

[1904]

Date from Bolton

*Nachdruck verboten.  
Üebersetzungsrecht vorbehalten.*

## Zur Kenntniss des Polymorphismus der Ameisen.

Von

**C. Emery,**

Professor in Bologna.

Hierzu 6 Abbildungen im Text.

### I. Ueber Wachsthumsgesetze des Insectenleibes.

Zu den interessantesten morphologischen Erscheinungen der Ameisengesellschaften gehört zweifelsohne der Polymorphismus des weiblichen Geschlechtes und namentlich die Vielgestaltigkeit innerhalb des Standes der Arbeiterinnen, d. h. der sterilen oder substerilen Weibchenformen.

Wodurch entsteht eigentlich diese Vielgestaltigkeit? Wird sie wenigstens zum Theil durch Verschiedenheiten der Keimanlage bedingt? oder durch verschiedene Ernährungszustände allein? — Letztere These halte ich für die richtige und habe dieselbe in einer dem Internationalen Zoologencongress in Leiden vorgelegten Schrift (1896) behauptet und fest zu begründen versucht. Ich habe angenommen, dass durch verschiedene Ernährungsweise einerseits fruchtbare und unfruchtbare Weibchen, andererseits grosse und kleine Individuen gezüchtet werden; dem zu Folge können in jeder Art grosse und kleine Weibchen, grosse und kleine Arbeiterinnen gedacht werden und dazwischen alle möglichen Stufen der Grösse und der Fruchtbarkeit. Ferner habe ich angenommen, dass die mannigfachen Formunterschiede, welche sich zwischen grossen und kleinen Arbeiterinnen,

resp. Arbeiterinnen und Soldaten bemerken lassen, einzig und allein die Folgen besserer oder schlechterer Ernährung der betreffenden Individuen sind. Es sind also nach meiner Ansicht die Anlagen der Körpertheile resp. der Körpereigenschaften im Keim aller Arbeiterinnen und Weibchen gleichartig, nur werden dieselben durch qualitative und quantitative Ernährungsdifferenzen verschiedenartig afficirt. Nur eine Art Unterschiede möchte ich für den Keim der grossen und kleinen Individuen annehmen, nämlich die ungleichgradige Fähigkeit üppiger Ernährung bei gleich reichlicher Zufuhr von Nahrungsstoffen. Aber derartige Unterschiede dürfen für jede Art lebender Wesen vorausgesetzt werden und gehören in das Gebiet der sog. individuellen oder fluctuirenden Variation der Organismen. Auf denselben beruht zum Theil der Grössenunterschied der Individuen und bei vielen Insecten die mit der Grösse verbundenen Formunterschiede gewisser Körpertheile, z. B. der Mandibeln bei Lucaniden-Männchen, der Hörner am Kopf und Thorax bei vielen Lamellicorniern u. s. w.

Wird Vorhergehendes zugegeben, so muss weiter angenommen werden, dass das Wachsthum der einzelnen Körpertheile besondern Correlationsgesetzen unterliegt, welche zum Theil allgemeinere, zum Theil für die besondere Art eigenthümliche, d. h. spezifische, sind. Bei der Zu- oder Abnahme der Körpergrösse werden die einzelnen Organe ungleichmässig und nicht zugleich afficirt; bei Arten, welche in der Grösse stark variiren und dabei ihre Gestalt verändern, giebt es dem entsprechend kritische Grössen, ober- und unterhalb welcher der eine oder der andere Körpertheil Veränderungen aufweist.

In einer frühern Arbeit (1901) habe ich die Variation der Arbeiterinnen von *Dorylus* untersucht. Für *D. affinis* SHUCK., von welcher Art mir das reichlichste Material vorlag, ergaben sich in der Stufenleiter der Körperlängen zwei solche kritische Stellen: eine obere zwischen 7 und 8 mm, eine untere zwischen 2,5 und 2,2 mm. Innerhalb jener Grenzen geht die Grössenvariation ohne bedeutende Veränderungen der Form des Kopfes und anderer Körpertheile vor sich. Ueber der obern Grenze wächst der Kopf im Verhältniss zur Körperlänge sehr stark und verändert dabei seine Form (Soldatenbildung); unter der untern Grenze treten noch bedeutendere Unterschiede auf: die Pubescenz wird stärker und reichlicher, der Clipeus bekommt einen vorragenden Lappen, die Kopfseiten werden nach vorn convergent, und die Zahl der Fühlerglieder sinkt von 11 rasch auf 8 und in einzelnen Arbeiterinnen sogar auf 7 (Pygmäenbildung).

Obschon mir von andern Arten keine so vollständige Reihe vorlag wie von *D. affinis*, konnte ich erkennen, dass ähnliche Reihen und kritische Grössen auch für die andern Arten der Gattung zusammengestellt und bestimmt werden können. An der kritischen Stelle selbst, besonders der untern, lässt sich aber erkennen, dass nicht alle Individuen gleicher Grösse sich in Bezug auf Form gleich verhalten; besonders deutlich erschien dies bei *D. fimbriatus* SHUCK. Solche Unterschiede gehören in das Gebiet der individuellen Variabilität. Sie veranschaulichen das ungleiche Verhalten der Organanlagen unter gleichen Ernährungszuständen bei verschiedenen Individuen.

Der Polymorphismus der *Dorylus*-Arbeiterinnen ist dadurch besonders interessant, dass in dieser Gattung die Tendenz zur Scheidung von drei Classen oder Kasten der Arbeiterinnen sich kund gibt: den Soldaten, Arbeiterinnen und Pygmäen. Jene Tendenz tritt nicht nur in der Bestimmung von kritischen Grössen zu Tage, sondern auch in der relativen Seltenheit der Exemplare, welche gerade an jenen Grenzen stehen.

Es giebt noch andere Ameisenarten mit drei Formen von Arbeiterinnen, z. B. *Atta*, wo ausser riesenköpfigen Soldaten mittelgrosse Arbeiterinnen (Blattschneider) und Pygmäen (Pilzgärtner) unterschieden werden können. Es hat mir aber bis jetzt an geeignetem Material gefehlt, um die Häufigkeits- und Maassverhältnisse derselben zu untersuchen und ihre Wachstumsgesetze zu bestimmen. Bei der ziemlich vollkommenen Kenntniss, die wir von der Biologie der *Atta* haben, würde eine solche Untersuchung besonders interessant gewesen sein, weil das sich aus derselben etwa ergebende Wachstumsgesetz als Anpassungserscheinung betrachtet werden könnte.

Bei vielen Ameisen kommen Arbeiterinnen und Soldaten vor, welche mit einander entweder durch Mittelformen verbunden sind oder nicht. In letzterm Fall lässt sich auch hier erkennen, dass die Veränderung der Form und Grösse des Kopfes nicht etwa proportional zur Körperlänge zunimmt, sondern erst bei einer bestimmten Dimension ansetzt.

Die Grösse des Körpers und seiner einzelnen Theile sowie deren gegenseitige Verhältnisse unterliegen allgemeinen und specifischen Wachstumsgesetzen, welche den Polymorphismus bestimmen und die Wirkung der Ernährung sowie besonderer Ernährungs-

und Wachstumsreize auf das sich entwickelnde Insect reguliren.<sup>1)</sup>

## II. Durch Parasitismus von *Mermis* hervorgerufene Veränderungen bei amerikanischen Ameisen.

Vor mehreren Jahren habe ich (1890) von zwei südamerikanischen *Odontomachus*-Arten seltsame Formen beschrieben, welche vor gewöhnlichen Arbeiterinnen durch den gewaltig grossen, prall gedehnten Hinterleib und zugleich durch den kleinen, hinten schmalen Kopf ausgezeichnet sind. Ich hielt diese Formen damals für echte flügellose und arbeiterartige Weibchen; da aber von allen beiden Arten das normale, geflügelte Weibchen bekannt ist, musste ein Dimorphismus des Weibchens angenommen werden. Als normale Formen betrachtet, waren die vermeintlichen flügellosen Weibchen in einem Schema, welches ich später (1896) für den Ernährungspolymorphismus der Ameisen construirte, schwierig anzubringen; deswegen betrachtete ich dieselben als atavische Erscheinung, entsprechend der normalen, arbeiterartigen, echten Weibchenform, wie sie bei andern Ameisengattungen und Arten vorkommt, z. B. bei *Leptogenys* sowie bei den mit *Odontomachus* nahe verwandten Formen *Anochetus ghilianii* SPIN. und *Champsomyrmex coquereli* ROG., von welchen geflügelte Weibchen bis jetzt nicht bekannt sind. Diese Anschauung stand in Beziehung zu der von mir ausgesprochenen Hypothese, dass die Weibchen der Ameisen ursprünglich flügellos gewesen seien und erst später Flügel bekommen hätten.

Auch von andern Ameisenarten wurden mir nach und nach ähnliche flügellose Individuen mit geschwellenem Bauch und mehr oder weniger kleinem Kopf bekannt; aus dem Hinterleibsende eines solchen Stückes von *Pachycondyla fuscoatra* ROG. ragte eine Schlinge eines Fadenwurmes hervor. Ich steckte das Exemplar als Curiosum in meine Sammlung, ohne an einen gesetzmässigen Zusammenhang zwischen Missbildung der Ameise und Parasitismus des Wurmes zu denken. Erst später entstand in mir der Verdacht, dass der Parasit an der Veränderung der Gestalt dieser und anderer Ameisen die Schuld tragen dürfte, und zwar in Folge des Erscheinens einer Schrift von WHEELER (1901) über einen ähnlichen Fall bei *Pheidole commutata* MAYR.

1) Vgl. hierüber EMERY (1894).

Letzterer Fall betrifft eine Anzahl dickleibiger Individuen, welche WHEELER in einem Nest der genannten Art gesammelt hatte. Der Kopf war grösser als der einer Arbeiterin, der Thorax (nach der Abbildung zu urtheilen) dem eines Soldaten ähnlich, der stark geschwollene Hinterleib liess durch die gedehnte Verbindungshaut der Segmentplatten einen zusammengeknäuelten, den ganzen Hinterleib ausfüllenden Fadenwurm erkennen.

WHEELER bezeichnet diese Ameisenform als „Macroergates“, angeblich im Sinne WASMANN's, aber wohl nicht ganz richtig, denn WASMANN (1895, p. 606) definirt die Macroergates als „Individuen, die nur in der Körpergrösse den Weibchen sich anormal nähern, sonst (auch in der Hinterleibsentwicklung) normale Arbeiterinnen sind“. — WHEELER vermuthet, dass die anormale Gestalt in Folge der Wirkung des bereits im Larvenzustand eingedrungenen Parasiten entstanden sei, worin ich ihm vollkommen beipfichte.

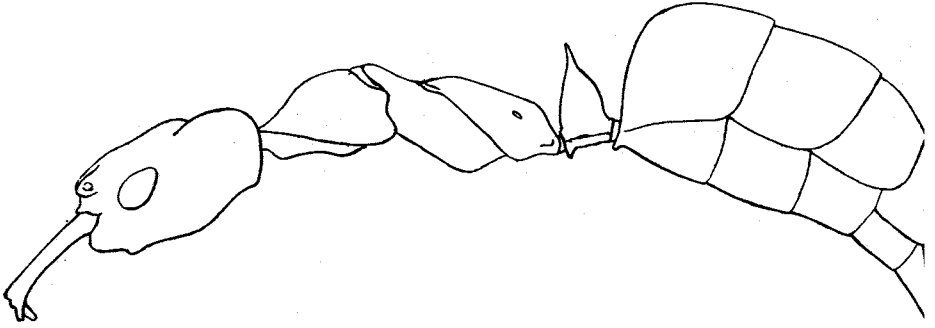
Ich selbst (1890) habe damals zwei ähnliche Exemplare von *Pheidole absurda* FOR. aus Costa Rica beschrieben; ich hielt dieselben da ich an den getrockneten Thieren die Windungen des im Hinterleib zusammengeknäuelten Wurmes nicht sehen konnte, für ergatoide Weibchen. Als ich aber später die Ameise in Wasser erweichte, erkannte ich den Wurm sehr deutlich. Auf die Vergleichung der Exemplare mit andern Formen der Species werde ich weiter unten nach Besprechung der bei Ponerinen beobachteten Fälle von *Mermis*-Parasitismus zurückkommen.

#### *Odontomachus haematoda* L.

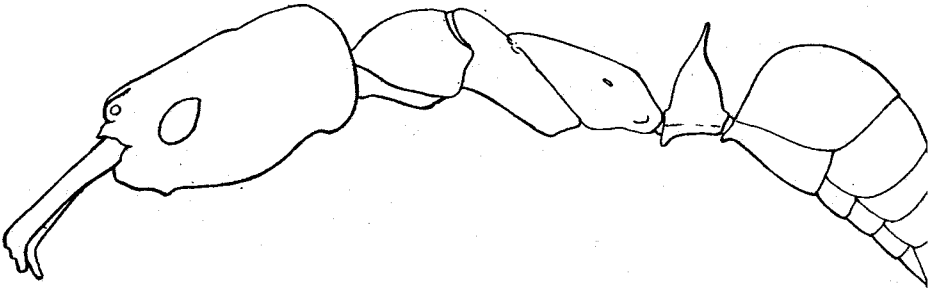
Von dieser Art erhielt ich durch Herrn A. ALFARO aus Costa Rica 3 Exemplare der mikrocephalen Arbeiterin. Davon sind 2 noch in meinem Besitz. Sie gehören zur typischen Form der Art, welche in Centralamerika gemein ist. Ich gebe hier die Profilmrisse sowohl der anomalen Form wie der normalen Arbeiterin und des Weibchens, die betreffenden Köpfe in der Ansicht von oben; alles in gleicher Vergrösserung.

Beim Weibchen ist der Kopf im Vergleich zur normalen Arbeiterin deutlich kleiner, in der Occipitalregion etwas schmaler und flacher, die Augen sind grösser, gewölbter und die Ocellen wohl entwickelt; der Petiolus ist bedeutend höher als bei der Arbeiterin, der Hinterleib höher und dicker.

a



b



c

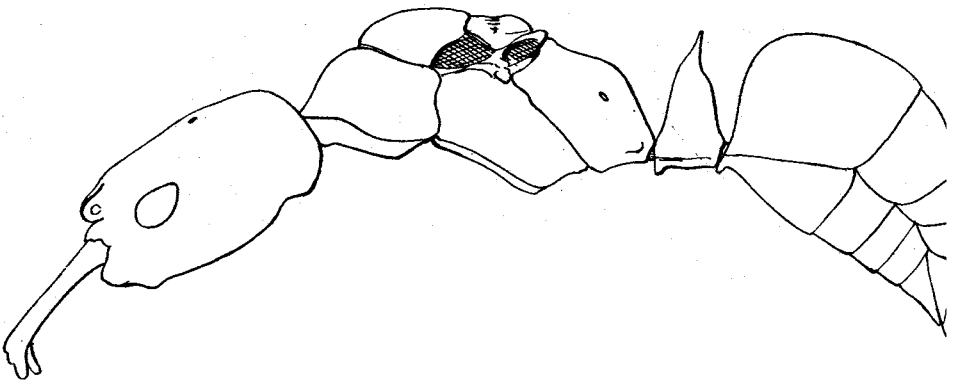


Fig. A.

*Odontomachus haematoda* L.a Mit *Mermis* behaftete Arbeiterin im Profil. b Normale Arbeiterin. c Normales Weibchen

Die anomale Arbeiterin ist besonders durch die Kleinheit und die eigenartige Gestalt des Kopfes ausgezeichnet. Derselbe ist nicht nur kürzer und schmaler als bei der Arbeiterin; besonders ist der Hinterhaupttheil verschmälert, mit mehr parallelen Seiten, hinten gerade abgestutzt (bei Arbeiterinnen und Weibchen hinten deutlich

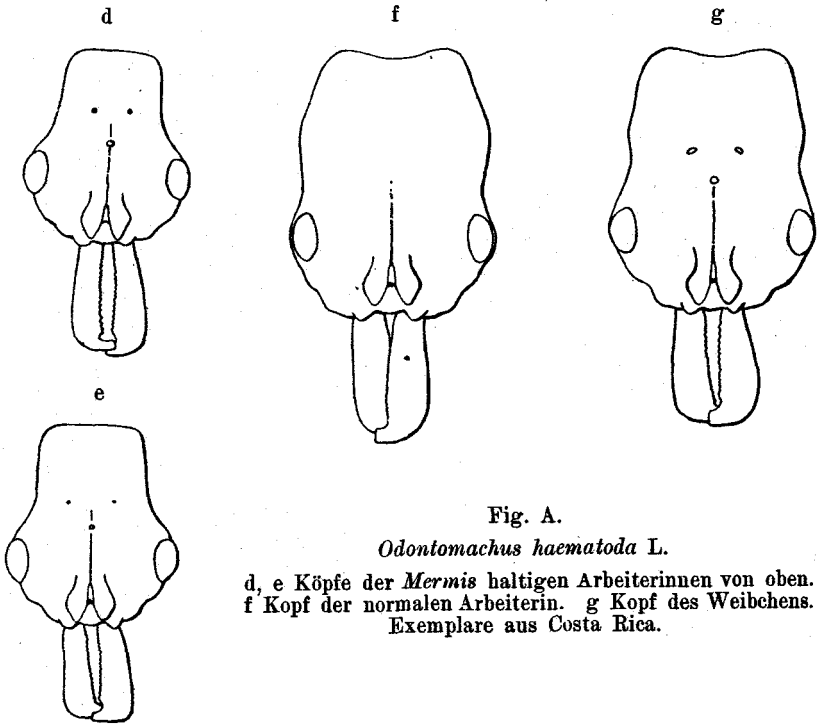


Fig. A.

*Odontomachus haematoda* L.

d, e Köpfe der *Mermis* haltigen Arbeiterinnen von oben.  
f Kopf der normalen Arbeiterin. g Kopf des Weibchens.  
Exemplare aus Costa Rica.

ausgerandet), und auf dem Scheitel erscheinen die Ocellen, in einem Exemplar alle drei recht deutlich, in einem andern nur der vordere unpaare, während das Paar der hintern nur durch punktartige Grübchen angedeutet ist. Der Thorax ist arbeiterartig, der Hinterleib umfangreicher als der des Weibchens, aber das Postpetiolarsegment viel kürzer; ich möchte sagen, dass der Hinterleib in seiner Bildung zwischen Arbeiterin und Weibchen die Mitte hält, dabei aber in hohem Grad angeschwollen ist.

Das Exemplar mit stärker entwickelten Ocellen wurde aufgeweicht und geöffnet; der Hinterleib enthielt 4 Würmer von je 60 mm Länge.

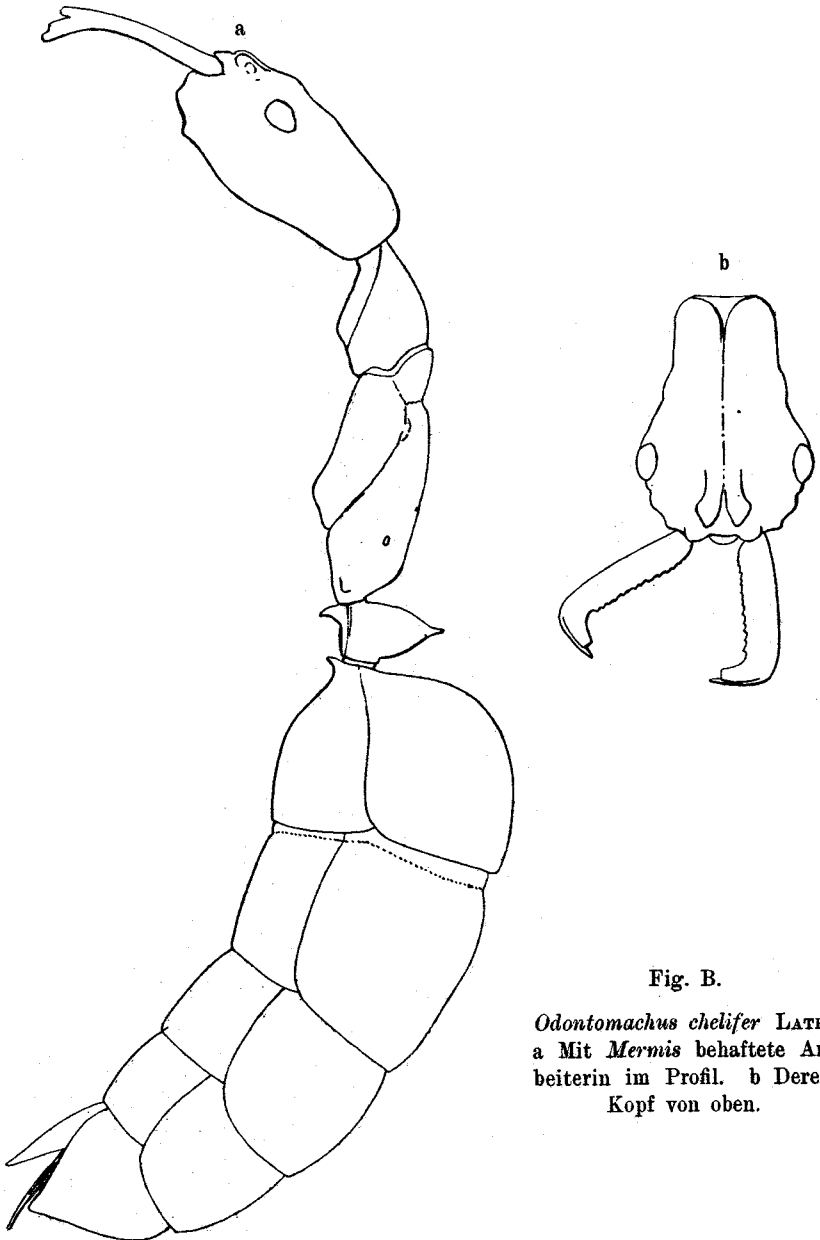


Fig. B.

*Odontomachus chelifer* LATR.  
a Mit *Mermis* behaftete Arbeiterin im Profil. b Deren Kopf von oben.



*Odontomachus chelifer* LATR.

Die einzige mikrocephale Arbeiterin stammt aus Rio Grande do Sul (gesammelt von Herrn Prof. H. VON IHERING). In dieser Art ist die Grösse der normalen Arbeiterin veränderlich; ich habe den Kopf einer kleinern Arbeiterin abgebildet und um denselben den

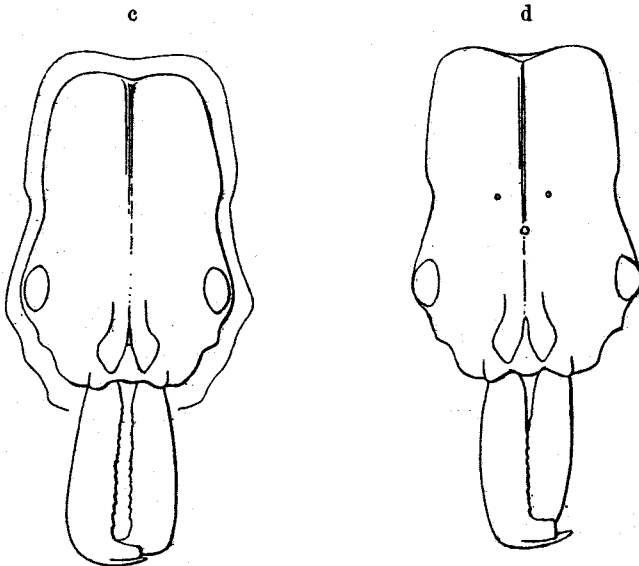


Fig. B.

*Odontomachus chelifer* LATR.

c Kopf einer grossen und einer kleinen Arbeiterin in einander gezeichnet. d Kopf des Weibchens. Alle Exemplare aus Rio Grande do Sul.

Umriss des grössten mir vorliegenden Arbeiterinnenkopfes, beide aus Rio Grande.<sup>1)</sup> Der Kopf des Weibchens ist, mit dem der grossen Arbeiterin verglichen, schmaler, hinten mit mehr geraden und parallelen Seiten und hat wie bei *O. haematoda* grössere Augen und ausgebildete Ocellen. Unterschiede des Petiolus und Hinterleibes wie bei *O. haematoda*.

1) Eine grössere Form (*O. theresiae* FOR.) findet sich in Centralamerika.

Bei der mikrocephalen Arbeiterin ist der Kopf auffallend schmal, besonders hinten verschmälert und daselbst mit geraden, parallelen Seiten. Ocellen sind nicht ausgebildet, sondern nur als Grübchen angedeutet. In Bezug auf Thorax und Abdomen gilt das von *O. haematoda* Gesagte. Das Exemplar wurde nicht aufgeschnitten, sondern nur in Wasser erweicht, wodurch die Schlingen des den Hinterleib ausfüllenden Wurmes deutlich sichtbar wurden.

*Pachycondyla fuscoatra* Rog.

Die abgebildeten Exemplare, aus Bolivien stammend, kaufte ich von der Firma STAUDINGER & BANG-HAAS. Der Kopf des mit *Mermis* behafteten Exemplars ist etwas kleiner und deutlich flacher als der einer normalen Arbeiterin, nach hinten besonders auffallend verschmälert und am Occipitalrand gerade abgestutzt (bei Arbeiterinnen und Weibchen weitbogig ausgerandet); keine Ocellen. Thorax durchaus arbeiterartig. Petiolus höher und dünner, daher weibchenartig. Der Hinterleib ist ganz besonders gross, das Postpetiolarsegment

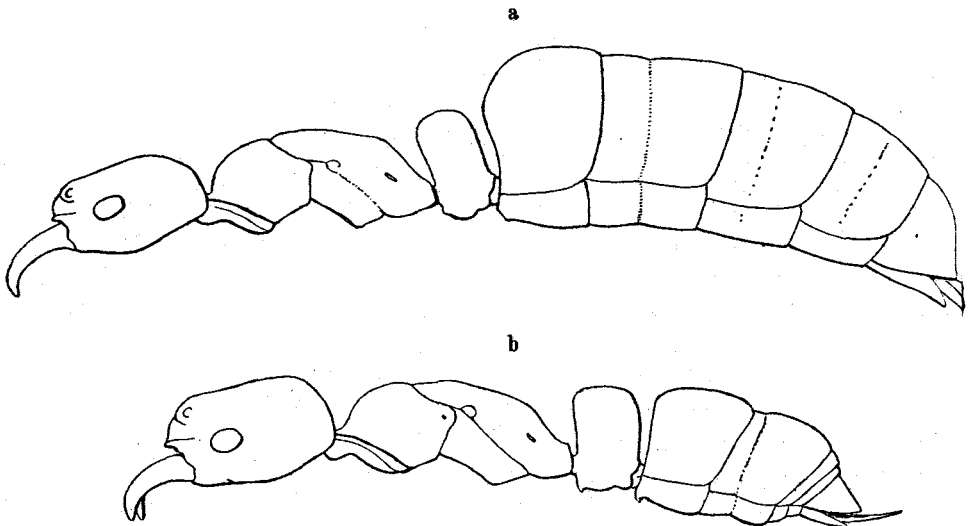


Fig. C.

*Pachycondyla fuscoatra* Rog.

a Mit *Mermis* behaftete Arbeiterin im Profil. b Normale Arbeiterin.

hoch und stark gewölbt, der Hinterleib überdies sehr gedehnt. Von der Endspalte ragt eine Schlinge des Wurmes hervor. Das Exemplar wurde nicht secirt.

In dieser Art unterscheidet sich der Kopf des Weibchens in seiner Form kaum von dem der Arbeiterin; er ist nur grösser und mit grössern Augen sowie mit Ocellen ausgestattet.

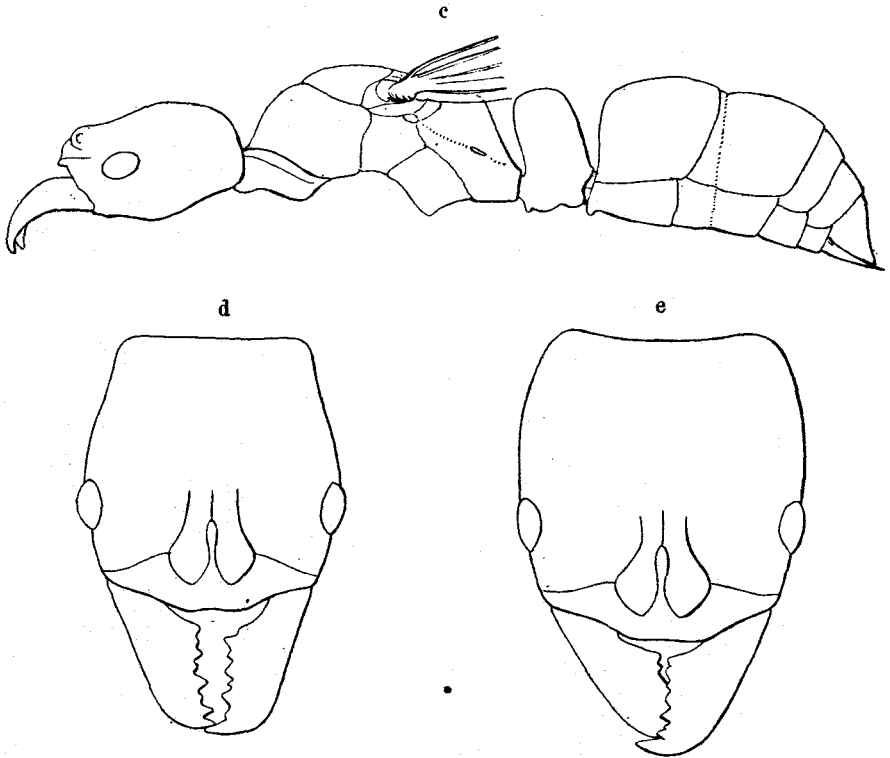


Fig. C.

*Pachycondyla fuscoatra* Roa.

c Weibchen. d Kopf der *Mermis*-haltigen Arbeiterin. e Kopf der normalen Arbeiterin. Exemplare aus Bolivien.

*Neoponera villosa* F. subsp. *inversa* F. SM.<sup>1)</sup>

Exemplare aus Venezuela (gesammelt von Herrn E. SIMON). Die Mikrocephalie des mit *Mermis* behafteten Thieres ist nicht so auf-

1) Laut brieflicher Mittheilung von Herrn Lieut. Col. C. T. BINGHAM

fallend wie bei *Odontomachus*, aber bedeutender als bei *Pachycondyla fuscoatra*. Der Kopf ist kaum kürzer als bei der normalen Arbeiterin,

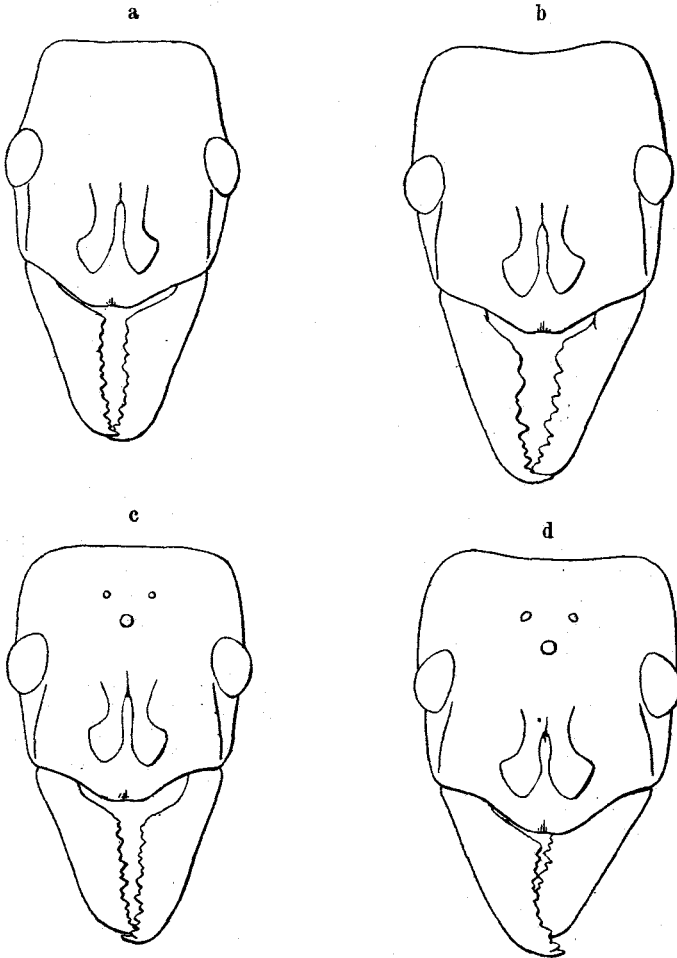


Fig. D.

*Neoponera villosa inversa* F. Sm.

a Kopf der *Mermis*-haltigen Arbeiterin. b Kopf der normalen Arbeiterin. c Kopf des kleinen Weibchens. d Kopf des gewöhnlichen Weibchens. Exemplare aus Venezuela.

ist der Typus von *Ponera inversa* F. SM. im British Museum ein abgeriebenes Exemplar der von FOREL als *Pachycondyla villosa* var. *curvinodis* beschriebenen Form.

aber viel schmaler. Keine Ocellen. Thorax und Petiolus arbeiterartig; Hinterleib deutlich höher und breiter als bei normalen Arbeiterinnen, aber nicht besonders stark in die Länge gezogen. Aus dem Hinterleib extrahirte ich einen 18 cm langen Wurm.

Bei *N. inversa* ist das Weibchen bedeutend grösser als die Arbeiterin, aber sein Kopf hat ungefähr die Grösse und Form des normalen Arbeiterkopfes; nur sind die Augen etwas grösser und die Ocellen ausgebildet.

Bei einem kleinen Weibchen aus Venezuela, welches etwa so gross ist wie eine gewöhnliche Arbeiterin und dessen Thorax schmal aber sonst normal gebildet ist, erscheint der Kopf bedeutend schmaler, aber nicht so schmal wie bei der mit *Mermis* behafteten Arbeiterin; die Ocellen sind ausgebildet. Der Hinterleib wurde geöffnet und enthielt keinen Wurm.

#### *Paraponera clavata* F.

Unter vielen Arbeiterinnen dieser Riesenameise, die ich durch Auswahlendungen der Firma STAUDINGER & BANG-HAAS zu sehen bekam, fand ich ein durch besonders dicken Hinterleib ausgezeichnetes Exemplar, welches ich als vermuthliche Ergatogyne für meine Sammlung erwarb. Abgesehen von der Schwellung des Hinterleibes, war das Thier von einer normalen Arbeiterin nicht zu unterscheiden. Dem geöffneten Hinterleib entnahm ich einen durch Verwesung alterirten, mindestens 15 cm langen Fadenwurm.

#### *Pheidole absurda* FOR.

Zuletzt komme ich zu *Pheidole*. Das von mir damals beschriebene Exemplar von *Ph. absurda* entspricht vollkommen dem von WHEELER dargestellten Fall von *Ph. commutata*. Der längliche Kopf ist grösser als der einer Arbeiterin, viel kleiner als der eines Soldaten; er steht in der Form zwischen beiden: der Thorax ist ganz wie der eines Soldaten gebildet, aber etwas grösser; der enorme Hinterleib ist nicht nur ausserordentlich gedehnt, sondern seine Segmente sind zugleich viel grösser als die des Soldaten. Eine Vergleichung mit dem normalen Weibchen kann ich nicht anstellen, da letzteres von *Ph. absurda* nicht bekannt ist.

Ich glaube trotzdem eine Deutung der *Mermis*-haltigen arbeiterartigen Exemplare von *Pheidole* versuchen zu dürfen: ich halte die-

selben für mikrocephale Soldaten. — Man könnte aber auch an durch Parasitismus castrirte und mikrocephal gewordene echte Weibchen denken. — Dagegen würde die geringe Ausbildung der Ocellen und der soldatenartige Thorax sprechen. Ich glaube nicht, dass letztere

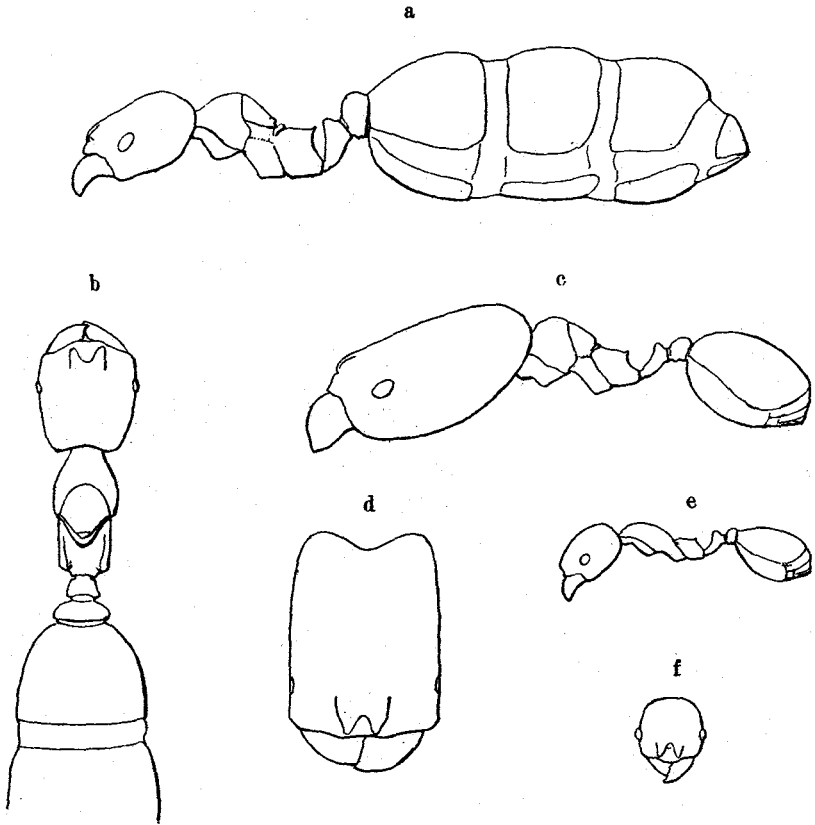


Fig. E.

*Pheidole absurda* FOR. aus Costa Rica.

- a Mit *Mermis* behaftetes Exemplar (Soldat?) im Profil.  
 b Mit *Mermis* behaftetes Exemplar (Soldat?) von oben. c Soldat im Profil.  
 d Dessen Kopf von oben. e Arbeiterin im Profil. f Deren Kopf von oben.

Erklärung die richtige sei, bin aber nicht im Stande, dieselbe mit voller Sicherheit zurückzuweisen.

Nach dieser Aufzählung des zusammengestellten Materials will ich gleich bemerken, dass alle mir bekannten Fälle von *Mermis*-

Parasitismus bei Ameisen aus Amerika stammen. Die betreffende Art (ob nur eine?) scheint also ausschliesslich amerikanisch zu sein.

Nach den oben mitgetheilten Resultaten der Untersuchung der flügellosen, weibchenartigen Arbeiterinnen dürfte der Verdacht nicht ganz unberechtigt erscheinen, die von Ponerinen und andern Ameisen beschriebenen flügellosen, arbeiterartigen Weibchen seien keine echten normalen Weibchen, sondern ebenso durch Parasitismus umgebildete Arbeiterinnen. Ich habe ein solches Weibchen von *Champsomyrmex coquereli* (Madagascar) darauf untersucht und in dessen Leib keinen Wurm gefunden. Es ist aber zu bemerken, dass jenes Thier durchaus nicht mikrocephal ist, sondern im Gegentheil einen etwas grössern Kopf besitzt als die Arbeiterin. Ebenso verhalten sich die arbeiterartigen Weibchen von *Leptogenys*. Für letztere Gattung ist überdies nachgewiesen, dass kein geflügeltes Weibchen vorkommt, sondern nur arbeiterartige, wie WHEELER (1900) für eine nordamerikanische Art (*L. elongata* BUCKL.) und H. BRAUNS, nach brieflichen Mittheilungen, für süd-afrikanische Arten nachgewiesen haben. Ebenso ist von *C. coquereli* kein geflügeltes Weibchen bekannt. Es ist also zweifellos, dass es Ameisenarten giebt und sogar eine ganze, artenreiche Gattung (*Leptogenys*), welche nur flügellose, arbeiterartige Weibchen besitzen.

Ich glaube den Satz aufstellen zu dürfen, dass bei keiner bekannten Ameisenart geflügelte und flügellose Weibchen als Ausdruck eines gesetzmässigen Dimorphismus nachgewiesen sind. Es können zwar Mittelstufen zwischen Arbeiterin und Weibchen vorkommen; solche Formen, wie sie z. B. bei gewissen *Ponera* nicht selten sind, halten in allen ihren Eigenschaften eine Mittelstellung zwischen Arbeiterin und Weibchen. Von welchen Ernährungsverhältnissen ihre Entstehung abhängt, ist hier nicht der Ort zu discutiren. Die bei *Polyergus* vorkommenden arbeiterartigen Königinnen kann ich nicht als normale Weibchen anerkennen, da sie, wie WASMANN (1895) beobachtet hat, nur parthenogenetische Eier legen; wodurch ihre Entstehung bestimmt wird, bleibt unbekannt.

### III. Der Gegensatz zwischen Kopf und Hinterleib.

Ich glaube, dass die merkwürdige Erscheinung der Mikrocephalie bei den mit *Mermis* behafteten Ameisenarbeiterinnen auf ein allgemeines Wachstumsgesetz des Ameisenleibes und vielleicht des Insectenleibes überhaupt zurückgeführt werden kann.

Wir müssen mit WHEELER annehmen, dass der parasitische Fadenwurm schon lange vor der Metamorphose in die Ameisenlarve eingedrungen ist und zu jener Zeit bereits eine bedeutende Grösse erreicht hatte. So lange die Larve ihre Walzen-, Spindel- oder Keulenform behält, mag der Wurm ihrem Gedeihen und Wachstum schädlich sein oder nicht, aber er wird auf ihre äussere Gestalt nur einen geringen Einfluss üben. Sowie aber mit der Vorbereitung zum Puppenstadium die Schnürung des Leibes an der vordern Grenze des Hinterleibes zu Stande kommt, wird letzterm Abschnitt der ganze Wurm zugetheilt und dadurch im Vordertheil des Körpers, namentlich im Kopf, die durch den Parasiten bedingte mangelhafte Ernährung der Larve fühlbar, der Hinterleib dagegen vom Wurm ausgefüllt ungewöhnlich geschwollen erscheinen. Da der Thorax der normalen Arbeiterin als bereits ad minimum verschmätigter Körperteil einer weitern Reduction nicht fähig ist, so bleibt derselbe beinahe unverändert. Aber im Kopf werden die Folgen der mangelhaft gewordenen Ernährung stärker empfunden: für die Bildung der kräftigen Muskeln, welche die Mandibeln bewegen sollen, ist kein genügender Stoff mehr vorhanden; sie bleiben schwächig, und mit ihnen erreicht der dieselben enthaltende Occipitalabschnitt des Kopfes nicht den normalen Umfang. Daher der in charakteristischer Weise hinten verschmälerte Kopf.

Schwieriger zu erklären scheint mir das Auftreten der Ocellen und die stärkere Ausbildung der Augen bei den durch Parasitismus entstandenen Mikrocephalen. Man könnte vermuthen, dass, in Folge der geringen Ausbildung des Occipitalabschnittes der Kopfkapsel, ein grösseres Quantum ektodermalen Anlagestoffes für die Augenbildung frei bleibt oder dass die geringere Masse der Kiefermuskeln für die Augen- und Ocellenanlagen günstigere Raum- und Ernährungsbedingungen schafft. Leider gestattete der Erhaltungszustand des trockenen Materials keine genauere anatomische Untersuchung der im Kopf enthaltenen Organe. Es scheint mir aber ausser Zweifel, dass hier etwas gesetzmässiges vorliegt.

Die Intensität der Wirkung des Parasiten auf die Gestaltung des Körpers und besonders des Kopfes ist nicht immer die gleiche: das Maass derselben hängt vom Grössenverhältniss des Wurmes zur Ameise ab. Je mehr der Umfang des Wurmes und damit die Vergrösserung des Hinterleibes der Ameise zunimmt, desto bedeutender die Veränderung des Kopfes. — Dem entsprechend ist im höchsten Grade *Pheidole* verändert, dann kommen die zwei Arten von *Odonto-*



*machus* und *Pachycondyla fuscoatra*, weiter *Neoponera inversa*, zuletzt *Paraponera*; bei dieser Riesenameise übte die Anschwellung des Hinterleibes keinen bemerkbaren Einfluss auf die Form des Kopfes mehr.

Wenn man die *Mermis*-haltigen Exemplare von *Pheidole absurda* als modificirte Weibchen betrachten will, so muss man annehmen, dass in Folge der Schwellung des Hinterleibes nicht allein der Kopf, sondern auch der Thorax der Reduction anheimgefallen ist.

Das gleiche Wachsthumsgesetz, welches das Grössenverhältniss von Kopf und Hinterleib der *Mermis*-haltigen Arbeiterinnen bestimmt, gilt auch für normale Ameisen. Ich bezeichne es als „Gesetz des Gegensatzes zwischen Kopf und Hinterleib“ und möchte dasselbe etwa in folgender Form ausdrücken:

Bei der Bildung der Imago in der ausgewachsenen Ameisenlarve wird vorerst das für die zum Leben unentbehrlichen Organe Nöthige hervorgehoben, darunter namentlich für die im Hinterleib enthaltenen Verdauungs- und Geschlechtsorgane; die Bildung der äussern Gestalt des Kopfes und namentlich der Mandibeln und der dieselben bewegenden Musculatur wird nach dem Maass des übrig gebliebenen Anlagenmaterials regulirt. Vielleicht kommen dabei noch phylogenetische Momente in Betracht und werden dadurch phylogenetisch ältere Bildungen bevorzugt und bei Stoffmangel atavische Erscheinungen hervorgerufen.

Daraus ergibt sich, dass, wenn bei der Metamorphose von zwei gleich grossen Larven der Hinterleib der einen grösser angelegt wird als bei der andern, der Kopf der erstern kleiner werden muss, weil für denselben ein geringeres Maass des larvalen Ernährungsmaterials übrig geblieben ist. Bei den *Mermis*-haltigen Arbeiterinnen wirkt der Parasit gerade wie ein aussergewöhnlich gross gewachsenes Organ des Hinterleibes auf die Kopfgrösse ein.

Ist Vorhergehendes richtig, so muss bei fruchtbaren Weibchen, wenn dieselben nicht oder wenig grösser sind als die Arbeiterinnen, der Kopf kleiner und schmaler sein als bei letztern, weil der die Ovarien enthaltende Hinterleib grösser ist als bei ihnen. Dass dem wirklich so ist, zeigen die *Odontomachus*-Weibchen zur Genüge; denn obgleich sie deutlich grösser und in allen andern Theilen kräftiger entwickelt sind als die Arbeiterinnen, ist ihr Kopf stets etwas schmaler als der der letztern. Noch schärfer kommt unser

Gesetz bei *Neoponera inversa* zum Ausdruck, wenn wir die normale Arbeiterin mit dem oben beschriebenen kleinen Weibchen und dem gewöhnlichen grossen Weibchen derselben Art vergleichen.

Der Kopf jenes kleinen Weibchens, welches dieselbe Länge hat wie eine gewöhnliche Arbeiterin, ist so auffallend schmaler als der einer Arbeiterin, dass ich beim ersten Blick dachte, eine mit *Mermis* behaftete Form vor mir zu haben. Erst bei genauerer Untersuchung bemerkte ich die weibliche Thoraxbildung und die Flügelstummel sowie die wohl ausgebildeten Ocellen; der Hinterleib enthielt, wie oben gesagt, keinen Wurm. — Dass bei den grossen Weibchen (gewöhnliche Form des Weibchens bei *P. inversa*) der Kopf ebenso gross oder grösser ist als bei den Arbeiterinnen, widerspricht überhaupt nicht dem Gesetz. Die jenen grossen Weibchen vorausgegangene Larve muss so gross und wohlgenährt gewesen sein, dass die in ihr aufgespeicherten Anlage- und Ernährungsstoffe genügten, um die Bildung eines weiblichen Hinterleibes und dazu noch die eines kräftigen Kopfes zu ermöglichen.

Bei den meisten Ponerinen sind diese Verhältnisse sehr einfach und leicht zu erkennen, weil die Arbeiterinnen in Grösse und Gestalt nur wenig variiren, so dass es keinen Gegensatz von grossen und kleinen Arbeiterinnen resp. Arbeiterinnen und Soldaten giebt.

Complicirtere Verhältnisse herrschen da, wo Polymorphismus der Arbeiterinnen auftritt. — Nur bei wenigen Formen, bei welchen, wie z. B. bei *Dorylus*, das Weibchen Riesengrösse erreicht, besitzt dasselbe einen auffallend grössern Kopf als die grösste Arbeiterin, und es darf uns das nicht wundern. Aber bei allen mir bekannten Arten von *Camponotus*, *Messor*, *Pheidole*, *Pheidologeton* und *Cryptocerus* (abgesehen von *C. atratus*, dessen Arbeiterin nicht dimorph ist) ist der Kopf des Weibchens stets kleiner und schmaler, oft sogar sehr bedeutend kleiner als der einer grössten Arbeiterin resp. eines Soldaten, selbst wenn das Weibchen grösser ist als die grösste Arbeiterin. Bei einigen *Crematogaster* und *Asteca* wird der Kopf des Weibchens grösser als der der grössten Arbeiterin; aber diese Weibchen erreichen verhältnissmässig bedeutende Dimensionen und nähern sich dadurch solchen Formen, bei welchen, wie z. B. bei *Carebara*, das Weibchen Riesengrösse erreicht, die Arbeiterin dagegen winzig klein bleibt.

#### IV. Ueber Pseudogynen.

Liegt in den oben besprochenen Fällen der Gegensatz zwischen Kopf und Hinterleib deutlich zu Tage, so kommen bei den flügeltragenden Weibchen überdies andere derartige Gegensätze in Betracht, da hier der Thorax und besonders die Flügel und die im Thorax enthaltene Flügelmusculatur mit den übrigen Körpertheilen in Concurrenz treten. — Die merkwürdigen von WASMANN als Pseudogynen bezeichneten Formen, welche bei *Formica sanguinea* und andern unter dem Einfluss der von jenen Ameisen gastlich gepflegten *Lomechusa* und *Atemeles* entstehen, zeigen in der Bildung des Thorax und der Flügel eine merkwürdige Unbeständigkeit, welche vermuthen lässt, dass in ihrer Entwicklung ein complicirter und wechselvoller Wettstreit zwischen Kopf und Thorax sich abspielt.

Ich will hier gleich betonen, dass ich den Begriff der Pseudogynie in rein morphologischem Sinn und ohne Rücksicht auf die Ursache ihrer Entstehung auffasse, d. h. ohne mich darum zu kümmern, ob die teratogene Ernährungsstörung durch den Einfluss von *Lomechusen* oder andern Gästen bewirkt wurde oder nicht<sup>1)</sup>, dies wenigstens, so lange der exacte Mechanismus der Pseudogynenbildung nicht erforscht ist und in Erwartung der von WASMANN selbst in Aussicht gestellten Arbeit über die Anatomie der Pseudogynen.

In seinem ursprünglichen Sinn bezieht sich das Wort „Pseudogyne“ auf eine Reihe von Missbildungen gewisser *Formica*-Arten, welche hauptsächlich den Thorax betreffen. Dieser Körpertheil erscheint wie geschwollen und bucklig, besonders der Mesothorax, und in seiner Ausbildung in keinem bestimmten Verhältniss zur Grösse des Kopfes und des Hinterleibes. — Es lässt sich nun fragen, ob Pseudogynen auch in andern Ameisengattungen vorkommen. — Ein derartiges Exemplar habe ich (1900) von *Camponotus senex* F. SM. beschrieben und abgebildet, und WASMANN (1895) hatte auf Grund brieflicher Mittheilung von mir die Vermuthung ausgesprochen, dass dessen Bildung auf den Einfluss der beim verwandten *C. auricomus* ROG., vielleicht auch bei *C. senex* lebenden *Xenodusa* (einer mit *Lomechusa* verwandten Gattung) zurückgeführt werden dürfte. Später hob

1) Dadurch soll nicht bestritten werden, dass die gesetzmässige Bildung von Pseudogynen bei *Formica* durch *Lomechusa* bedingt sei, wie WASMANN bewiesen hat.

WASMANN (1901) gegen dessen Deutung als Pseudogyne hervor, dass bei meinem Exemplar das Scutum des Mesothorax nicht bucklig ist,

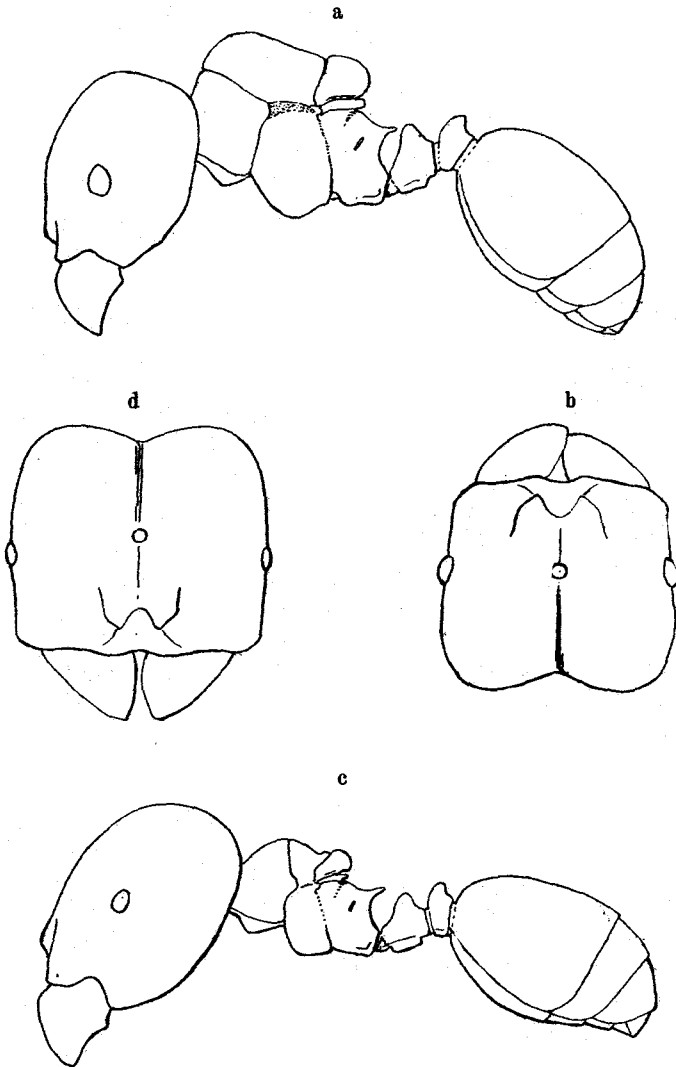


Fig. F.

*Pheidologeton diversus* JERD.

a Pseudogyne von der Seite. b Deren Kopf von oben. c Normaler Soldat, Seitenansicht. d Dessen Kopf von oben. Exemplare aus Annam.

sondern ziemlich flach und dass ein gesondertes Postscutellum fehlt, welches bei den Pseudogynen von *Formica* fast immer erkennbar ist. Darauf ist zu erwidern: 1. dass die besondere Form des Mesonotums der *C. senex*-Pseudogyne zur Gestalt desselben Körpertheils bei normalen Arbeiterinnen und Weibchen der Art in Beziehung steht; 2. dass ein zwar sehr schmaler, aber deutlicher Streifen, welcher vom 2. Stigmenpaar dorsalwärts sich erstreckt, offenbar einem schwach entwickelten Postscutellum entspricht. Auf meiner Abbildung ist allerdings die Sache, besonders wegen eines ungünstig aufgezeichneten Schattens, nicht sehr deutlich zu sehen; 3. dass das beschriebene Exemplar in seiner Grösse einer kleinen Arbeiterin entspricht; deswegen ist es nicht zu verwundern, dass gerade wie bei den kleinsten *Formica*-Pseudogynen die Differenzirung des Thorax keinen hohen Grad erreicht hat.

Ein neuer Fall, den ich nur als Pseudogyne bezeichnen kann, betrifft ein Exemplar von *Pheidologeton diversus* JERD., das ich einzeln unter mehreren hundert Arbeiterinnen aus Annam fand, welche mir Herr H. FRUHSTORFER zur Untersuchung und Auswahl sandte. — Das Thier sieht ungefähr so aus wie ein grosser Soldat und trägt dem entsprechend auf der Stirn einen grossen Ocellus. Der Thorax ist aber anders gebaut, indem am Mesothorax Scutum und Scutellum viel stärker ausgebildet sind und ersteres weiter nach vorn ragt; deswegen fällt das Pronotum steil und fast senkrecht ab, während es beim normalen Soldaten sanft geneigt erscheint. Auch das Postscutellum ist etwas stärker entwickelt als beim Soldaten. Zwischen Scutum und Pleura des Mesothorax verläuft eine schmale, rauhe Fläche, die ich als Rudiment der Flügelanlage betrachte. Der Kopf ist etwas kleiner als bei einem Soldaten mit gleich ausgebildetem Ocellus, den ich daneben abbildete. Der Umfang des Hinterleibes ist nicht grösser als beim normalen Soldaten der Art.

Ob auch für *Pheidologeton* sich ein Ameisengast finden wird, der für die Bildung von Pseudogynen verantwortlich gemacht werden könnte, scheint mir in Bezug auf die Deutung der eben beschriebenen Missbildung als Pseudogyne ohne Belang. — Es handelt sich bei *Camponotus* und *Pheidologeton* wie bei *Formica* um eine Ernährungsstörung, welche zur Folge hat, dass der Thorax eine abnorme Ausbildung erlangt, die zur Grösse des Kopfes und des Hinterleibes nicht im gewöhnlichen Verhältniss steht.

Die Discussion der Verhältnisse zwischen Kopf und Hinterleib bei Weibchen und *Mermis*-haltigen Arbeiterinnen hat zum Resultat geführt, dass zwischen Kopf und Hinterleib, zur Zeit der Imago-bildung in der Larve, ein Wettstreit um Nahrung stattfindet, bei welchem im erstern Fall die Geschlechtsanlagen, im letztern der sich in den Hinterleib zurückziehende Parasit das Ueberwiegen des Hinterleibes bestimmen.

In ähnlicher Weise scheint bei Weibchen und bei Pseudogynen der Thorax mit den übrigen Körpertheilen in Concurrrenz zu kommen, und es lässt sich vermuthen, dass auch hier Anlagen besonderer Organe die reichlichere Zuziehung von Nahrungsstoffen aus dem larvalen Vorrath bewirken.

### Schlusswort.

Die Bestimmung der Grössenverhältnisse der verschiedenen Leibesabschnitte wie der einzelnen Organe darf als ein Kampf Theile im Organismus aufgefasst werden. Im besondern Fall der der metabolen Insecten, lässt sich jener Kampf in zwei Perioden theilen:

In der ersten Periode, welche eine lange Dauer haben kann, werden in indifferenter Weise Nahrungsvorräthe als larvaler Fettkörper angehäuft, während zugleich die Anlagen der Imaginalorgane entstehen und sich zum Kampf bereiten.

In der zweiten Periode tritt der Kampf der Anlagen eigentlich ein und muss besonders dann heftig werden, wenn, in Folge mangelhafter Ernährung der Larve, die Stoffvorräthe dürftig geblieben sind; er wird zu Gunsten jener Anlagen ausfallen, welche die Nahrung stärker an sich zu ziehen im Stande sind.

Aus dem Kampfe der Anlagen ergiebt sich der gesetzmässige Polymorphismus, wie er bei den Ameisenarbeiterinnen in bestimmtem Verhältniss zur Körpermasse erscheint. Aber bevor dieser Kampf zu Stande kommt, ist dessen Ausgang bereits bestimmt, weil die Fähigkeit der einzelnen Imaginalanlagen die larvalen Nahrungsreserven anzuziehen bestimmt ist. — Wir dürfen also annehmen, dass in der ersten Periode, in noch ganz unbekannter Weise, die Wachsthumsenergie der einzelnen Imaginalanlagen bestimmt wird, welche in der zweiten Periode um den Besitz des beschränkten Nährstoffvorrathes der Larve streiten werden. — Wir dürfen weiter annehmen, dass in der ersten Periode, durch die Verhältnisse der

Imaginalanlagen zu einander und zur Menge der larvalen Nährstoffe, der Typus des Individuums, ob Weibchen, Arbeiterin, Pseudogyne etc., sowie dessen Grösse bestimmt wird, welche Eigenschaften aber erst in der zweiten Periode zum Vorschein kommen.

Als Ernährungspolymorphismus ist der Polymorphismus des weiblichen Geschlechts der Ameisen Function der durch den Streit der Imaginalanlagen bestimmten Vertheilung des während des Larvenlebens gesammelten Vorrathes von Nahrungsstoffen.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- EMERY, C., 1890, Studii sulle Formiche della fauna neotropica, I, in Bull. Soc. entomol. ital., V. 22, p. 38—59, t. 5.
- , 1894, Die Entstehung und Ausbildung des Arbeiterstandes bei den Ameisen, in: Biol. Ctrbl., V. 14, p. 53—59.
- , 1896, Le polymorphisme des Fourmis et la castration alimentaire, in CR. 3. Congrès internat. Zool., p. 395—410.
- , 1900, Intorno al torace delle Formiche e particolarmente dei neutri, in: Bull. Soc. entomol. ital., V. 32, p. 119.
- , 1901, Studii sul polimorfismo e la metamorfosi nel genere *Dorylus*, in: Mem. Accad. Bologna (5), V. 9, p. 415—423, 2 tav.
- WASMANN, E., 1895, Die ergatogynen Formen bei den Ameisen und ihre Erklärung, in: Biol. Ctrbl., V. 15, p. 606—646.
- , 1902, Neue Bestätigungen der *Lomechusa*-Pseudogynentheorie, in: Verh. Deutsch. zool. Ges. 1902, p. 106, nota.
- WHEELER, W. M., 1900, A study of some Texan Ponerinae, in: Biol. Bull., V. 2, p. 7.
- , 1901, The parasitic origin of macroergates among ants, in: Amer. Natural., V. 35, p. 877—886.
-