

1. "*L. muscorum* (Nylander)" is mentioned for North America by numerous authors. It is still doubtful whether this species exists there. Recent investigations reveal a complex of related species, of which *L. retractsus* Francoeur, 1986 and *L. sphagnicolus* Francoeur, 1986 have been formally described. *L. spec. A.* (HEINZE and BUSCHINGER 1987) with a queen polymorphism, and several others still have to be described.
2. The status of *D. pocahontas* both as a member of this genus and as an inquiline is questionable. No host species queen has ever been found in its colonies, and in laboratory culture numerous workers of the species have been produced (BUSCHINGER, unpubl.).
3. *P. americanus* is presently included in *Harpagoxenus* but evidently belongs to the *Myrafant* group. In HÖLLDOBLER and WILSON (1990) it is therefore listed as *Protomognathus* already.

Acknowledgements

Much of the author's field and laboratory studies of socially parasitic ants have been supported by a series of grants of the Deutsche Forschungsgemeinschaft. I am grateful to E. O. WILSON for providing access to the chapter "Symbioses among ant species" of the forthcoming book of HÖLLDOBLER and WILSON (1990) "The Ants". The referees and N. P. KRISTENSEN have helped to improve the manuscript considerably with comments and linguistic correction.

Zusammenfassung

Sympatrische Speziation und radiative Evolution sozialparasitischer Ameisen: Häretische Hypothesen und zugrundeliegende Fakten

Entsprechend den derzeit diskutierten Hypothesen entstanden die Hauptformen des Sozialparasitismus bei Ameisen, Sklavenhaltung, temporärer Parasitismus und Inquilinismus, aus bestimmten Verhaltensmustern unabhängiger Ameisen, so der Erbeutung anderer Ameisen zu Nahrungszwecken oder dem Territorialverhalten, die beide als Vorläufer von Sklavenhaltung gelten, und der Polygynie, aus der temporärer Parasitismus und Inquilinismus entstanden sein könnten. Für letzteren wurde auch angenommen, daß er das Endstadium in einer Anzahl getrennter Evolutionsreihen darstelle, die von Sklaverei, temporärem Parasitismus bzw. Xenobiose ausgehend zu diesem permanent parasitischen, arbeiterinlosen Zustand führen. Man nahm an, daß die Speziation, die Entstehung parasitischer Arten aus den ihnen nahe verwandten Wirtsarten, aufgrund vorübergehender geographischer Isolation erfolgte, und daß anschließend eine der neu entstandenen Tochterarten zur Parasitierung der anderen überging.

Es wird gezeigt, daß die Haupttypen des sozialen Parasitismus wahrscheinlich unabhängig voneinander entstanden. 15 Ameisengattungen werden ausschließlich von Inquilinen parasitiert, fünf andere Gattungen ausschließlich von temporären Parasiten. Nur in vier Gruppen selbständiger Ameisen (*Formica*, *Tetramorium* und die *Leptothorax*-Untergattungen *Leptothorax* und *Myrafant*) kommen jeweils mehrere Typen von Sozialparasiten vor. Innerhalb dieser Gruppen gibt es jedoch kaum Hinweise auf phylogenetische Übergänge von einem Typ zum anderen. Die wenigen Ausnahmen, hauptsächlich arbeiterinlose Arten der Gattungen *Epimyrma* und *Chalepoxenus*, sind Parasiten, die sich eindeutig von sklavenhaltenden Verwandten ihrer Gattung ableiten lassen. Sie unterscheiden sich von normalen Inquilinen darin, daß sie die Königinnen der Wirtsvölker eliminieren, so wie die aktiv dulotischen Vertreter ihrer Gattungen.

Entsprechend der neuen Hypothese entstanden dagegen alle Formen des interspezifischen, echten Sozialparasitismus (außer der Xenobiose) aus einem gemeinsamen „präparasitischen“ Stadium, einer Teilpopulation von Geschlechtstieren in polygynen Kolonien und Arten, mit abweichendem Sexualverhalten (Kopula in Nestnähe statt Hochzeitsflug) und unterschiedlichen Produktionsraten von Geschlechtstieren und Arbeiterinnen. Argumente für eine sympatrische Speziation werden dargelegt. Verschiedene Eigenschaften der Ausgangs- und späteren Wirtsarten (Koloniegröße, Populationsdichte und -struktur, Übergang von Polygynie zu Monogynie etc.) ebenso wie des „Präparasiten“ (Produktion von wenigen bzw. keinen Arbeiterinnen etc.) könnten den entstehenden Parasiten so beeinflussen, daß er sich in Richtung Sklavenhalter, Inquilin oder temporärer Parasit entwickelt. Diese Eigenschaften lassen gewöhnlich nur eine, oder in wenigen Gattungen einige, Möglichkeiten offen. Innerhalb einer Wirtsartengruppe haben sich die verschiedenen Typen von Sozialparasitismus somit in radiativer Weise aus dem gemeinsamen „präparasitischen“ Stadium entwickelt. Dies erklärt, weshalb die abhängige Koloniegründung ein gemeinsames Merkmal aller echten Sozialparasiten unter den Ameisen ist.