haufen, der über einen ganz durchminierten Kiefernstrunk angelegt ist. Dieser Bau wurde am 28. VIII. 17 gründlich durchsucht. Geflügelte Weibchen fehlten gänzlich, Kopulationsversuche waren wegen der fortgeschrittenen Jahreszeit seltener. Kol. 16 bot mir eine besonders günstige Gelegenheit, den Nestbau und die Verbreitung der Kolonien im Wirtsnest näher zu studieren.

Es ist notwendig hier eine kurze Darstellung der Architektur der Ameisenhaufen vorauszuschicken. Diese konischen Bauten setzen sich aus zwei Hauptteilen zusammen, dem eigentlichen Oberneste und dem tieferen Erdneste. Das Obernest bildet den allgemein bekannten „Ameisenhaufen“. Das Erdnest kann durch Steingeröll oder durchnagte Baumstrünke (Kol. 16!) ersetzt resp. ergänzt werden. Ein Vertikalschnitt durch das Obernest zeigt uns eine periphere Schicht mit den trichterförmigen Nestöffnungen. Diese Schicht besteht namentlich aus zusammengelegten Koniferennadeln. Unter dieser Nestdecke folgt eine kompaktere Schicht, die die Galerien enthält. Sie ist aus feinerem Material gebaut und mit Erdkrümchen zusammengebacken. Gegen das Zentrum hin gewinnt gröberes Baumaterial die Oberhand. Dickere und längere Zweiglein, Halme, Blattstiele u. s. w. bilden die Säulen und Wandungen der Brutkammer<sup>6)</sup>. Darunter folgt das Erdnest<sup>7)</sup>.

Die *Formicoxenus*-Nester bilden, wie schon bemerkt, kleine Höhlungen, die aus feinerem Material gebaut sind und deren Miniaturgänge frei in die Galerien des Wirtsnestes münden. Die Zahl dieser Zweignester ist verschieden und hängt von der Gesamtzahl der Gastameisen ab. In einer Scholle Nestmaterial von ca. 10 cm Durchmesser fand ich 11 solche Näpfchen, von denen einige auch

6) Siehe hierzu Forel: *Fourmis de la Suisse* p. 187ff. und die klassischen Darstellungen P. Hubers.

7) Eine an Kol. 20 vorgenommene Messung ergab folgende Resultate. Gesamthöhe vom steinigen Erdnest bis zum Gipfel des Haufens 45 cm.

Äußere periphere Deckschicht	6	cm,
mittlere feinere Galerieschicht	14—17	„ „
innere gröbere Schicht	25	„ „

Diese Maße ändern sich natürlich mit den Gesamtdimensionen (resp. Alter) des Nestes.

untereinander in Verbindung standen. Ich bemerkte nun die Gesetzmäßigkeit, daß die *Formicoxenus*-Nestchen ausschließlich in der subperipheren Schicht angelegt sind und zwar mit Vorliebe in den Flanken des Haufens. Im Erdneste fehlt *Formicoxenus* ganz.

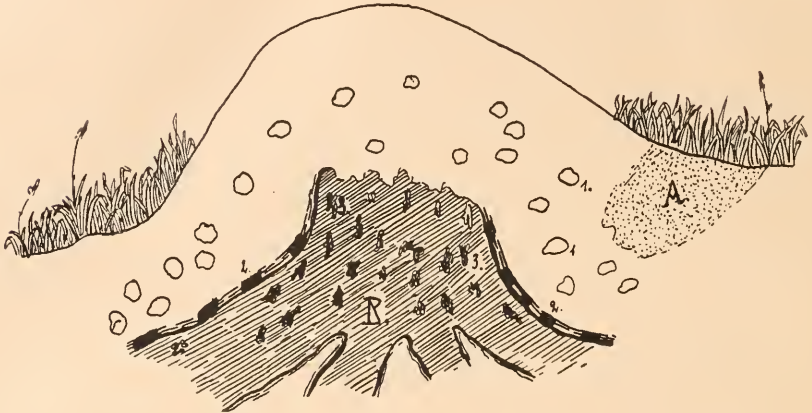


Fig. 12.

Nebensiehende Fig. 12 zeigt den halbschematischen Vertikal-schnitt durch Kol. 16. A ist der Nestbezirk einer *Solenopsis fuyax*-Kolonie. B, = Kiefernstrunk. 1 sind die napfförmigen, mit Vorliebe in der subperipheren Schicht angelegten normalen *Formicoxenus*-Nester; 2 sind Nestchen, die zwischen der Schuppenborke des Kiefernstrunkes gelegen sind, wie wir sie so häufig bei *Leptothorax acervorum* und *L. muscorum* finden; 3 endlich veranschaulichen reine Holznester, die ins Holz genagt sind. Fig. 13 zeigt einen Horizontal-Querschnitt durch ein solches Holznest. aa = die Galerien der *pratensis* im Kiefernstrunk. Man sieht die Kammern und den feinen

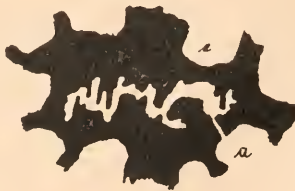


Fig. 13.

Gang, der zu einer Galerie des Wirtsnestes führt. Diese Holz- resp. Borke- und Rindenester legen eine biologische Verwandtschaft mit *Leptothorax* nahe; beide gehören übrigens dem Tribus der *Myrmicini* an.

Eine besonders merkwürdige Tatsache besteht in dem gänzlichen Fehlen der *Formicoxenus* in den Nachbarkolonien 7, 14 u. 17, trotz allernächster Zentralkolonie. Ich fand keine Spur von Gastameisen in diesen Bauten. Wie können wir uns diese höchst eigentümliche Tatsache erklären? Anfangs glaubte ich die natürliche Ursache gefunden zu haben in dem Vorkommen der kleinen, kampflustigen *Solenopsis fugax* in den Kol. 14 und 17. Hiergegen spricht jedoch das Vorhandensein der Diebsameisen in Kol. 16 (s. Fig. 12), sowie das Fehlen derselben in Kol. 7. Die Lösung des Problems liegt höchstwahrscheinlich in dem Zufall, der die Infektion der ersteren Kolonie herbeiführte. Außerdem können lokale Nestvorteile die Auswanderung der *Formicoxenus* verhindern, so daß selbst Nachbarkolonien von ihnen frei bleiben. Hiermit berühren wir das Entstehen gewisser Zentralkolonien von *Formicoxenus*, wo das Zahlenverhältnis zwischen Gast und Wirt sich nähert. Um dieses Phänomen kausal zu erklären, müssen wir etwas weiter ausgreifen und nach ähnlichen Erscheinungen aus der Myrmekophilie suchen. So finden wir denn auch, daß die sogen. Zentralkolonien gewisser Ameisengäste temporär oder permanent sein können.

Temporäre Zentralisation<sup>8)</sup> kennen wir bei *Atemeles* und *Lowechusa*, die sich zur Paarung in bestimmten Wirtskolonien ansammeln. Beispiel<sup>9)</sup>: Herr V. Ferrant fand bei Remich (Luxemburg) eine solche Paarungsversammlung von 30 *Atemeles paradoxus* in einem *Formica rufibarbis*-Nest.

Permanente Zentralisation kann beruhen auf der Initiative der Wirte oder der Gäste. Daß man z. B. größere *Atemeles*-Arten (*A. pubicollis*, *pratensoides* u. s. w.) gewöhnlich nur in einer oder wenigen Kolonien der betreffenden *Formica*-Wirte findet, hat größtenteils seine Ursache in der Initiative der Wirte, die schon an die *Atemeles*-Zucht gewöhnt sind. Beispiel<sup>10)</sup>: 60 *Atemeles pratensoides* in einem *pratensis*-Haufen (Wasmann). Jedoch ist in den meisten Fällen die Initiative auf seiten der Gäste, besonders bei den indifferent geduldeten, zu denen ja auch *Formicoxenus nitidulus* gehört. So bildet die Zentralisation dieses Synoeken ein komplizierteres Problem als es den Anschein hat und man muß bei eingehender Analyse vorsichtig zu Werke gehen. Eine Hauptursache dieser Erscheinung liegt jedenfalls in der Inzucht. Befruchtete Ameisenweibchen werfen mehr oder weniger bald nach der Kopulation die Flügel ab, so daß sie an einen engeren Erdkreis gebunden sind. Bei *Formicoxenus* ist die Inzucht obliga-

8) Siehe Wasmann, Nr. 205, an versch. Stellen.

9) Vgl. Wasmann, Nr. 168, S. 82 (u. a. a. O.).

10) Vgl. Wasmann, Nr. 149, 168 (s. 15) u. s. w.

torisch, die befruchteten Weibchen werfen also im Mutternest schon die Flügel ab und müssen so dort verbleiben. Sie schrauben mit der Zeit die Einwohnerzahl herauf und die Zentralkolonie ist in voller Entwicklung. So lernen wir also auch die Infektionsdauer als wirkenden Faktor der Zentralisation kennen. Außer diesen zwei Hauptursachen kommen dann noch notwendigerweise lokale Faktoren hinzu wie: Bestimmte Nestvorteile (Kol. 16), günstige Lage (Kol. 6) und isoliert gelegene Wirtskolonie ( $\pm$  Kol. 6). Geht mit der Zunahme der Gastameisen eine Vergrößerung des Wirtshaufens parallel, so ist die Zentralisation noch wesentlich gefördert. In allen diesen Fällen ist also eine Initiative von seiten der Wirte auszuschließen und wir können zwei Hauptfaktoren: Inzucht und Infektionsdauer annehmen, deren zentralisierende Wirkung je nach den Umständen durch lokale Ursachen ersetzt resp. ergänzt wird.

Versuch 1. Am 26. VIII. 17 isolierte ich eine kleine, etwa 25 Individuen zählende *Formicoxenus*-Kolonie. Als Nahrung gab ich eine zerquetschte *pratensis*-Larve, sie wurde fast vollkommen ignoriert. Nur selten berührte eine Gastameise den austretenden Saft, die Larve verschimmelte.

Versuch 2. Am 3. IX. 17 gab ich derselben Kolonie einige Tropfen Zuckersirup, welcher beleckt wurde, jedoch nicht besonders eifrig! Die Ameisen entwichen durch eine Öffnung.

Versuch 3. Am 28. VIII. 17 entnahm ich eine größere Anzahl (ein Leinensäckchen voll Nestmaterial) Gastameisen der Kol. 16. Nach Entfernung des gröberen Nestmaterials quartierte ich sie in eine Blechschachtel ein. Nachdem ich sie bis zum 5. IX. 17 hungern (?) gelassen hatte, gab ich zwei zerquetschte *pratensis*-Larven ins Nest. Die *Formicoxenus* begannen sofort eifrigst den Saft aufzulecken. Etwa 17 dieser Tierchen standen im Kreis um den Safttropfen herum, und man sah ihre Mundteile in eifriger Leckarbeit. Bei sämtlichen Individuen bemerkte ich eine eigentümliche zitternde Bewegung des Abdomens während des Aufleckens.

Versuch 4. Am 19. VIII. 17 gab ich ihnen eine zerquetschte Traubenbeere. Dieselbe Szene.

Versuch 5. Verdünntes Zuckerwasser wird mit gleicher Gier aufgeleckt.

Versuch 6. Einfacher Honig dagegen wird kaum geliebt. Einige Gastameisen leckten wohl hie und da daran, jedoch ohne besondere Sympathieäußerung. Nach einigen Tagen wird der Honig ignoriert.

Diese Versuche zeigen uns

1. daß *Formicoxenus* unterschiedslos tierische oder pflanzliche Nahrung zu sich nimmt,

2. daß sie jedoch flüssige Nahrung einer sirupösen, konsistenteren vorziehen.

Die Tatsache der Vorliebe für flüssige Nahrung brachte mich auf den Gedanken, daß vielleicht das Durchsickerungswasser der Ameisenhaufen den Gastameisen als Nährquelle (!) dient. Es steht fest (Adlerz, Forel, Wasmann u. a. m.), daß *Formicoxenus* sich nicht — wie etwa *Leptothorax Emersoni* von *Myrmica brevinodis* — von seiner Wirtsameise füttern läßt. Um jedoch über die angedeutete Idee entscheiden zu können, ließ ich alle Spekulation beiseite und wartete Regen ab.

**Kolonie 19, 20, 21 und 22:** Nach 5 Tagen Regen begab ich mich auf die Suche und ich entdeckte obige Kolonien am 3. Okt. 1917. Diese *pratensis*-Nester liegen auf einem grasigen, mit Eichen- und Berberitzengestrüpp bewachsenen Erdstrich. Ich fand hier die Tatsache, daß die *Formicoxenus* vorzugsweise sich in der subperipheren Flankenschicht anbauen, besonders klar bestätigt. Kol. 19 und 20 sind Zentralkolonien. In 20 fand ich wiederum eine kleine Kolonie in einem leeren Schneckenhaus. Außerdem entdeckte ich in sämtlichen Haufen kleine *Formicoxenus*-Nester, die sich (zwischen die bastartigen Blätter angelegt) am Grunde von dürren Blattbüscheln einer wilden Allium-Art befanden.

Ich konstatierte mit Freuden, daß sämtliche *Formicoxenus* einen aufgetriebenen Hinterleib hatten, wie es bei den Ameisen nach reichlicher Nahrungszufuhr immer vorkommt. Sie zeigten sogar größtenteils die weißen Intersegmentbänder. Dagegen war diese Erscheinung bei den *pratensis*-Wirten fast gar nicht ausgedrückt (ca. 3 %!); woraus eine gewisse Vorliebe der *Formicoxenus* für das Sickerungswasser zu ersehen ist.

Hier kommen jetzt einige physiko-chemische Überlegungen in Betracht.

Das Regenwasser ist bekanntlich das reinste natürliche Wasser; als solches hat es einen minimalen osmotischen Druck und ein hohes Lösungsvermögen. Kommt es nun zur Erde, so sättigt es sich mit den Bodensalzen, die je nach der geologischen Formation variieren. Trifft es nun aber einen Ameisenhaufen, so sind die Verhältnisse wesentlich verschieden. Die relativ lockere Struktur gibt Anlaß zu Kapillaritätssphänomenen, zu denen sich kolloidale Quellungserscheinungen gesellen. Das Wasser sättigt sich mit den Bodensalzen (Karbonaten, Phosphaten u. s. w.) und nimmt auch organische Stoffe auf. Letztere entstehen durch bakterielle Einwirkung auf die pflanzlichen Stoffe, die so aufgeschlossen werden (Salze der Humussäuren?). Diese mineralischen und besonders die organischen Stoffe bieten also einen gewissen Nährwert; so können wir denn bis zu einem gewissen Grade diese Nähr-

quelle für *Formicoxenus* annehmen<sup>11)</sup>. Es begreift sich jetzt auch das Vorkommen der *Formicoxenus* in der subperipheren Schicht.

### V. Die hypothetische Stammesentwicklung der Gastameise.

Nachdem wir die eigentümliche Lebensweise und die merkwürdigen morphologischen Formen von *Formicoxenus nitidulus* näher beleuchtet haben, stellt sich die Frage: Wie erklären wir uns diese Tatsachen?

Zuerst müssen wir die biologische Phylogenese des Gastverhältnisses zu den acervicolen *Formica*-Wirten darzulegen versuchen. *Formicoxenus* gleicht morphologisch den *Leptothorax*-Formen, biologisch erinnern sie auch an diese Ameisen und zwar durch ihre Holz- und Rindenester, die ja bei *Leptothorax acervorum*, *muscorum* u. s. w. die Regel sind. Außerdem neigen die heutigen *Leptothorax*-Arten zur Bildung von zusammengesetzten Nestern mit anderen Ameisen<sup>12)</sup>. Man ist somit berechtigt, das jetzige Gastverhältnis von *Formicoxenus nitidulus* mit Wasmann (L. V, S. 225) aus einer zufälligen Nachbarschaft mit haufenbauenden *Formica*-Arten entstehen zu lassen. Die Vorteile, die das neue Nest den *Formicoxenus*-Vorfahren bot, erklären ferner, daß sich bei diesen Ameisen sodann das Engramm erblich fixiert hat, sich regelmäßig in den Bauten dieser Wirte niederzulassen.

Das evolutionstheoretische Problem der ergatoiden Männchen und der ergatogynen Mischformen ist viel schwieriger und komplizierter. Es ergeht uns hier genau so, wie beim Betrachten eines modernen impressionistischen Gemäldes. Von weitem stellt es ein harmonisches Ganzes dar, das beim Nähertreten in ein wirres Durcheinander von Farbenklecksen zerfließt. Ebenso stoßen wir bei einer näheren Analyse der einen oder der anderen Deszendenztheorie auf ein Labyrinth von Komplikationen und Widersprüchen, während von weitem betrachtet die eine oder die andere Erklärung uns vollkommen befriedigt, indem sie unserer Phantasie reichlich Platz zu Kombinationen läßt. Und so verstehen wir, daß uns eine einzige Richtungstheorie nicht ausreicht.

Wasmann (L. V, S. 225) erklärt die Entstehung der ergatoiden Männchen bei *Formicoxenus* durch die Naturalsektion; sie sind durch Variation entstanden und werden durch die Naturzüchtung weiter differenziert, indem sie den Vorteil der Aufgabe des

11) Daß diese Frage hiermit nicht abgeschlossen ist, ist selbstverständlich. Ich bin momentan damit beschäftigt einige chemische Untersuchungen (qualitative und quantitative) darüber anzustellen, die noch weiteres Belegmaterial bringen werden.

12) Wasmann, Nr. 177, S. 494—495. — Forel, Faune myrmécologique des Noyers. Bull. Soc. Vaud. 1903.

Hochzeitsfluges haben. Er spricht sich jedoch nur mit äußerer Reserve für diese Erklärungsweise aus; denn mit der Aufhebung der Irrfahrten, die der Hochzeitsflug mit sich bringt, begünstigt das flügellose, ergatoide Männchen die ungemein schädliche Inzucht. Die Zuchtwahl kann nur nützliche Charaktere begünstigen, sie setzt außerdem die problematische Bedingung einer erblichen Variation voraus. Sodann kann man noch folgende Objektionen machen: Warum hat sich bei allen Ameisenarten der Hochzeitsflug noch nicht durch ergatoide Männchen in Inzucht verwandelt? Warum bildet *Formicoxenus* mit einigen anderen Arten gerade die „vorteilhaftere“ Ausnahme? Wir sehen hiermit ein, daß die Darwin'sche Selektionstheorie nicht auf die Gastameisen anwendbar wird.

Dagegen hat die direkte Anpassungstheorie mehr Wahrscheinlichkeitsmomente für sich. Emery<sup>13)</sup> nimmt die ergatoiden Männchen als reine Adaptationsprodukte an, „deren Grund und Bedeutung uns noch unbekannt bleibt“. Diese von Emery eingeschlagene Richtung scheint uns die richtigere und wir können somit versuchen den direkten Einfluß der Umgebung resp. der Lebensweise in seine Faktoren zu zerlegen. Zu einer weiteren Analyse müssen wir notgedrungen unser Feld ausdehnen und Analogiefälle heranziehen. So finden wir ergatoide Männchen bei folgenden Ameisengattungen:

*Formicoxenus*,  
*Symmyrmica*,  
*Cardiocondyla*,  
*Ponera*.

Dem gemeinsamen ergatomorphen Charakter entspricht der gemeinsame biologische Charakter kleiner Kolonien. Diese Tatsache bildet den Ausgangspunkt der weiteren Darlegungen. Rein theoretisch betrachtet ist für solche Ameisen die Inzucht als normale Begattungsweise anzusehen. In praxi ist sie jedoch noch nicht sicher festgestellt. Forel spricht sich schon im Jahre 1874 für die Inzucht bei den, in kleinen Gesellschaften lebenden, *Leptothorax*-Arten aus. Auch sprechen einige Neuenstädter Funde (gleichzeitiges Vorkommen der beiden Geschlechter von *Leptothorax tuberculatus* var. *affinis*) für diese Annahme. Dieses legt die Idee nahe, den Ergatomorphismus mit der Inzucht in ursächlichen Zusammenhang zu bringen. Wie verhalten sich unsere bekannten ergatomorphen Ameisenarten hierzu? Die beifolgende Tabelle gibt uns hierüber den gewünschten Aufschluß:

13) C. Emery. Zur Kenntnis des Polymorphismus der Ameisen. Biolog. Zentralblatt, 1906, S. 35.



Ameisenart	Ergatomorphe:	Inzucht
<i>Formicoxenus nitidulus</i> Nyl. . . . .	♂♂ u. ♀♀	obligatorisch
<i>Symmyrmica chamberlini</i> Wh. . . . .	♂♂ (u. ♀♀)	id.
<i>Cardiocondylo</i> -Arten ( <i>stambuloffi</i> Fw. u. s. w.) . . . . .	♂♂	id.
<i>Ponera eduardi</i> For. . . . .	♂♂	id.
<i>Ponera punctatissima</i> Rog. . . . .	♂♂	id.
<i>Ponera ergatandria</i> For. . . . .	♂♂	id.
<i>Anergates atratulus</i> Schenk. . . . .	♂♂ u. ♀♀	id.
<i>Polyergus rufescens</i> Latr. . . . .	♀♀	fakultativ
<i>Harpagoxenus sublaevis</i> Nyl. . . . .	♀♀	id.
<i>Leptothorax acerrorum</i> F. . . . .	♀♀	id.
<i>Leptothorax Emersoni</i> Wh. . . . .	♀♀	id.
<i>Leptothorax glacialis</i> Wh. . . . .	♀♀	id.
u. s. w.		

Es sind in obiger Tabelle die ergatogynen Mischformen mit in Betracht gezogen. Über die näheren diesbezüglichen Verhältnisse von *Wheeleria*, *Epoecus*, *Sympheidole*, *Epipheidole*, *Anergatides* u. a. m. bedürfen wir noch weiterer Forschung. Die obige inkomplette tabellarische Übersicht berechtigt uns ohne Zweifel zur Schlußfolgerung eines kausalen Zusammenhanges zwischen dem Ergatomorphismus und der Inzucht<sup>14)</sup>. Mit dieser Erklärung haben wir den Entwicklungsprozeß der Ergatomorphie vom unsicheren Boden der Hypothesen auf den festen Grund tatsächlicher, noch aktuell wirkender Faktoren geführt. Diese Methode ist von nicht zu unterschätzendem Vorteil und wir lesen über sie folgende Zeilen<sup>15)</sup>:

„ . . . le naturaliste qui croit en la variation indéfinie de l'espèce, peut et doit se demander sous quelles influences les êtres vivants ont acquis leur organisation actuelle, il est amené à penser que les causes qui ont agi autrefois agissent encore aujourd'hui; il n'a aucune raison de supposer que notre planète joue un rôle privilégié dans l'univers, que la nature qui nous entoure n'a d'autre raison d'être que de servir de cadre à l'homme et que l'époque où nous vivons diffère essentiellement des époques passées; il doit rechercher les causes naturelles des transformations produites et peut espérer que la connaissance du présent l'aidera à pénétrer les mystères du passé.“

14) Für die ergatoiden Weibchenformen kommen noch andere Momente in Betracht, die der primären Ursache der Inzucht aber nicht den Rang ablaufen.

15) Leclerc du Sablon, Les incertitudes de la Biologie, 1914, S. 41.

Wir sehen in den ergatoiden Männchen von *Formicoxenus*<sup>16)</sup> *nitidulus* eine Endfunktion eines natürlichen Entwicklungsprozesses, und wir müssen suchen durch die Differentialrechnung der aktuellen Größen die Funktion möglichst klar auszudrücken. Für die Gastameise gestaltet sich der Entwicklungsgang, dessen Basis die Inzucht ist, nun folgendermaßen:

a) Als grundlegender Faktor für das Zustandekommen der ergatoiden *Formicoxenus*-Männchen nehme ich innere organische Eigentümlichkeiten seiner Vorfahren an. Als Stammform der *Formicoxenus* kommen *Leptothorax* resp. *Leptothorax*-Ahnen in Betracht. *Leptothorax* ist im baltischen Bernstein (unteres Oligocän) schon mit fünf Arten vertreten<sup>17)</sup>; man kann somit die Differenzierung der *Leptothorax*-Formengruppe als posttertiär bezeichnen.

Die Annahme einer gewissen Prädisposition ist nichts mystisches, sondern eine reelle Tatsache, deren heutiger Ausdruck die geringe Verschiedenheit des Weibchens und des Arbeiters, sowie eine bestimmte Tendenz zu einer polymorphen Auflösung sind (z. B. *Leptothorax acervorum*). Diese Grundlage stellt somit den Anknüpfungspunkt zu einer Entwicklung der ergatoiden Männchen von *Formicoxenus* dar. Da die Variabilität eine primordiale Eigenschaft des lebenden Protoplasmas ist, könnte man diesen ersten Faktor darauf zurückführen. Ich unterlasse es hier aus dem einfachen Grunde einer besseren Übersicht.

b) Als direkter treibender Faktor kommt sodann die Inzucht in Betracht; diese Begattungsweise übt einen unmittelbaren Einfluß auf die Keimesanlagen aus, der die ergatomorphe Tendenz auf die Männchen übertrug. Die schädliche Wirkung der Inzucht ist in der Zoobiologie wohl allgemein angenommen; wir begreifen also, daß sie einen schädlichen Charakter wie die Ergatomorphie, die die normale Befruchtungsweise gänzlich verdrängt, ausbilden kann. Während bei einer selektionistischen Erklärungsweise die Inzucht als sekundäres Produkt auftritt, und zwar in diesem Falle als eine „Überentwicklung“ im Sinne Dahl's, kommt ihr in unserer Hypothese eine primär dirigierende Rolle zu.

c) Außer dieser direkten Wirkung der „Adelphogamie“, gibt sie noch zu einem zweiten akzessorischen Einfluß Anlaß. Es tritt bei einmal entstandenem Dimorphismus des *Formicoxenus*-

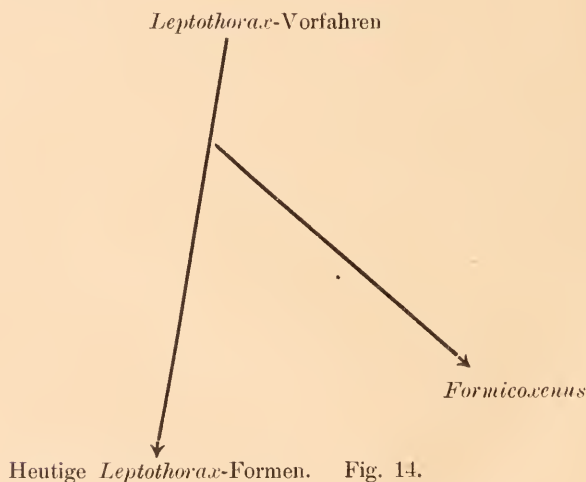
16) Es liegt mir fern, alle in der Tabelle angegebenen Konvergenzfälle nach ein und demselben Schema erklären zu wollen. Allen ist jedoch ein Faktor gemeinsam: die Inzucht; die weitere Differenzierung des ergatomorphen Charakters hängt, wie wir sehen werden, auch von sekundären Einflüssen ab.

17) W. M. Wheeler. The Ants of the Baltic Amber. Schriften der Phys. Ökonom. Gesellsch. zu Königsberg 1915 (S. 4 und 63ff.).

Männchens ein gewisses selektionistisches Moment in Kraft und zwar in Gestalt der physiologischen Segregation<sup>18)</sup>, dieser Entwicklungsfaktor wirkt **positiv**, indem er durch Automixis die ergatomorphen Charaktere häuft und **negativ**, indem er die vernachlässigten geflügelten Formen ausmerzt.

Ob die *Formicoxenus*-Männchen nun durch eine sprungweise Variation oder durch langsame, kontinuierliche Entwicklung entstanden sind, ist sich gleich. Die Hauptsache ist jedenfalls, die Inzucht als wirkenden Faktor angenommen zu haben. Möglicherweise kommt der halbparasitären Lebensweise der Gastameisen auch ein modifizierender Einfluß zu.

Fassen wir somit die phylogenetischen Resultate kurz zusammen, so finden wir zuerst den folgenden hypothetischen Stammbaum von *Formicoxenus nitidulus*:



Sodann haben wir den modifizierenden Einfluß der Inzucht an einem hübschen Beispiel klargestellt. Zum Schluß ziehen wir die Folgerung, daß bei evolutionstheoretischen Betrachtungsweisen nicht ausschließlich eine oder die andere Richtungstheorie ausreicht, sondern daß alle diese Theorien unter dem Namen Naturgesetze sich gegenseitig unterstützen und ergänzen.

Anmerkung bei der Korrektur: Ich habe mittlerweile in Erfahrung gebracht, daß der variationsbildende Einfluß der Inzucht durch ein hübsches experimentelles Beispiel an *Vanessa leucana-prorsa* zu Zürich klargestellt wurde.

18) Romanes, J. T. Physiological selection 1885 (London).

Über die Entwicklung der Ergatogynen wird später berichtet werden.

### Schlußfolgerungen.

Die Hauptresultate lassen sich summarisch in folgenden Sätzen zusammenfassen:

#### I. Morphologisch-biologische Resultate.

- a) Die statistische Karte zeigt, daß die Zentralkolonien ungefähr den Mittelpunkt des *Formicoxenus*-Bezirktes bilden; sie sind vermutlich die primären Infektionsnester, von wo aus die Art sich rakettenartig weiter verbreitet hat.
- b) Die sogen. Zentralkolonien sind eine direkte Folge der Inzucht, der Infektionsdauer, zu welchen Faktoren sich dann lokale Vorteile gesellen können.
- c) Der Nestbauinstinkt von *Formicoxenus* ist nicht starr fixiert, sondern er zeigt ein gewisses plastisches Modifikationsvermögen, indem die Gastameisen bestimmte Vorteile (Schneckenhäuschen u. s. w.) auszunützen verstehen.
- d) Als Nahrung ist für *Formicoxenus* bis zu einem gewissen Grade das Durchsickerungswasser anzusehen (Biologische und physikochemische Wahrscheinlichkeitsmomente).

#### II. Phylogenetische Resultate.

- a) Die Verwandtschaft von *Formicoxenus* mit *Leptothorax*, die schon morphologisch ziemlich klar ausgedrückt ist, wird durch die Holz- und Rindenester der ersteren biologisch bestätigt.
- b) Der hypothetische Entwicklungsprozeß der *Formicoxenus*-Männchen ist folgender: Direkte dirigierende Momente sind Prädisposition und Inzucht. Mehr oder weniger mittelbare Faktoren sind Automixis und die halbparasitische Lebensweise.